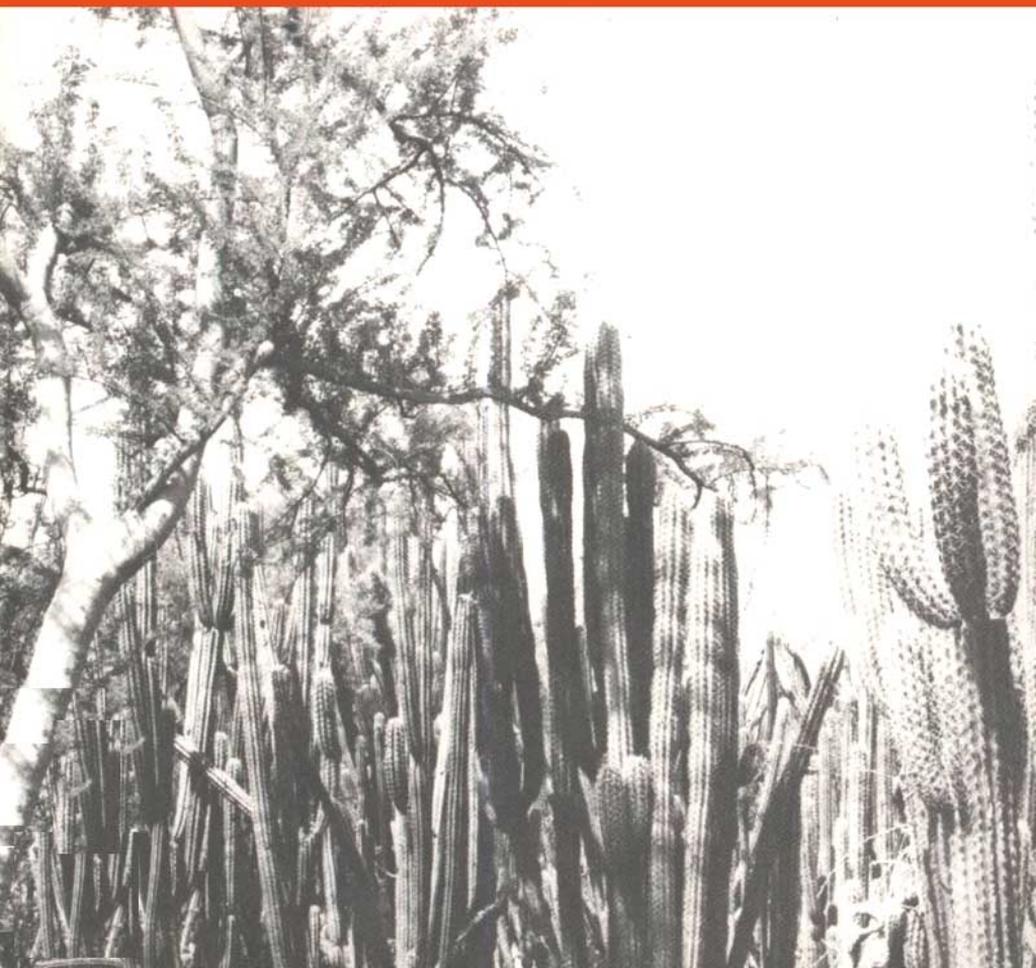


METODOLOGIA PARA EL ESTUDIO DE LA VEGETACION

Secretaría General de la
Organización de los Estados Americanos
Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico



METODOLOGIA PARA EL ESTUDIO DE LA VEGETACION

por

Silvia D. Matteucci y Aida Colma
Investigadoras Residentes del CONICIT
Universidad Nacional Experimental
Francisco de Miranda
Coro, Estado Falcón, VENEZUELA

Secretaría General de la
Organización de los Estados Americanos
Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico
Washington, D.C. - 1982

© Copyright 1982 by
The General Secretariat of the
Organization of American States
Washington, D.C.

Derechos Reservados, 1982
Secretaría General de la
Organización de los Estados Americanos
Washington, D.C.

Esta monografía ha sido preparada para su publicación en el Departamento de Asuntos Científicos y Tecnológicos de la Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos.

Editora: Eva V. Chesneau

Asesor Técnico: Dr. Jorge L. Frangi
Cátedra de Ecología Vegetal y Fitogeografía
Facultad de Ciencias Naturales y Museo
Universidad Nacional de La Plata
La Plata, Argentina

A los lectores

El programa de monografías científicas es una faceta de la vasta labor de la Organización de los Estados Americanos, a cargo del Departamento de Asuntos Científicos y Tecnológicos de la Secretaría General de dicha Organización, a cuyo financiamiento contribuye en forma importante el Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico.

Concebido por los Jefes de Estado Americanos en su Reunión celebrada en Punta del Este, Uruguay, en 1967, y cristalizado en las deliberaciones y mandatos de la Quinta Reunión del Consejo Interamericano Cultural, llevada a cabo en Maracay, Venezuela, en 1968, el Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico es la expresión de las aspiraciones preconizadas por los Jefes de Estado Americanos en el sentido de poner la ciencia y la tecnología al servicio de los pueblos latinoamericanos.

Demostrando gran visión, dichos dignatarios reconocieron que la ciencia y la tecnología están transformando la estructura económica y social de muchas naciones y que, en esta hora, por ser instrumento indispensable de progreso en América Latina, necesitan un impulso sin precedentes.

El Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico es un complemento de los esfuerzos nacionales de los países latinoamericanos y se orienta hacia la adopción de medidas que permitan el fomento de la investigación, la enseñanza y la difusión de la ciencia y la tecnología; la formación y perfeccionamiento de personal científico; el intercambio de informaciones, y la transferencia y adaptación a los países latinoamericanos del conocimiento y las tecnologías generadas en otras regiones.

En el cumplimiento de estas premisas fundamentales, el programa de monografías representa una contribución directa a la enseñanza de las ciencias en niveles educativos que abarcan importantísimos sectores de la población y, al mismo tiempo, propugna la difusión del saber científico.

La colección de monografías científicas consta de cuatro series, en español y portugués, sobre temas de física, química, biología y matemática. Desde sus comienzos, estas obras se destinaron a profesores y alumnos de ciencias de enseñanza secundaria y de los primeros años de la universitaria; de éstos se tiene testimonio de su buena acogida.

Este prefacio brinda al Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico de la Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos la ocasión de agradecer a las doctoras Silvia D. Matteucci y Afda Colma, autoras de esta monografía, y a quienes tengan el interés y buena voluntad de contribuir a su divulgación.

agosto de 1982

INDICE

Página

A los Lectores.....	iii
Introducción.....	1
CAPITULO 1. EL COMPORTAMIENTO DE LAS POBLACIONES EN LAS COMUNIDADES.....	7
Patrón Espacial de una Especie.....	7
Homogeneidad.....	11
Area Mínima de la Comunidad.....	11
Distribución de la Abundancia de las Especies.....	15
Respuestas de las Especies a los Factores Ambientales.....	17
CAPITULO 2. MUESTREO.....	21
Selección y Delimitación de la Zona de Estudio.....	22
Método para Situar la Muestra y las Unidades Muestrales.....	22
Tamaño de la Muestra.....	25
Tamaño de las Unidades Muestrales.....	27
Forma de las Unidades Muestrales.....	28
CAPITULO 3. ATRIBUTOS Y VARIABLES.....	33
Atributos.....	33
Variables.....	38
1. Frecuencia.....	39
2. Densidad.....	42
3. Cobertura.....	44
4. Area Basal.....	47
5. Biomasa.....	48
6. Vigor o Comportamiento.....	50
Relaciones entre Variables.....	51
Valores Relativos, Valores de Importancia, Dominancia.....	51
Variables Sintéticas.....	53
CAPITULO 4. DESCRIPCION Y COMPARACIONES DE COMUNIDADES.....	55
Descripciones Fisonómico-Estructurales.....	55
Comparaciones Numéricas.....	62
1. Transformación.....	62
2. Funciones de Semejanza.....	67
2.1. Indices de Asociación entre Especies.....	72
2.2. Coeficientes de Similitud y de Disimilitud entre Muestras.....	74
CAPITULO 5. EL ANALISIS DE LOS DATOS.....	79
Clasificación y Ordenación.....	81

CAPÍTULO 6. CLASIFICACION.....	83
Sistemas Informales de Clasificación Fisonómico-Estructural...	84
1. Sistemas de Clasificación de la Vegetación Mundial.....	85
2. Sistemas de Clasificación de la Vegetación Regional o Local.....	91
Sistemas Informales de Clasificación Florística.....	94
1. Tipos de Dominancia.....	97
2. El Sistema de Braun-Blanquet.....	99
Sistemas Formales de Clasificación.....	109
1. Métodos Aglomerativos.....	111
2. Métodos Divisivos.....	121
Conclusiones.....	124
CAPÍTULO 7. ORDENACION.....	127
Análisis Basados en la Matriz Primaria.....	127
Métodos Basados en la Matriz de Semejanza.....	130
Métodos Basados sobre el Cálculo de Raíces Latentes y sus Vectores Característicos.....	137
Conclusiones.....	144
CAPÍTULO 8. ¿POR QUE ESTUDIAR LA VEGETACION?.....	147
Bibliografía.....	151
Agradecimientos.....	163

INTRODUCCION

La vegetación es la resultante de la acción de los factores ambientales sobre el conjunto interactuante de las especies que cohabitan en un espacio continuo. Refleja el clima, la naturaleza del suelo, la disponibilidad de agua y de nutrientes, así como los factores antrópicos y bióticos. A su vez, la vegetación modifica algunos de los factores del ambiente. Los componentes del sistema: la vegetación y el ambiente, evolucionan paralelamente a lo largo del tiempo, evidenciando cambios rápidos en las primeras etapas de desarrollo y más lentos a medida que alcanzan el estado estable.

Dadas las numerosas combinaciones posibles entre los diferentes estados de los factores ambientales y de los posibles conjuntos de las especies vegetales, se podría pensar que la vegetación tiene infinitas formas de expresión. Como consecuencia de que existe interdependencia de algunos factores ambientales y de que no todas las especies son independientes entre sí, la vegetación manifiesta un número finito de expresiones. Algunas de esas expresiones se hallan en distintas zonas del planeta donde se repiten condiciones ecológicas similares. En la naturaleza hay un orden impuesto por las interacciones entre los elementos que la componen.

Si bien los tipos de vegetación que se repiten en distintas zonas y situaciones son en cierto modo similares, no existen dos espacios ocupados por comunidades idénticas. Esto se debe, en parte, al hecho de que la composición florística varía continuamente. Es decir, es casi imposible determinar objetivamente los límites entre las distintas expresiones de la vegetación, puesto que sus elementos no son discretos como lo son, por ejemplo, los organismos. En algunas situaciones, es posible trazar un límite entre dos tipos de vegetación, cuando el cambio súbito de algún factor o grupo de factores ambientales determina un cambio brusco de la vegetación. En este caso se habla de discontinuidad espacial.

La existencia de un orden en la naturaleza permite la sistematización y la organización del conocimiento. La correspondencia entre vegetación y ambiente, y la similitud entre tipos de vegetación permiten estructurar sistemáticamente las unidades de vegetación. Por otra parte, la continuidad de las variaciones de la vegetación impone restricciones a su arreglo sistemático, las que no existen en el caso de los elementos discretos.

Tal como lo expresa Whittaker:⁽¹⁷⁰⁾ "La comprensión se basa en la abstracción. A partir de fenómenos, que a menudo son intrincados y oscuros, hay que detectar relaciones significativas, enmarcarlas en conceptos, relacionarlas unas con otras y verificarlas y revisarlas en los sistemas de abstracciones que constituyen la ciencia. Las comunidades vegetales presentan complejidades que desafían nuestros esfuerzos de abstracción y comprensión".

Los estudios de la vegetación abarcan uno o más de los siguientes objetivos fundamentales:

1. Detección de patrones espaciales, horizontales o verticales, de los individuos o de las especies.
2. Estudio de los procesos poblacionales que influyen los patrones espaciales o temporales.
3. Detección de tendencias o clases de variación de las relaciones de similitud o disimilitud de las comunidades o de grupos de especies.
4. Establecimiento de correlaciones o de asociaciones entre los patrones espaciales de las comunidades o de grupos de especies y patrones de una o más variables ambientales, y formulación de hipótesis acerca de las relaciones causales entre los factores ambientales y las respuestas de la vegetación.

En esta monografía se analizarán algunas de las técnicas y métodos empleados corrientemente en fitosociología o fitocenología, rama de la ciencia que trata del estudio de las comunidades vegetales; es decir, de la descripción, análisis y clasificación de las comunidades vegetales, así como de su desarrollo, de su distribución espacial y de las interrelaciones entre las mismas, incluyendo el estudio de los factores causales involucrados.⁽¹¹⁵⁾ Se examinarán, pues, los objetivos 3 y 4 antes mencionados. Para el estudio de las poblaciones se remite al lector a Harper,⁽⁷²⁾ Pianka⁽¹²⁵⁾ y Pielou.⁽¹²⁶⁻¹²⁹⁾ Sin embargo, puesto que las comunidades están formadas por conjuntos de poblaciones específicas interrelacionadas en mayor o menor grado, es necesario reconocer algunas características de estas últimas de interés para los estudios fitocenológicos. Aspectos tales como patrón espacial de las poblaciones específicas, homogeneidad y área mínima de las comunidades, están vinculados principalmente a las decisiones referentes al diseño del muestreo y a la obtención de los datos. La distribución de la abundancia de las especies y el tipo de respuesta de las poblaciones a los gradientes ambientales son importantes en la interpretación de los resultados de dichos estudios. A estos aspectos se refiere el capítulo 1.

Cualquiera que sea el objetivo del estudio, el primer paso consiste en determinar y delimitar el problema, y en definir conceptos y categorías de análisis, métodos y técnicas. En general, una vez planteado el problema, el estudio involucra las etapas siguientes: muestreo y obtención de los datos, descripción de las unidades de vegetación, comparación de las mismas, abstracción e interpretación. La etapa de abstracción consiste en la generación de un modelo o en la perfección del modelo inicial que sirvió de hipótesis al trabajo. La etapa final, interpretación de los resultados, está estrechamente ligada a la abstracción, y en el caso de los estudios de vegetación consiste en la formulación de hipótesis causales en referencia a las asociaciones entre tipo de vegetación y factores ambientales o a las relaciones espaciales o temporales entre tipos de vegetación.

El acopio de los datos y su posterior análisis son interdependientes y las técnicas que se emplearán en cada una de dichas etapas dependen de la naturaleza del fenómeno a estudiar. La naturaleza del problema planteado puede imponer restricciones a la calidad o a la cantidad de las variables; en este caso, las técnicas y métodos de análisis deben ser compatibles con las propiedades intrínsecas de los datos. En otras investigaciones las restricciones son impuestas por el método de análisis de datos que es preciso utilizar para cumplir con el objetivo planteado; en este caso, los datos deben ser compatibles en tamaño y estructura con el tratamiento matemático requerido por el análisis. Por falta de planificación se puede incurrir en ineficiencia,

ya que si los datos recopilados no se ajustan a las restricciones impuestas por el método de análisis, es necesario o bien transformar los datos o elegir un método de análisis de los mismos, que no es el más conveniente para la solución del problema planteado.

El éxito del estudio depende en gran parte de la claridad con que se plantea el problema, lo cual facilita la selección de los métodos y de las variables a utilizar. El diseño correcto de la investigación permite aumentar la eficiencia en el uso de los recursos disponibles y optimizar de esa forma la cantidad de información recuperada, luego del análisis de los datos en relación con la cantidad de trabajo requerido. Resulta tan ineficiente aplicar técnicas complejas y costosas a datos provenientes de un muestreo ineficiente, como recopilar datos con técnicas o métodos complejos y costosos para luego analizarlos con la ayuda de métodos que desaprovechan gran parte de la información suministrada por los datos.

En fitocenología puede hacerse uso de la estadística en algunas o en la totalidad de las fases de la investigación. La estadística comprende varios aspectos, cada uno con técnicas y métodos particulares: a) indica el método más adecuado para estimar el valor de los parámetros y calcular el grado de incertidumbre asociado a las estimaciones; b) permite verificar hipótesis; c) reduce un conjunto complejo de datos multivariados a una forma más simple que facilita su interpretación; d) ayuda a formular hipótesis. En otras palabras, la estadística trata no sólo de problemas probabilísticos, que involucran un grado de incertidumbre (aspectos a y b); sino también de cuestiones no probabilísticas, de descripción y simplificación del estado de un sistema expresado por un conjunto de datos, o de formulación de hipótesis referentes a las relaciones causales que involucran la expresión del fenómeno estudiado.

Algunos métodos y técnicas de obtención, reducción e interpretación de datos vegetacionales no utilizan la estadística. Se trata de métodos informales basados en la experiencia, el sentido común y la intuición de los investigadores. Estos métodos requieren el conocimiento previo de la zona de estudio y gran experiencia de parte del investigador. Es necesario que la obtención de datos sea realizada siempre por el mismo individuo, y en el caso que intervengan varios individuos, éstos deben estar bien entrenados y coordinados. Asimismo es necesario realizar controles frecuentes contra un patrón medido (por ejemplo, en estimaciones visuales de cobertura o altura) a fin de reducir los errores de apreciación. Por otra parte, es difícil comparar los resultados obtenidos por distintos investigadores en zonas diferentes, debido a las numerosas decisiones libradas al criterio del investigador en las distintas etapas del estudio. Estas limitaciones se obvian en parte si se explican claramente cada uno de los pasos seguidos y las convenciones adoptadas en cada etapa.

Los métodos formales, así llamados porque emplean técnicas estadísticas, exigen al investigador explicitar las convenciones utilizadas en la formulación del problema, como también la selección de las técnicas a emplear en cada etapa. Esto contribuye a reducir el sesgo entre individuos. Los datos así reunidos se prestan a procesamiento por computadora, hecho importante cuando se trabaja con un conjunto grande de datos multivariados.

Esto no significa que mediante la estadística se puedan obtener las respuestas y resolver los problemas independientemente de la experiencia o de los conocimientos ecológicos del investigador. No hay ningún método formal capaz de producir un modelo de la vegetación sin la participación activa del ecólogo. Se observa la tendencia, agravada por

la posibilidad de comprar los programas de computadora, a creer que la aplicación de una técnica computacional compleja basta para el logro de los resultados. Todos los métodos exigen la adopción de decisiones por el investigador, para lo cual éste debe aplicar sus conocimientos ecológicos y su experiencia del tipo de vegetación que estudia. Por otro lado, es imposible interpretar los resultados del tratamiento matemático sin recurrir a la capacidad inductiva y deductiva del investigador. Las técnicas estadísticas tienen la ventaja de incrementar la objetividad en un número más amplio de situaciones, entendiéndose por esto la posibilidad de obtener resultados iguales a partir del mismo conjunto de datos, sometidos a un procedimiento definido que puede ser aplicado inequívocamente por cualquier individuo que lo comprenda. Un enfoque formal es "mejor" sólo si permite alcanzar el objetivo del estudio con mayor eficiencia que un enfoque informal. En los capítulos siguientes, dedicados a cada una de las etapas de la investigación fitocenológica, se describirán las técnicas formales y las informales.

A menos que la superficie a estudiar sea muy reducida y que todos los elementos de la vegetación sean identificados e individualizados fácilmente, no es posible hacer una enumeración completa ni registrar los valores de todos los atributos. Es necesario entonces tomar muestras y estimar los parámetros y sus límites de confianza a partir de los datos registrados en las unidades muestrales. En esta etapa, se utiliza la estadística en su función probabilística. En el capítulo 2 se describen los métodos y técnicas de muestreo de uso corriente y se analizan sus ventajas y limitaciones.

4 En los enfoques formales se emplean métodos numéricos para el análisis de los datos. Sin embargo los datos pueden ser cuantitativos y cualitativos. Una medida de abundancia (cobertura, densidad, frecuencia, etc.) de una especie u otra categoría vegetal constituye un dato cuantitativo. La presencia o ausencia de una especie u otra categoría vegetal es un dato cualitativo. Es posible aplicar un método de análisis numérico a un conjunto de datos cualitativos y un método de análisis no numérico a un conjunto de datos cuantitativos. La selección del tipo de variable (binaria o de abundancia) es una decisión que incumbe al investigador y depende del objetivo del estudio y de las características generales de la vegetación. También corresponde al investigador elegir el tipo de atributo sobre el cual ha de basarse el estudio. En los estudios fisonómicos se emplean atributos estructurales-funcionales, en tanto que en los análisis florísticos se usan atributos taxonómicos. En el capítulo 3 se describen los atributos frecuentemente empleados, así como las variables y sus técnicas de medición. Se señala también la aplicabilidad y las limitaciones de cada una de ellas para cada propósito particular.

La sistematización de los atributos y variables de un conjunto de muestras, cada una de ellas proveniente de una unidad muestral o de un conjunto de unidades muestrales, permite la presentación de los datos en una tabla de doble entrada muestras/atributos. En dicha tabla, también llamada matriz primaria, cada columna representa una muestra y cada renglón o fila, un atributo; en la intersección entre la fila y la columna se registra la cantidad o la presencia del atributo correspondiente a la fila en la muestra correspondiente a la columna. En la práctica, no es posible detectar variaciones o grupos de elementos ni comparar las muestras entre sí por la inspección de la tabla bruta, en especial cuando el número de elementos (muestras o atributos) es muy grande. Se dispone de herramientas, formales e informales, que facilitan la descripción sintética y la comparación de las muestras, y que van desde la representación gráfica o simbólica de los atributos y variables, hasta el cálculo de funciones de semejanza y sus complementos:

las distancias. Las funciones de semejanza permiten comparar elementos de a pares: similitud entre pares de muestras según la composición de atributos y asociación o correlación entre pares de atributos según su distribución en las muestras. De este modo, la matriz primaria: muestras/atributos se transforma en una matriz secundaria muestras/muestras o atributos/atributos. En el capítulo 4 se analizan las herramientas para describir y comparar las comunidades, lo cual constituye un paso previo de preparación de los datos para el análisis de los mismos.

Independientemente de que el enfoque sea fisonómico o florístico, basado en datos cualitativos o cuantitativos, formal o informal, el paso siguiente consiste en analizar los datos sistematizados (gráficos, símbolos, matrices) con el propósito de organizar la información para poder describir los tipos de patrones de variación de la vegetación e interpretar las interrelaciones entre éstos y los patrones de variación ambiental o temporal. En esta etapa, en la cual se obtienen abstracciones o generalizaciones de la realidad, se puede proceder de dos maneras. Del análisis de los datos, se puede extraer un modelo de la vegetación; o bien, a partir de un modelo o de un conjunto de hipótesis, es posible dirigir el análisis hacia la comprobación del modelo o su modificación. En el primer caso, el tratamiento de los datos es independiente del modelo, el cual se obtiene por inducción. En el segundo caso, el modelo determina el tipo de tratamiento a que se someten los datos y es derivativo. En todos los estudios de vegetación se ha seguido, implícita o explícitamente, un modelo; sin embargo, la indicación explícita de éste contribuye a objetivizar las técnicas y deducciones y minimiza las posibilidades de obtener clases y variaciones vegetacionales donde no las hay. En general, el primer enfoque se emplea en estudios exploratorios, cuando no se conocen las características y propiedades del sistema que se analiza. Estos estudios permiten generar un modelo que, con la comprobación de hipótesis cada vez más complejas, se modifica y ajusta por aproximaciones sucesivas.

En el capítulo 5 se introducen los temas de clasificación y ordenación. Se presentan las dos hipótesis básicas de comportamiento de la vegetación: la organicista y la individualista, y sus respectivos modelos geométricos en espacios multidimensionales. En los capítulos 6 y 7 se exponen los conceptos y se describen los métodos y las técnicas de clasificación y ordenación, así como la aplicabilidad y limitaciones de cada uno. Se dan ejemplos de enfoques informales y formales, empleando exclusivamente datos obtenidos sobre el terreno. Lo que se pretende es que el usuario pueda seleccionar los métodos y técnicas más adecuados a su propósito y comprender los pasos involucrados. Los métodos y técnicas presentados son sólo algunos de los disponibles; se han escogido los de fácil aplicación y cuya comprensión es necesaria para aventurarse en el uso de enfoques más complejos, para los cuales se requieren la colaboración de una persona entrenada en estadística multivariada y el empleo de computadoras.

Tal como lo señalan Lambert y Dale, (89) la herramienta estadística seleccionada debe satisfacer dos requisitos: ser adecuada al material a tratar y ser de construcción sólida. Si bien la preocupación excesiva por la técnica puede desviar la atención del estudio, y hay que precaverse contra la tendencia a forzar la acomodación de los datos ecológicos en moldes matemáticos, (65) es importante escoger en cada etapa el modelo adecuado a la naturaleza y estructura de los datos y a la escala del problema. Otro requisito importante: el usuario debe comprender claramente las implicaciones biológicas o ecológicas de cada paso matemático.

Es imposible determinar *a priori* si un método numérico o una medida de índole cuantitativa es mejor o más válida que un método informal, o

que una evaluación subjetiva. Sin duda, a todos interesa aplicar el "mejor" método, pero la decisión correspondiente no depende de una cualidad intrínseca del método, sino del grado en que resulte adecuado para tratar un determinado problema. A veces, razones prácticas imponen restricciones: el tiempo, los recursos financieros, la extensión de la zona a estudiar, los conocimientos previos, etc., son factores que pesan en la decisión final. A este respecto, es importante tener en cuenta dos puntos esenciales: la necesidad de conocer y reconocer las limitaciones de cada técnica o método empleado en cada caso y la necesidad de planificar de antemano todas las fases del estudio. Es mucho más eficaz emplear un método sencillo, pero bien comprendido, que un método computacional complejo que conduzca a interpretaciones erróneas por falta de comprensión de su fundamento teórico y de sus limitaciones. La planificación previa permite reducir los requerimientos en las etapas que no son críticas y evita seguir el procedimiento totalmente ineficiente de comenzar con un enfoque y concluir con otro.

EL COMPORTAMIENTO DE LAS POBLACIONES EN LAS COMUNIDADES

Por estar las comunidades constituidas por un conjunto variable de especies con mayor o menor grado de interrelación y con abundancia variable, desde comunes hasta raras, y dado que la mayoría de los estudios fitosociológicos se basan en la comparación de censos florísticos provenientes de muestras de las comunidades que se estudian, es importante conocer algunas de las características de la vegetación vinculadas al patrón espacial de las especies y a la distribución de frecuencias. Estas consideraciones intervienen en las decisiones acerca del muestreo y en la interpretación de los resultados.

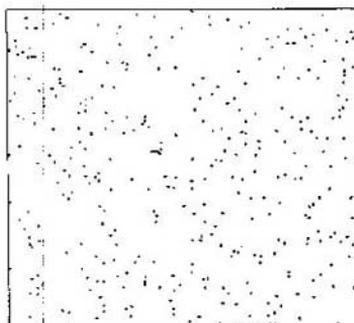
PATRON ESPACIAL DE UNA ESPECIE

El patrón espacial de una especie se refiere a la distribución en el espacio de los individuos pertenecientes a dicha especie. Sin embargo, como el término "distribución" tiene un significado preciso en estadística --denota la forma en que se reparten en las clases posibles los valores de una determinada variable-- es preferible, siguiendo a Pielou, (126) utilizar el vocablo "patrón" para designar la organización o el ordenamiento espacial de los individuos. Así, las variables tienen una distribución dada y las especies tienen un patrón determinado.

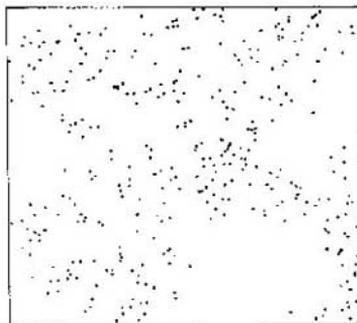
Los individuos de una especie en una comunidad pueden hallarse ubicados al azar, o a intervalos regulares o agregados formando manchones. En el primer caso, su patrón es aleatorio; en el segundo, es regular y en el tercero, agregado.

En una zona ocupada por una especie con *patrón aleatorio*, cada punto del espacio tiene igual probabilidad de estar ocupado por un individuo de la especie considerada. Es decir, si se toman muestras de tamaño uniforme, ubicadas al azar en dicha área, la distribución del número de individuos por unidad muestral se conforma a una serie de Poisson, de modo que la varianza relativa (varianza/media) es igual a la unidad. Cuando los individuos se hallan agrupados en un *patrón agregado*, la varianza relativa es mayor que 1; es decir, la varianza del número de individuos por unidad de muestreo excede a la media. La varianza alta se debe a que los individuos se concentran en cantidades grandes en pocas unidades muestrales. En el *patrón regular*, la varianza relativa es menor que 1 porque los individuos se reparten más uniformemente de lo esperado en las unidades muestrales, lográndose una varianza menor que la media. Esto puede apreciarse en el ejemplo de la figura 1, que muestra los resultados en tres poblaciones con los tres patrones posibles.

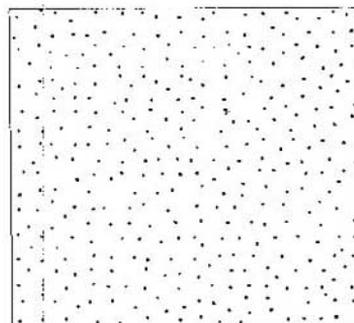
La varianza relativa no puede usarse como criterio único para detectar el patrón, ya que su valor puede ser 1 cuando el patrón es agregado. Es decir, el patrón aleatorio permite obtener una varianza relativa igual a la unidad, pero no siempre que la varianza relativa es igual a 1 el patrón es aleatorio. Se dispone de varias técnicas estadísticas para estudiar el patrón (54, 60, 126, 127, 129, 80) y la mayoría de ellas se basan en la comprobación de la hipótesis de



A. PATRON ALEATORIO



B. PATRON AGREGADO



C. PATRON REGULAR

A	B	C
$n = 100$	$n = 100$	$n = 100$
$\sum x = 350$	$\sum x = 350$	$\sum x = 350$
$\bar{x} = 3.5$	$\bar{x} = 3.5$	$\bar{x} = 3.5$
$\sigma^2 = 3.25$	$\sigma^2 = 6.97$	$\sigma^2 = 0.45$
$\frac{\sigma^2}{\bar{x}^2} = 0.93$	$\frac{\sigma^2}{\bar{x}^2} = 1.99$	$\frac{\sigma^2}{\bar{x}^2} = 0.12$

Fig. 1. Efecto del patrón espacial sobre la varianza relativa. El patrón aleatorio se obtuvo colocando los puntos en un sistema de coordenadas, de modo que la ubicación de cada uno de ellos está determinada por pares de valores extraídos de una tabla de números aleatorios. El patrón agregado se obtuvo colocando los primeros 50 puntos al azar y el resto (300) a partir de la tabla de números aleatorios, descartando aquellos que estuvieran a una distancia mayor de 10 unidades de cada uno de los 50 puntos originales ($\sum x = 350$). Se calcula el número promedio de individuos por cuadrado; el número de cuadrados es $n = 100$.

distribución de Poisson y el ajuste de los datos a otras distribuciones en caso de que el patrón no resulte aleatorio. Sin embargo, este tipo de ejercicio no tiene sentido a menos que exista una justificación biológica u operacional para ello. En estudios muy detallados de comunidades en zonas de poca extensión puede ser importante reconocer el tipo de patrón y sus características para detectar la homogeneidad y decidir el diseño del muestreo. En este caso existe una justificación operacional. En los estudios de población, la identificación de patrones ayuda a descubrir los mecanismos biológicos que contribuyen al ordenamiento espacial de los individuos. Sin embargo, la aplicación de las técnicas estadísticas, aun si se logra un ajuste con alguna

distribución, nada revela acerca de las causas del patrón. En el mejor de los casos, permite formular alguna hipótesis en este sentido, cuya comprobación requiere un nuevo conjunto de datos adecuados al propósito. En el caso del patrón agregado, la distribución estadística no permite estimar las variables que pueden ser útiles para la formulación de hipótesis acerca de los mecanismos de agregación, tales como densidad de los manchones, media y varianza del número de individuos por manchón y su variación en la dispersión centrípeta, a partir del centro del manchón.

En algunos estudios⁽⁴⁾ se ha encontrado que para una misma población, el patrón puede ser distinto según se recurra a cobertura o a densidad para estimar la abundancia de la especie. Esto es comprensible si se tiene en cuenta que los factores que afectan la germinación y el establecimiento de los individuos y su supervivencia en la comunidad son distintos de los que influyen en el desarrollo de cada individuo y, por ende, en su cobertura.

El tipo de patrón detectado depende también del tamaño de la unidad muestral en relación con el tamaño y la separación de los manchones. Si la unidad muestral es más pequeña que los manchones y que la distancia entre éstos, los resultados reflejarán un patrón aleatorio. Si la unidad muestral es de tamaño aproximado al de los manchones, los resultados pondrán en evidencia el patrón agregado. Si la unidad muestral es de tamaño mayor que el de los manchones y que la distancia promedio entre los mismos, los resultados reflejarán el patrón espacial de los manchones.

El ajuste a una distribución Poisson supone que todos los sitios (hábitats) tienen propiedades idénticas, puesto que todos tienen igual probabilidad de ser ocupados por un individuo de la especie considerada. Es decir que el hábitat es uniforme en toda la zona del estudio y que los individuos son independientes. Es difícil imaginar un hábitat completamente uniforme en todas sus características, e incluso si así fuera, las especies mismas interactúan y crean patrones. Por ello, no sorprende que empíricamente se encuentre que el patrón aleatorio es menos frecuente en la naturaleza que el agregado, siendo el patrón regular el menos frecuente.

Las causas de agregación pueden ser diversas: variación en las condiciones del hábitat, método de dispersión de las especies, modificación local del ecotopo (hábitat + nicho) por otros individuos de la misma o de otra especie. En las poblaciones que se reproducen vegetativamente hay la tendencia a la formación de patrones agregados. En las plantas que se reproducen por semillas, si la dispersión es a corta distancia, también puede darse un patrón en manchones de los individuos más jóvenes, aunque luego debido a la eliminación por competencia intraspecífica, el patrón tienda a ser aleatorio o aun regular. A menudo una población de una comunidad madura presenta un patrón agregado; sin embargo, si se clasifican los individuos en clases de edades se advierte que sólo los más jóvenes se encuentran agregados, en tanto que los adultos forman patrones aleatorios o regulares.

La experiencia demuestra que a medida que la comunidad madura, su patrón (es decir, el de todos los individuos independientemente de la especie) tiende a hacerse aleatorio o regular. En el caso de colonización de una zona desnuda uniforme, el patrón es aleatorio en las primeras etapas, según la distribución de los propágulos. A medida que incrementa la densidad de los individuos, la tendencia es hacia la agregación de las plantas hijas alrededor de las madres. Cuando la competencia comienza a operar, la tendencia es nuevamente hacia un patrón aleatorio.

Una especie dominante con determinado patrón puede imponer un patrón igual o distinto a las otras especies, por modificación local del ecotopo. En ambientes de recursos limitados, cuando se saturan los sitios disponibles, hay tendencia hacia un patrón regular por competencia intraespecífica, o por autotoxicidad o inhibición biológica.

Si se desea conocer las causas del patrón agregado, que es el más frecuente, lo primero que hay que hacer en la investigación es determinar la escala y la intensidad del mismo. La escala se refiere al tamaño y espaciamiento de los manchones, y la detección de éstos depende del nivel de detalle con que se estudie el sistema. En muchas poblaciones vegetales, los individuos crecen agregados alrededor de la planta madre, y estos grupos aparecen a su vez formando un mosaico en el que manchones con elevada densidad de grupos alternan con manchones de baja densidad de grupos. En este tipo de diseño el patrón agregado se expresa a dos escalas. Los manchones grandes se detectan sólo si el tamaño de las unidades de muestreo es comparable al tamaño promedio de los manchones, y los grupos pequeños quedan en evidencia sólo si se procede con mayor detalle en el análisis.

Ya hemos señalado que el tipo de patrón obtenido en un estudio depende del tamaño de la unidad muestral empleada, de modo que si el tamaño de la unidad muestral es mucho mayor o mucho menor que el tamaño de los manchones las cantidades de valores intermedios, altos y bajos de abundancia son similares, y la varianza relativa es 1; si las unidades muestrales son de tamaño comparable al de los manchones habrá un exceso de valores altos y de valores bajos de la abundancia y la varianza relativa será mayor que 1. Es decir, la escala del patrón podría determinarse empleando unidades muestrales de distintos tamaños. Greig-Smith⁽⁶⁵⁾ ha diseñado una técnica que consiste en ubicar en la zona de estudio un retículo de cuadrados pequeños de igual tamaño y en contar el número de individuos en cada cuadrado. Luego, se combinan los datos provenientes de cuadrados contiguos, primero de a dos, luego de a cuatro, de a ocho, de a 16, etc. Para cada conjunto de datos (provenientes de bloques de 2 x 2; 2 x 4; 2 x 8, etc.) se calcula la varianza. Si los individuos tienen patrón aleatorio, la varianza relativa es igual a 1 para todos los tamaños de bloque. Si el patrón es agregado, la varianza aumenta hasta alcanzar un máximo cuando el tamaño de la unidad muestral es igual al tamaño de los manchones. Si se grafica la varianza en función de los tamaños de bloque, es posible detectar las distintas escalas de agregación porque aparece un pico o valor máximo de la varianza cada vez que el tamaño de bloque coincide con el tamaño promedio de los manchones.

El patrón agregado puede ser tal que los manchones de individuos de la especie considerada alternen con manchones en los cuales dicha especie está ausente, o que los manchones de alta densidad alternen con otros de densidad menor. En el primer caso, la intensidad del patrón es alta y en el segundo, baja. En el gráfico de varianza en función del tamaño del bloque la altura de los picos da una medida de la intensidad; cuanto más alto es el pico, mayor es la intensidad.

La escala y la intensidad del patrón de la especie permiten formular hipótesis acerca de las causas de la agregación. Si la escala del patrón de la especie coincide con aquella de un factor o conjunto de factores ambientales, podría postularse una relación causal entre la especie y el ambiente. La intensidad refleja el grado de control de los factores ecológicos operativos.

Otras técnicas de detección de la escala e intensidad del patrón emplean distintas medidas de abundancia (cobertura, frecuencia) o tran-

sectas en vez de retículos. (80, 65) Estos estudios son importantes en las investigaciones autoecológicas.

HOMOGENEIDAD

El problema del patrón está relacionado con el de la homogeneidad. En la mayoría de los estudios fitosociológicos, los investigadores toman la muestra en zonas seleccionadas subjetivamente basándose en la "homogeneidad" de la vegetación. En este contexto, el concepto de homogeneidad es intuitivo y debe serlo puesto que no existe una definición objetiva y precisa de "homogeneidad", a pesar de intentos por definirla y evaluarla.

Según Curtis y McIntosh, (35) una unidad de vegetación es homogénea cuando "la distribución (patrón) de las especies es tal que todas estarán representadas con la misma probabilidad en todas las partes de la zona estudiada en cada muestra (unidad muestral) de tamaño adecuado". Esta definición implica que todas las especies de la zona tienen un patrón espacial aleatorio; sin embargo, esto ocurre rara vez. Se podría interpretar esta definición de manera menos rigurosa. Por ejemplo, un patrón puede considerarse homogéneo siempre que la distancia entre individuos sea uniforme en toda la zona de estudio. También puede considerarse homogénea una zona ocupada por manchones de intensidad y escala uniformes y siempre que su patrón espacial sea aleatorio o regular. (60) Esta consideración está contemplada en la definición de Curtis y McIntosh, (35) en la condición de tomar una "muestra de tamaño adecuado". Esto significa que podría tomarse una unidad muestral lo bastante grande o pequeña para que el análisis de los datos refleje un patrón aleatorio. En otras palabras, la homogeneidad es un problema de escala, al igual que el patrón.

Hasta ahora hemos considerado la homogeneidad respecto al patrón espacial de las especies, es decir a una escala relativamente grande (con mucho detalle). Sólo cuando los manchones son grandes y el patrón de gran intensidad es posible detectar este tipo de heterogeneidad sin recurrir a una técnica estadística. Sin embargo, en la mayoría de los estudios fitosociológicos, sobre todo de zonas extensas, la homogeneidad a la cual se alude cambia de significado puesto que la escala es menor. En este caso, la homogeneidad se refiere a la composición florística general, a las características globales del hábitat, a la recurrencia de las fases (diferentes tipos de vegetación presentes en un mosaico. La fase puede consistir en una especie o en un grupo recurrente de especies o microcomunidad). En tal caso, los criterios de homogeneidad pueden ser, por ejemplo, el tipo de relieve, la fisonomía de la vegetación, las especies dominantes, etc., según el objetivo del estudio. Si se desea cartografiar el patrón espacial de las comunidades vegetales de una zona extensa, el investigador puede considerar conveniente ubicar las muestras en cada tipo de formación, utilizando la fisonomía como criterio de homogeneidad; si el objetivo es realizar un estudio fitosociológico del sotobosque de los pinares, el criterio de homogeneidad es la especie dominante del estrato superior. A algunas escalas, la homogeneidad no es visible, ni siquiera por un investigador experimentado, sin comprobación estadística; a otras escalas, la homogeneidad es factible de ser evaluada subjetivamente.

AREA MINIMA DE LA COMUNIDAD

El concepto de área mínima de la comunidad se relaciona simultáneamente con la homogeneidad florística y espacial. Surge del criterio de que para toda comunidad vegetal existe una superficie por debajo de la cual ella no puede expresarse como tal. Por lo tanto, para obtener una

unidad muestral representativa de una comunidad, es necesario conocer su área mínima de expresión.

Empíricamente se ha comprobado que si se registran las especies de una unidad muestral pequeña, su número es pequeño. A medida que se incrementa la superficie aumenta el número de especies, al comienzo bruscamente y luego cada vez con más lentitud y llega un momento en que el número de especies nuevas registradas en cada unidad muestral, sucesivamente mayor, es muy bajo o nulo (Tabla I, Fig. 2). Esta tendencia aparece reflejada en los gráficos de comunidades muy distintas en cuanto a homogeneidad, riqueza específica, tipo de patrones espaciales, etc.

Tabla I. Datos para la Estimación del Área Mínima*

Especies	Número Acumulativo de Especies	Unidad Muestral	
		Número	Tamaño (m ²)
<i>Opuntia ventiana</i>			
<i>Lippia origanoides</i>			
<i>Croton flavens</i>			
<i>Bastardia viscosa</i>			
<i>Cercidium praecox</i>			
<i>Opuntia caribaea</i>			
<i>Ritterocereus</i> spp.			
<i>Cnidoscolus urens</i>	8	1	4
<i>Malpighia glabra</i>			
<i>Bulnesia arborea</i>			
<i>Melocactus amoenus</i>			
<i>Ayapana squarrosa</i>	12	2	8
<i>Bromelia humilis</i>			
<i>Jacquinia aristata</i>	14	3	16
<i>Acanthocereus pentagonus</i>			
<i>Capparis linearis</i>	16	4	32
<i>Bursera karsteniana</i>			
<i>Lycium nodosum</i>	18	5	64
<i>Pithecellobium dulce</i>			
	19	6	128
	19	7	256

* Datos provenientes de un matorral ralo siempreverde espinoso de la zona semiárida del Estado Falcón, Venezuela.

El procedimiento más difundido para determinar el área mínima consiste en tomar una unidad muestral pequeña y en contar el número de

especies presentes en ésta. Luego se duplica la superficie extendiendo la unidad anterior y se cuenta el número de especies nuevas que aparecen en la unidad duplicada. Esta operación se repite hasta que el número de especies nuevas disminuye al mínimo. En la figura 3 se esquematiza este procedimiento. En seguida se grafica el número de especies en función de la superficie de la unidad de muestreo.

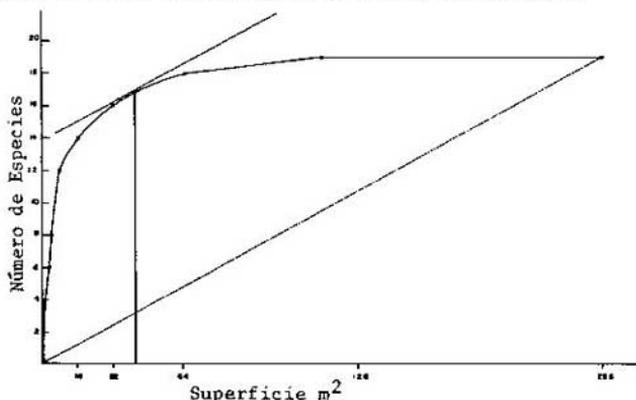


Fig. 2. Gráfico especies-área. Datos en la Tabla I; área mínima = 42,4 m². Explicación en el texto.

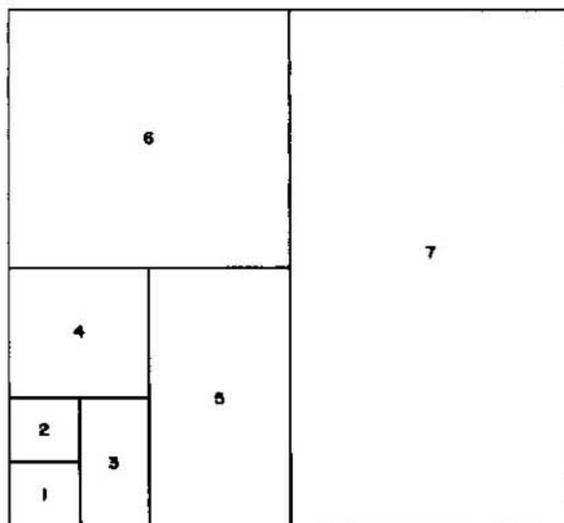


Fig. 3. Modelo de muestreo para la evaluación del área mínima. Explicación en el texto.

Mediante la aplicación de esta técnica se puede acumular errores porque el número de especies de cada unidad muestral no es independiente. Por ejemplo, si en el primer cuadrado se contó alguna especie no significativa, o no representativa de la comunidad, ella se seguirá te-

niendo en cuenta en las sucesivas duplicaciones, aunque no vuelva a aparecer. Otra técnica de muestreo para la obtención de la curva especies-área que permite obtener datos independientes consiste en ubicar, al azar, cuadrados de distintos tamaños y luego en contar las especies en cada cuadrado. También se puede colocar un retículo de cuadrados del mismo tamaño y registrar las especies de cada cuadrado. Mediante la agregación de cuadrados vecinos se obtienen incrementos sucesivos de superficie.⁽⁷⁸⁾ En este caso, los datos no son independientes.

El área mínima puede determinarse gráficamente, ya que se define como la superficie a la cual la curva ha alcanzado el plateau, o la superficie a la cual se logra el punto de inflexión de la curva. En nuestro ejemplo, el área mínima sería 42,4 m². Sin embargo, no siempre el punto de inflexión es tan marcado, sino que el número de especies sigue incrementando aun a valores muy altos de superficie. Resulta, pues, difícil determinar gráficamente el área mínima. Por otro lado, la relación entre las escalas empleadas en abscisas y ordenadas puede afectar el valor del área mínima estimada gráficamente. Estos hechos han estimulado el ideal técnicas y procedimientos, tanto gráficos como numéricos, para estimar el valor que se busca.^(25, 78)

Por ejemplo, Cain⁽¹⁰⁸⁾ propuso que se eligiera como área mínima aquella correspondiente a la proyección del punto de la curva en el cual la pendiente es igual a la relación número total de especies registradas/superficie del cuadrado mayor muestreado. El procedimiento para hallar dicho punto consiste en trazar una recta uniendo los extremos de la curva; trazar otra recta, paralela a la primera y tangencial a la curva y proyectar al eje x el punto de intersección tangencial; se obtiene así el valor del área mínima (Fig. 2). El área mínima elegida depende de la superficie del cuadrado de mayor tamaño muestreado. Cuando esta superficie es mucho mayor que la correspondiente al punto de inflexión, suele elegirse como área mínima una fracción del valor obtenido por el procedimiento explicado.

Otra manera de definir el área mínima, propuesta por DuRietz en 1921, se basa en las especies constantes.⁽¹⁴⁸⁾ Para el autor, especies constantes son aquellas cuyo porcentaje de constancia es superior a 90%. Si se evalúa la constancia de las especies a partir de cuadrados de distinto tamaño dentro de la muestra de la vegetación objeto de estudio, por encima de un tamaño dado, ciertas especies exhiben una constancia por encima del 90% y al incrementar el tamaño del cuadrado no se aumenta el número de estas especies.

Mencionaremos otras definiciones de área mínima. Moravec⁽¹⁰⁷⁾ la define como aquel área por encima de la cual los índices de homogeneidad y similitud se mantienen relativamente constantes. Para ello, calcula estos índices entre unidades del mismo tamaño y representa gráficamente los valores de los índices en función de los tamaños de las unidades muestrales. Al comienzo, los índices se incrementan rápidamente, pero luego alcanzan un valor alrededor del cual fluctúan o aun disminuyen con incrementos sucesivos del tamaño de la unidad muestral. Goodall⁽⁵⁸⁾ define el área mínima como la unidad muestral más pequeña para la cual las diferencias esperadas (varianzas) entre réplicas son independientes de la distancia entre ellas.

El concepto de área mínima plantea un problema que va más allá del examen de los procedimientos empleados para estimarla. Como propiedad de la comunidad, dicho concepto sería válido sólo si el segmento de vegetación estudiado fuese homogéneo. Tal como se ha señalado en los párrafos anteriores, los patrones agregados son más comunes que los aleatorios. Por lo tanto, el concepto y la estimación del área mínima

no tienen significación en la caracterización de la comunidad. Sólo tienen utilidad desde el punto de vista operacional, porque permiten una estimación del área por debajo de la cual no tendría sentido analizar datos de la vegetación en un estudio fitosociológico. La decisión final acerca del área mínima depende del juicio subjetivo del investigador. En última instancia, se trata de evaluar si se justifica invertir más tiempo y esfuerzo para lograr determinado incremento de la información.

DISTRIBUCION DE LA ABUNDANCIA DE LAS ESPECIES

La cantidad de individuos de cada especie en una comunidad varía desde las especies comunes (muy abundantes) hasta las especies raras. Este hecho ha llevado a investigar la relación entre el número de individuos por especie y el número de especies para distintas comunidades. Empíricamente se ha observado que en la mayoría de las comunidades hay muchas especies representadas por pocos individuos, y las especies con números crecientes de individuos son progresivamente menos numerosas (Fig. 5).

A partir de observaciones análogas, Raunkiaer (1918, (65)) dedujo la "Ley de las Frecuencias", la cual establece que si el número total de las especies de una comunidad se divide en cinco clases de frecuencia de igual tamaño: A=0 a 20%; B=21 a 40%; C=41 a 60%; D=61 a 80%; E=81 a 100%, se cumple que $A > B > C$ y $D < E$, tal como se muestra en la figura 4. Raunkiaer pensaba que el dato de frecuencia de una especie, estimado como porcentaje de unidades muestrales que contenían la especie considerada, daba una medida de su abundancia. Esto sólo se cumple si el patrón de la especie es aleatorio.

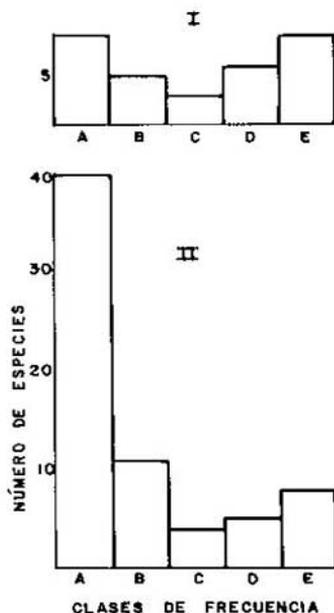


Fig. 4. Ley de las Frecuencias de Raunkiaer. Gráfico del número de especies en cada intervalo de las frecuencias, expresado en porcentaje del total. Datos correspondientes a dos comunidades del Estado Faicón, Venezuela: I. Comunidad xerófila; II. bosque nublado. Se consideraron sólo las especies vasculares superiores.

Se ha comprobado empíricamente que la "Ley de las Frecuencias" de Raunkiaer se cumple en la mayoría de los casos, aunque la forma de la curva depende de la abundancia relativa de las especies, de los patrones espaciales y de los métodos de muestreo. El incremento de la clase E se debe a que este intervalo de frecuencias incluye un intervalo de densidades mucho mayor que el resto de las clases en conjunto y, por lo tanto, se incrementa la probabilidad de que aparezcan más especies en esta clase.⁽⁶⁵⁾ Es decir, esta parte de la curva es en realidad un artificio y se espera que el número de especies más comunes (con muchos individuos) sea menor.

La distribución de las frecuencias del número de individuos, es decir la proporción de especies representadas por x individuos (Fig. 5), se ajusta a una distribución de Poisson compuesta, siempre que las especies presenten un patrón aleatorio y que los datos provengan de unidades muestrales ubicadas al azar. Pielou (126, 128, 129) explica los modelos, pertenecientes a la familia de las curvas Poisson compuestas, utilizados para ajustar los datos observados de abundancia de las especies.

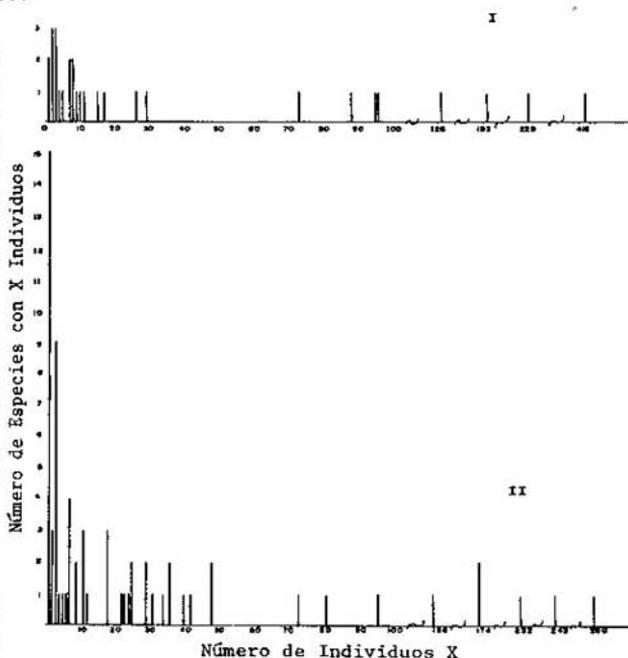


Fig. 5. Gráfico de frecuencias de la abundancia de las especies. Número de especies con x individuos en las dos comunidades de la figura 4. Comunidad I: 29 especies y 1466 individuos; comunidad II: 68 especies y 1979 individuos.

Se han hecho numerosos intentos para deducir matemáticamente las relaciones especies-abundancia a partir de las curvas especies-área.^(126, 54) Sin embargo, las restricciones que impone la prueba

de hipótesis no se cumplen en la naturaleza. Para determinar esa relación es necesario que la distribución de las frecuencias del número de individuos por especie sea logarítmica, lo cual supone que los manchones son pequeños, equivalentes a unidades vegetales, y que ellos muestran un patrón aleatorio, o que todas las especies tienen un patrón espacial aleatorio. Aun cuando fuese posible ajustar los datos a modelos matemáticos, falta encontrar la explicación biológica o ecológica del modelo probado. Hasta el presente esto no se ha logrado. (128) Sin embargo, el interés por ajustar los datos empíricos a modelos matemáticos se justifica para poder llegar a generalizaciones y encontrar hechos que se repiten muchas veces, con el fin de avanzar en el conocimiento de la teoría ecológica.

RESPUESTAS DE LAS ESPECIES A LOS FACTORES AMBIENTALES

Ramensky en 1924(142, 1) y Gleason en 1926(108) propusieron independientemente el principio de la individualidad de las especies (*hipótesis individualista*), que establece que cada especie se distribuye conforme a sus características genéticas, fisiológicas y poblacionales y a su manera de relacionarse con los factores ambientales, incluyendo en ellos a las otras especies; por lo tanto en una zona dada no hay dos especies con la misma distribución a lo largo de un gradiente ambiental. En otras palabras, cada especie tiene un intervalo de tolerancia propio con respecto a los factores ambientales; sin embargo, los límites de tolerancia de la especie no son bruscos, sino que la población tiene un centro u óptimo, a partir del cual su abundancia disminuye hacia ambos extremos del gradiente del factor ambiental. Cada especie difiere en la forma y en el tamaño de la curva de respuesta. Cuando la especie crece sola, en condiciones de monocultivo, la población expresa su *óptimo de desarrollo fisiológico*, es decir, su abundancia (expresada en número de individuos, producción de materia orgánica, etc.) es máxima en aquel punto del gradiente en el cual la cantidad o la calidad del factor considerado es óptimo para el crecimiento de dicha especie. En presencia de otras especies, el óptimo fisiológico suele ser desplazado como consecuencia de la competencia interespecífica. Por lo tanto, el *óptimo de distribución ecológica*, que refleja la capacidad de supervivencia de la especie ante la competencia, no coincide con el óptimo fisiológico, y la forma y tamaño de la curva pueden variar para la misma especie según la capacidad competitiva relativa de las especies que crecen juntas. En estudios de la distribución de las especies a lo largo de gradientes ambientales, realizados en plantas(164, 36, 22, 34, 175) y en animales(124, 163) se ha observado que la forma generalizada de la curva de respuesta es gaussiana, o de campana. En algunas especies la distribución es más amplia; en otras es bimodal.

En la figura 6a se representa la respuesta de una población al gradiente de un factor ambiental. Si se consideran dos factores ambientales que influyen en una población, se obtiene una superficie de respuesta (Fig. 6b), dada por la intersección de los intervalos de tolerancia a ambos gradientes. Si se consideran más de dos factores ambientales, cada uno representado por un eje, se obtiene un espacio-hábitat multidimensional; la respuesta de la especie puede concebirse como una nube con un centro de abundancia máxima, la cual disminuye gradualmente en todas direcciones, es decir, hacia los extremos de todos los ejes (Fig. 6c).

Para el caso unidimensional, es decir de respuesta de la población a un gradiente, se puede estimar el ancho relativo del hábitat de las distintas especies como dispersiones de cada población hacia los lados de la moda o centro, recurriendo al cálculo de la desviación estándar-

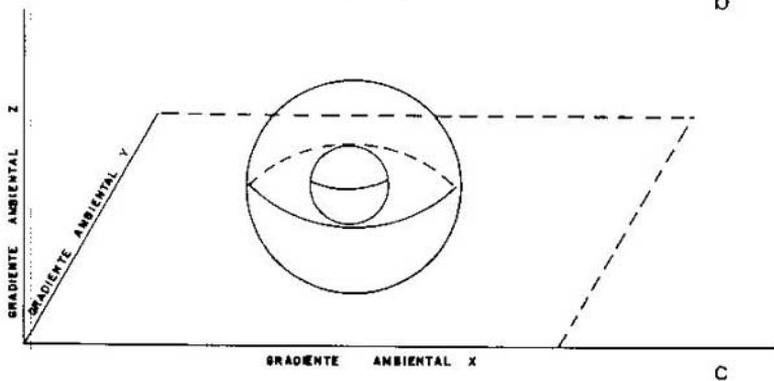
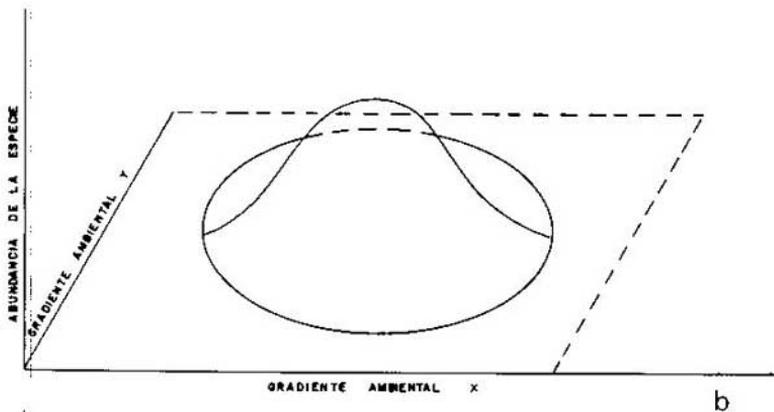
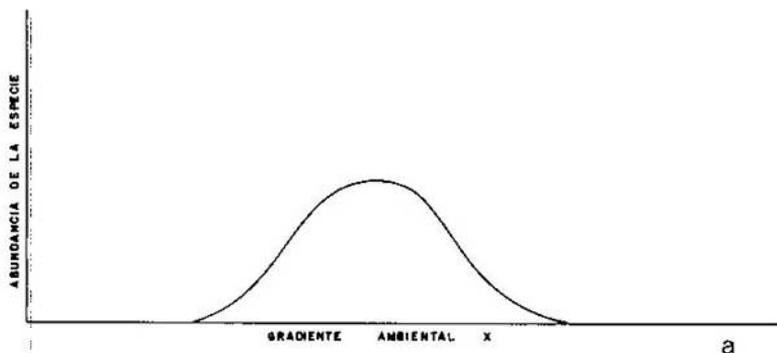


Fig. 6. Gráficos de respuesta de una población específica a gradientes de factores ambientales. 6a: Curva de respuesta a un factor ambiental; 6b: superficie de respuesta en un plano (dos gradientes); 6c: esfera de respuesta en un espacio tridimensional (tres gradientes).

dar,(100) si se acepta que la curva de respuesta es gaussiana. Sin embargo, según otros autores,(6, 8) las formas gaussianas son las menos comunes y proponen un modelo de respuesta aproximado a una curva cuadrática.

Ambos modelos (curva gaussiana y curva cuadrática) son aproximaciones. En la naturaleza, los estudios de la distribución de la abundancia de las especies a lo largo de gradientes ambientales han demostrado que las curvas pueden ser en forma de campana, en forma parabólica, a menudo asimétricas, con picos más o menos agudos, a veces poco desarrolladas o muy amplias. Sin embargo, es importante reconocer que las respuestas son no lineales y no monotónicas en los intervalos de gradientes ambientales que normalmente se abarcan en los estudios de vegetación.

El gradiente ambiental considerado puede ser de recurso (intensidad de la luz, nutrientes, etc.) o de condiciones de hábitat (pH, topografía, altitud, etc.). En cualquier caso, las especies evolucionan en una comunidad para ocupar distintas posiciones en el gradiente y de este modo disminuye la competencia entre ellas.(169) Es raro encontrar dos especies con preferencias parecidas que se excluyan completamente en los límites de sus intervalos de distribución; en general, las poblaciones se superponen en sus extremos y en una comunidad representada a lo largo de un gradiente ambiental, las especies forman cenoclines (gradiente de comunidad: la composición específica cambia gradualmente de un extremo a otro del gradiente).(177)

En consecuencia, en un ecosistema en estado estable cada población ocupa un sitio en el gradiente de recursos y la competencia ya no se manifiesta por el desplazamiento de una especie por otra, sino que la habilidad competitiva depende de la capacidad de reproducción para mantenerse en el sitio ya ganado. Hay otro aspecto interesante: en un ecosistema clímax no existe "espacio vacío"; es decir, todos los sitios están ocupados hasta colmarse la capacidad de carga del sistema y el sitio queda disponible sólo cuando un individuo muere. Si se aceptan estas dos afirmaciones, que no son más que hipótesis de la Teoría del Equilibrio Biológico,(94) el patrón de los individuos debe ser aleatorio, aunque el patrón de las especies sea agregado.

MUESTREO

En la mayoría de los estudios de la vegetación no es operativo enumerar y medir todos los individuos de la comunidad, por ello hay que realizar muestreos de la misma y estimar el valor de los parámetros de la población. Aunque fuera posible localizar y medir todas las unidades de población, en cuyo caso se obtendría el valor del parámetro y no su estimación, la información obtenida no sería más útil ni más significativa que la derivada de un muestreo adecuado.

Procede formular algunas definiciones. La población es, en este caso, un conjunto de observaciones cuantitativas o cualitativas. En estudios de la vegetación, la población puede estar formada por unidades de vegetación, por individuos vegetales de la misma especie, por individuos vegetales de la misma forma de vida, etc. Es necesario definir claramente y sin ambigüedad la población, al igual que los caracteres u observaciones que interese identificar. Una unidad de población es una observación, simple o múltiple, de una o varias de sus características. Por ejemplo, si la población está formada por un conjunto de unidades de vegetación, cada una de ellas representada en un censo florístico, la unidad de población es la unidad de vegetación o censo, el cual constituye una observación múltiple de varias características, que son las especies. La abundancia o presencia de una especie dada en un censo determinado constituye una observación simple. Un subconjunto de la población es una muestra de la misma. Variables son los valores que asumen las observaciones cuantitativas; en nuestro ejemplo, la abundancia de cada especie en cada censo. Parámetro es un número que describe un determinado aspecto de una población; su valor es constante. Tal como se ha señalado en el párrafo anterior, en los estudios de vegetación es necesario estimar el valor de los parámetros de la población a partir de la medición de variables en una muestra de la población, formada por un subconjunto de unidades de población. Una unidad de muestreo es una unidad de población; es la unidad básica en la cual se realizan las mediciones u observaciones de los caracteres de la vegetación.

Cada unidad muestral permite obtener una medida de la variable considerada (x_i), y del conjunto de las unidades muestrales (n) de una muestra se calcula la estimación de la media de la variable medida:

$$\bar{x} = \left(\sum_{i=1}^n x_i \right) / n.$$

A partir de estos datos es posible calcular la desviación estándar de la muestra, es decir:

$$S = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}{(n-1)}},$$

que mide la desviación promedio de cada medición respecto de la media aritmética; es una estimación de la precisión de la media. Si la muestra es probabilística, o sea si cada unidad de población tiene

igual probabilidad de ser incluida en la muestra, la S es necesaria para comparar objetivamente las medias provenientes de poblaciones distintas.

En los estudios fitosociológicos se comparan comunidades, es decir varias poblaciones estadísticas. De cada comunidad se toma una muestra, formada por un conjunto de unidades muestrales a partir de las cuales se obtienen las variables que serán objeto de comparación.

En todo muestreo hay que realizar una serie de etapas o pasos para poder adoptar decisiones referentes a la selección de alternativas posibles. Los pasos son: a) selección de la zona de estudio; b) determinación del método para situar las unidades de muestreo; c) selección del tamaño de la muestra, es decir, del número de unidades muestrales y d) determinación del tamaño y la forma de la unidad muestral.

SELECCION Y DELIMITACION DE LA ZONA DE ESTUDIO

Este primer paso es necesariamente subjetivo y depende del objetivo del estudio; es imposible hacer una selección objetiva antes de haber tomado muestras y hecho mediciones. Los criterios para seleccionar y delimitar la zona varían desde los de índole administrativa (cuando hay que estudiar la vegetación de un país, una provincia o cualquier otro territorio con límites administrativos) hasta los de carácter ambiental (topográficos, climáticos, geográficos, etc.) o vegetacionales. Cualquiera que sea el criterio de selección debe expresarse claramente, puesto que los resultados y conclusiones sólo serán aplicables a la zona delimitada. Es decir, si se requiere estudiar la vegetación de los valles intermontanos de una región, el muestreo se restringirá a esta situación topográfica y los resultados y conclusiones no podrán extenderse a otras topografías, aun cuando la composición específica parezca similar.

METODO PARA SITUAR LA MUESTRA Y LAS UNIDADES MUESTRALES

La selección del método para situar la muestra y las unidades muestrales se refiere al patrón espacial que ellas tendrán una vez ubicadas en la zona de estudio. El patrón espacial puede ser preferencial, aleatorio, sistemático o aleatorio restringido.

En el *muestreo preferencial*, la muestra o las unidades muestrales se sitúan en unidades consideradas típicas o representativas sobre la base de criterios subjetivos. Este tipo de muestreo se basa en suposiciones *a priori* acerca de las propiedades de la vegetación; requiere investigadores con experiencia en la zona de estudio y como el modelo no está claramente definido, es imposible evaluar el intervalo de confianza de los datos obtenidos. Este muestreo se llama comúnmente representativo, término poco feliz porque desde el punto de vista estadístico esta muestra es no representativa.

En algunos sistemas de clasificación, que se examinarán más adelante, se utiliza este muestreo para la ubicación de las unidades muestrales, las cuales posteriormente se comparan entre sí mediante técnicas no formales. Sin embargo, parecería lógico suponer que en un estudio de esta naturaleza, la clasificación obtenida se referirá a las muestras y no a la vegetación. Cuando los datos provienen de unidades muestrales situadas conforme a este criterio, las variables obtenidas no pueden considerarse estimaciones no sesgadas y no se prestan a interpretaciones estadísticas; por ello, esta técnica no es adecuada en un enfoque formal. Cabe destacar que la mayoría de los conceptos prevalecientes acerca de los aspectos básicos de la fitosociología provienen de estudios realizados con este modelo de muestreo. (121)

En algunos estudios de vegetación, especialmente de zonas extensas, la ubicación de las muestras es preferencial, y dentro de cada muestra, las unidades muestrales se sitúan según un patrón aleatorio, sistemático, o aleatorio restringido. En este caso, las variables obtenidas para cada muestra admiten tratamiento estadístico, y cada una de ellas representa una población distinta que puede compararse con las demás.

Los investigadores de la Tradición de Wisconsin emplean un modelo de muestreo preferencial, en el cual las muestras se sitúan conforme a uno de tres criterios: a) a intervalos fijos a lo largo de un gradiente vegetacional o ambiental, reconocido subjetivamente; b) en los paisajes intervenidos, las muestras se ubican en unidades de vegetación homogéneas, relativamente poco intervenidas y suficientemente grandes para producir una muestra útil, y c) en zonas de variación ambiental compleja, las muestras se toman a intervalos frecuentes pero no especificados, a medida que el investigador encuentra nuevas combinaciones específicas y ambientes distintos. En cada sitio de muestra se reúnen datos de un número variable de unidades muestrales que, luego, se promedian para obtener las variables de las muestras. (171)

Un caso particular de muestreo preferencial es el *muestreo estratificado*, que se emplea en zonas extensas heterogéneas. Ante todo, hay que estratificar la zona, es decir subdividirla en unidades, estratos o compartimientos homogéneos conforme a algún criterio vegetacional (especies dominantes, fisonomía, etc.), geográfico, topográfico, etc. Luego se muestrea cada estrato separadamente, utilizando cualquiera de los modelos mencionados. Con esta técnica se disminuye la variabilidad (desviación estándar) de los datos con respecto a aquellos de toda la zona heterogénea sin estratificar. Cualquiera que sea el criterio de estratificación, en el análisis posterior los estratos no pueden ser comparados atendiendo al criterio según el cual fueron delimitados, ya que ello implicaría un razonamiento circular. En las últimas décadas, se recurre con frecuencia a la fotointerpretación para estratificar la zona de estudio, lo que permite subdividirla en unidades homogéneas en cuanto a relieve, topografía y estructura de la vegetación.

23

El caso particular en el que en cada estrato se ubica una unidad muestral no aleatoria equivaldría a un muestreo preferencial. Cuando se recurre a la estratificación antes de un muestreo aleatorio, se incrementa la precisión de las estimaciones con respecto al muestreo aleatorio de la zona sin estratificar. Además es posible adecuar el tamaño de la muestra a la superficie ocupada por cada estrato. Si las superficies son muy distintas, un muestreo aleatorio sin estratificación produce sobremuestreo de los estratos pequeños y submuestreo de los estratos más grandes.

El *muestreo aleatorio* consiste en ubicar las muestras o unidades muestrales al azar. En este caso, cada unidad de población tiene igual probabilidad de formar parte de la muestra, la que resulta óptimamente representativa. Este modelo permite obtener el valor promedio de las variables consideradas y estimar la precisión de este promedio (desviación estándar de la muestra). La estimación de la precisión es deseable para el estudio de una población e imprescindible para comparar objetivamente dos poblaciones, ya que la diferencia entre las medias de dos poblaciones puede ser considerable y, sin embargo, no ser significativa debido al gran error de muestreo.

Una muestra aleatoria se puede obtener por distintos procedimientos. En un mapa de la zona se colocan puntos al azar sobre un sistema de coordenadas, tomando los valores de una tabla de números aleatorios. Esta técnica es útil para ubicar muestras en una región, o en

una zona extensa, pero es poco práctica para ubicar unidades muestrales en una zona pequeña, porque es difícil encontrar los puntos seleccionados en el campo con la exactitud que requiere la escala del muestreo. Otra técnica consiste en elegir un punto al azar en el campo, a partir del cual se camina una distancia cuya longitud se ha escogido al azar y en una dirección también escogida al azar; en el punto de destino se toman los datos y a partir de allí se repite el procedimiento. Este procedimiento resulta largo y tedioso, hay que caminar mucho y se puede dañar el ecosistema. Una modificación de la primera técnica soluciona los inconvenientes. En un mapa se sitúan los puntos al azar, como en el primer caso; luego, se miden las distancias entre los puntos y se traza la trayectoria más corta entre ellos. Con la ayuda de una brújula se sigue la trayectoria en el campo y se toma la muestra en cada punto secuencialmente.⁽⁸⁸⁾ Queda descalificada por completo la técnica de ubicar unidades muestrales arrojándolas con los ojos cerrados, o por encima del hombro, ya que se ha comprobado que la muestra así obtenida no es aleatoria.⁽⁶⁵⁾

El modelo aleatorio de muestreo presenta varios inconvenientes. En zonas heterogéneas el error de muestreo es considerable; algunas porciones de la zona pueden resultar subrepresentadas; algunas unidades de muestreo pueden caer en sitios inaccesibles, o muy deteriorados o muy heterogéneos. Por ello, este modelo ha sido descartado para el estudio de zonas extensas. Es adecuado para superficies pequeñas y cuando se desea obtener información global acerca de las variables consideradas, ya que con esta técnica no se pueden detectar variaciones dentro de la zona de estudio, puesto que todos los datos se promedian.

24 El *muestreo sistemático*, que consiste en ubicar las muestras o unidades muestrales en un patrón regular en toda la zona de estudio, permite detectar variaciones espaciales en la comunidad. Sin embargo, no se puede obtener una estimación exacta de la precisión de la media de la variable considerada, y al comparar dos poblaciones tampoco se puede evaluar la significación de las diferencias entre las medias de ambas. Este modelo es preferido no sólo porque permite detectar variaciones, sino también por su aplicación más sencilla en el campo; y según el patrón espacial de los individuos da una mejor estimación que el muestreo aleatorio.

El muestreo sistemático puede realizarse colocando en el terreno un retículo o red cuadrículada. Si la zona a estudiar es muy extensa, el primer punto se ubica al azar, y a partir de allí se camina un número uniforme de pasos para efectuar cada medición en los ángulos de un retículo imaginario. Este modelo de muestreo tiene el inconveniente que es cerrado; es decir una vez planificado no es posible agregar un número cualquiera de unidades muestrales; si es necesario incrementar el número de unidades ello debe hacerse en razón exponencial. En un patrón aleatorio, una vez realizado el muestreo básico es posible agregar cualquier número de unidades muestrales siempre que esto se haga al azar; en otras palabras, el modelo es abierto. A veces, el grado de variación en algunas porciones de la zona muestreada sistemáticamente es mayor que en otras y habría que muestrearlas con mayor intensidad. Para resolver este problema sin perder objetividad, se han creado modelos de muestreo en los que, en primer lugar, se ubica un esqueleto de unidades muestrales dispuestas regularmente y dentro de él se sitúan, según un patrón sistemático, unidades muestrales adicionales en números proporcionales a la variación medida entre las unidades del esqueleto. De este modo, la intensidad del muestreo se adapta al grado de variación florística.⁽¹⁴⁰⁾ Este modelo es más complejo y lleva más tiempo porque comprende dos etapas y requiere dos salidas de campo. Primero, se analizan los datos obtenidos de las unidades muestrales del esqueleto

to para determinar la heterogeneidad interna (heterogeneidad de cada par de unidades vecinas con respecto a la heterogeneidad del conjunto) y luego se ubican las muestras adicionales sistemáticamente en proporción a la heterogeneidad interna. Una simplificación de este modelo consiste en aplicar algún criterio de heterogeneidad externa para comparar la heterogeneidad entre cada par vecino. Así, es posible determinar el número de unidades muestrales intermedias y tomar los datos adicionales a medida que se muestrea el esqueleto. (88)

El modelo de *muestreo aleatorio restringido* tiene algunas de las bondades de los patrones aleatorio y sistemático. Consiste en dividir la zona de estudio en bloques de igual tamaño y de forma igual o distinta y ubicar en cada bloque un número igual de unidades muestrales al azar. Con este patrón espacial se puede estimar el error del muestreo y utilizar la varianza observada para verificar la significación de la diferencia de las medias entre muestras, ya que cada punto de la zona tiene igual probabilidad de estar representado en la muestra. Este modelo tiene la ventaja principal de que la subdivisión de la zona permite detectar variaciones espaciales, porque los datos de cada bloque pueden promediarse por separado. Si el tamaño de los bloques es de escala distinta a la de la variabilidad dentro de la zona, no se verá precisión. Otra ventaja es que si se detectan subconjuntos homogéneos de bloques, los datos de cada subconjunto pueden reunirse y ser comparados entre sí. Aunque este muestreo es más complejo que el de tipo sistemático, su aplicación en el campo es más sencilla que la de un muestreo aleatorio simple.

Algunos de los modelos de muestreo presentados son más rigurosos que otros. Su selección depende del nivel de detalle que exija el estudio, lo que guarda relación con el objetivo del mismo y con los métodos y técnicas que se emplearán en el análisis posterior. Los criterios empleados para el estudio de zonas extensas suelen ser menos rigurosos, por razones obvias, que los usados para el de unas pocas hectáreas.

En la literatura se presentan muchas combinaciones de las alternativas posibles para cada paso del procedimiento de muestreo. Por ejemplo, en 15 trabajos de la bibliografía tomados al azar, se encontraron los diseños indicados en la Tabla II.

En el capítulo sobre las variables y los métodos para evaluarlas se considerarán aspectos especiales del muestreo relacionados con cada una de ellas.

TAMAÑO DE LA MUESTRA

Cuanto mayor sea el número de unidades muestrales, más precisa será la estimación de la variable considerada. Sin embargo, dado el gran costo del muestreo (especialmente en tiempo y esfuerzo) es necesario llegar a un compromiso tal que el esfuerzo invertido sea equiparable a la cantidad y a la calidad de la información recuperada.

Se pueden aplicar varios criterios para decidir el tamaño de la muestra. En algunos estudios se ha utilizado la relación entre la superficie muestreada y la superficie total, escogiéndose como tamaño de muestra un porcentaje de la superficie total. Este criterio es totalmente subjetivo y la exactitud de las mediciones variará de acuerdo con el patrón espacial de la variable considerada.

En estudios que requieren mayor rigurosidad estadística, se exige determinado nivel de precisión de la media. Si los datos obtenidos se

Tabla II. Ejemplos de Modelos de Muestreo

Criterio de Selección del Área de Estudio	Criterio de Estratificación	Ubicación de la Muestra	Ubicación de la Unidad Muestral	Bibliografía
historia y topografía	---	aleatorio	aleatorio	Curtis y McIntosh(36)
vegetacional	---	preferencial	aleatorio	Brown y Curtis(22)
administrativo	---	aleatorio restringido	sistemático	Anderson(3)
vegetacional	---	preferencial	preferencial	Webb y colaboradores(160)
---	vegetacional	---	aleatorio	Grigal y Goldstein(67)
vegetacional	vegetacional	sistemático	aleatorio	Niernatowicz(109)
histórico y administrativo	vegetacional	sistemático	preferencial	Hall y Swaine(70)
administrativo	---	---	sistemático	Blair y Brunett(18)
y vegetacional	---	aleatorio	aleatorio	Peet y Loucks(123)
vegetacional	---	---	preferencial	Sprangers y Balasubramanian(145)
gradiente topográfico	---	sistemático	sistemático	Robertson y col.(134)
gradiente topográfico	---	sistemático	sistemático	Robertson(133)
historia administrativa	geológico y topográfico	---	aleatorio	Hall y Okali(69)
vegetacional	---	sistemático preferencial	aleatorio y aleatorio restringido	Brush y col.(24)
				LaRoi y Hnatiuk(92)

ajustan a una serie de Poisson, es posible predecir el número de unidades muestrales necesarias para lograr determinado nivel de precisión. Sin embargo, esta posibilidad rige sólo para la densidad (número de individuos por unidad de área) siempre que el patrón espacial de los mismos sea aleatorio, situación poco frecuente para una especie en una comunidad.

Un criterio más sencillo se basa en el grado de fluctuación de la media de subconjuntos de unidades de muestreo. Se calcula la media para subconjuntos de número creciente de unidades muestrales, acumulando para cada subconjunto los datos de los subconjuntos previos. Se grafica la media de la variable considerada de los subconjuntos en función del número de unidades muestrales en cada uno de ellos. Con pocas unidades muestrales, la media fluctúa ampliamente; a medida que aumenta el número de unidades muestrales el valor de la media se estabiliza (Fig. 7). Se puede elegir como tamaño de la muestra el número de unidades muestrales al cual el valor de la media ha minimizado la amplitud de oscilación. Sin embargo, esta decisión es subjetiva y da sólo una indicación aproximada del tamaño de muestra adecuado.

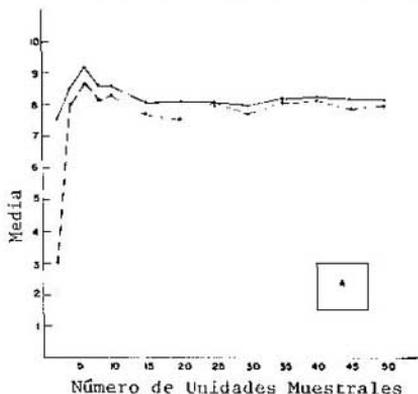


Fig. 7. Gráfico de la media de la variable considerada en función del número de unidades muestrales. Estimaciones hechas para las poblaciones aleatoria (línea llena) y agregada (línea punteada) de la figura 1. A = tamaño de la unidad muestral.

En una comunidad vegetal hay muchas categorías vegetales (especies, formas de vida, caracteres estructurales, etc.) y con frecuencia la abundancia relativa varía considerablemente y el tamaño adecuado de muestra para obtener una oscilación mínima de la media será distinto para cada categoría. Las categorías más comunes requieren menor número de unidades muestrales que las categorías más raras. Es frecuente o bien adoptar el tamaño exigido por las categorías más raras, o bien incrementar el número de unidades muestrales para evaluar la abundancia de las categorías más raras.

TAMAÑO DE LAS UNIDADES MUESTRALES

Las unidades muestrales deben satisfacer tres requisitos importantes: a) deben distinguirse claramente; b) las reglas de exclusión e inclusión del material vegetal a medir deben establecerse de antemano y

ser respetadas durante la obtención de los datos, y c) una vez seleccionados la forma y el tamaño, deben mantenerse tan uniformes como sea posible a lo largo del trabajo. Los problemas de tamaño y forma de la unidad muestral se evitan con modelos basados en unidades sin límites o puntuales ("plotless"), que se examinarán más adelante.

Si el patrón espacial de los individuos es aleatorio, puede usarse cualquier tamaño de unidad muestral sin que se altere la exactitud de la estimación; su selección depende de consideraciones prácticas: si los individuos a contar son pequeños o muy abundantes es preferible utilizar unidades pequeñas, si los individuos son grandes o muy espaciados las unidades grandes resultan más adecuadas. No conviene utilizar unidades demasiado pequeñas porque entonces se destacan los errores de borde, esto es los errores debidos a la exclusión o inclusión de individuos que se encuentran en los bordes de la unidad muestral.

En la mayoría de las situaciones los individuos están agrupados y por eso el tamaño de la unidad afecta la exactitud de la estimación. En relación con el patrón, ya hemos señalado el efecto del tamaño de la unidad muestral sobre la varianza relativa. Identificar el tipo de patrón y la escala del mismo es complicado y no es práctico hacerlo cada vez que se realiza un estudio. En la mayoría de los casos, basta seleccionar unidades muestrales lo más pequeñas posible a base de consideraciones prácticas.

El método más flexible, y por ello el más usado para seleccionar el tamaño de la unidad muestral, consiste en determinar el área mínima de cada comunidad a muestrear. Aunque la determinación es subjetiva, resulta suficientemente adecuada para los estudios de zonas extensas.

28

Es conveniente, y a veces necesario, adecuar el tamaño de la unidad muestral al de los individuos que se cuentan o miden. En la mayoría de los estudios en que se usan enfoques estadísticos, se seleccionan tamaños mayores para árboles, tamaños medianos para arbustos y árboles pequeños y tamaños pequeños para las herbáceas. En este caso, se elige algún modelo de disposición de las unidades que sea práctico. Por ejemplo, si el patrón de muestreo es aleatorio, en cada punto ubicado al azar se colocan las unidades muestrales en forma concéntrica.⁽⁶⁷⁾ En los modelos sistemáticos es más práctico ubicar las unidades en los ángulos del retículo.⁽²⁹⁾

En estudios en que se estiman variables distintas, también se pueden utilizar tamaños distintos adecuados a las características de cada una de ellas, en particular al tipo de distribución estadística.

FORMA DE LAS UNIDADES MUESTRALES

Tradicionalmente se han utilizado cuadrados. Ha resultado a veces que con unidades rectangulares o circulares se pueden obtener datos con varianzas menores que con unidades cuadradas. Sin embargo, esto se relaciona con el patrón de las especies y con la forma de los manchones. Por otro lado, es difícil obtener unidades circulares a menos que se trate de unidades muestrales preformadas, pequeñas y transportables. La consideración más importante a tener en cuenta es el efecto de borde. Por ello, es más conveniente seleccionar formas con menor relación perímetro/superficie. Con rectángulos largos y delgados o cuadrados muy pequeños el error de borde es considerable. Las unidades rectangulares tienen una ventaja: es más fácil evaluar las variables caminando en línea recta sin necesidad de desplazarse hacia los lados, e incluso es posible tomar las medidas desde afuera de la unidad, lo cual es importante cuando hay que mantener las condiciones intactas dentro de la unidad para efectuar mediciones posteriores.

La transecta merece una especial consideración. Consiste en una porción alargada de vegetación, que puede servir de criterio de selección de la zona a estudiar, como muestra o como unidad muestral, según el tratamiento posterior de los datos. En algunos estudios de regiones amplias, se utiliza una transecta de ellas como zona de estudio, ya que sería demasiado costoso muestrear toda la región. Las muestras se ubican sistemática o preferencialmente sobre la transecta. Cuando se observa un gradiente ambiental marcado y éste aparece reflejado en una variación gradual notable de la vegetación, puede utilizarse la transecta para graficar la variación de las variables estimadas. En este caso, se ubican unidades muestrales a intervalos regulares a lo largo de la transecta y se mide la variable deseada en cada una de dichas unidades. La variación puede representarse en un gráfico de barras, indicando el valor de la variable en las ordenadas y la posición sobre la transecta en las abscisas.⁽⁸⁰⁾ Este modelo equivale a un muestreo sistemático, en el cual en vez de utilizar un retículo para la disposición de las muestras se emplea una línea. Desde el punto de vista estadístico, una transecta de este tipo corresponde a una única observación y, por ello, no se pueden hacer interpretaciones objetivas a partir de estos datos; sirve únicamente para el propósito antes señalado. Para obtener estimaciones de desviaciones estándar, es necesario tomar muchas transectas.

Cuando se sospecha que existe un gradiente ambiental, pero éste no se evidencia a simple vista en la vegetación, se puede localizar una transecta y colocar, a intervalos regulares, muestras consistentes en una serie de unidades muestrales ubicadas al azar en cada sitio de muestra. Así se obtiene la estimación de la media de la variable considerada en cada punto de la transecta y es posible comparar objetivamente cada media con la vecina para saber si a determinado nivel de significación, la diferencia entre las medias es significativa o no.

La transecta como unidad muestral se utiliza para medir algunas variables, como cobertura, área basal o diámetro de la copa. En este caso, la unidad muestral adopta la forma de una línea sobre la cual se miden longitudes de intercepción con el material vegetal. Cuando se utiliza este tipo de unidad, se colocan muchas repeticiones paralelamente partiendo de puntos ubicados al azar sobre una transecta base. De este modo, se obtiene una estimación de la media y la desviación estándar. La precisión es mayor si se miden muchas transectas cortas que si se miden pocas largas, pero la unidad debe ser lo suficientemente larga para incluir las fases del patrón de las especies.

La transecta como unidad muestral es un caso particular de unidad sin límites, que evita los problemas de selección de la forma y el tamaño de la unidad bidimensional. Otro tipo de unidad muestral que tiene esta propiedad es el punto, el cual se utiliza en general de dos maneras: para estimar directamente el promedio de alguna variable (como cobertura, índice de área foliar, comportamiento o rendimiento), o para localizar unidades muestrales, a partir de las cuales se hacen mediciones de distancia. El primer caso, que se basa en la cantidad de veces que se contactan partes vegetales con puntos muestrales, será analizado en el capítulo siguiente, al tratar las variables y las técnicas de medición.

El segundo caso se presenta cuando las mediciones se efectúan en organismos individuales y las variables que se estiman se refieren a individuos; por ejemplo, si se quiere conocer el número de inflorescencias producido por determinada especie en una localidad, o el área basal de determinada especie, o la edad de los árboles, o la altura de cierta categoría de individuos, etc. Para obtener una muestra aleato-

ria es necesario localizar y numerar todas las unidades poblacionales (todos los individuos) y, luego, seleccionar las unidades (individuos) que van a ser incluidas en la muestra a partir de la tabla de números al azar o recurriendo a cualquier otro procedimiento. Cuando la zona de estudio es pequeña y los individuos son grandes, o en un cuadrado de unos pocos metros de pastizal, es posible cartografiar los individuos, pero en la mayoría de los casos las comunidades que se estudian son grandes y complejas y no es práctico cartografiar los individuos. Es más sencillo y rápido situar puntos al azar en toda la zona y hacer las mediciones en los individuos más cercanos a los puntos seleccionados.

Al partir del supuesto de que el patrón espacial de los árboles de un bosque (sin consideración de las especies) se desvía al azar de la condición teórica en la cual todos los individuos están equidistantes entre sí; Cottam y Curtis⁽³⁰⁾ idearon un método aplicado originalmente a estudios forestales con el cual no sólo se ubican las unidades muestrales puntuales al azar, sino que también se estima el espaciamiento entre los árboles efectuando mediciones de distancias. Ellos supusieron que si todos los árboles tienen el mismo tamaño y se encuentran equidistantes entre sí, su proyección sobre el suelo forma una figura geométrica, como la que se ilustra en la figura 8. Es decir, alrededor de cada árbol se ubican otros seis en los vértices de un hexágono regular. En este modelo, el radio del espacio ocupado por cada árbol es igual a la mitad de la distancia entre dicho árbol y su vecino más cercano. Con este método se procura determinar una distancia promedio entre los árboles midiendo la distancia entre pares de árboles seleccionados al azar. En la realidad los árboles no exhiben un patrón tan regular, y al medir las distancias entre cada árbol seleccionado al azar y su vecino más cercano se distorsionan los datos porque se eliminan las distancias mayores entre los árboles y no se obtiene un promedio de la distancia sino un promedio de las distancias menores. Se dispone de técnicas de selección de las distancias a medir que evitan este error.⁽³⁰⁻³³⁾ Los cuatro modelos ideados (Fig. 9) comienzan con la selección y ubicación de n puntos al azar: a) *individuo más cercano*; b) *vecino más cercano*; c) *pares al azar con ángulo de exclusión de 180°* ; y d) *cuadrantes centrados*.

30

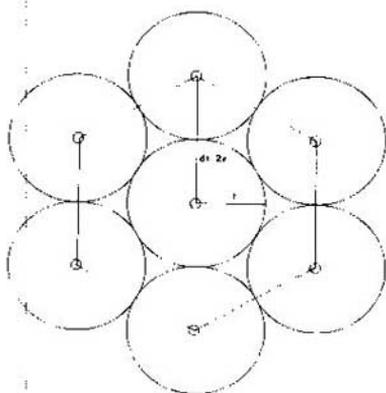


Fig. 8. Modelo de patrón regular de los árboles en un bosque. r = radio de la circunferencia ocupada por el árbol; $d = 2r$ = distancia entre dos árboles vecinos. Explicación en el texto.

En el primer caso, se miden las distancias entre cada punto y el individuo más cercano a él. Se obtienen tantas distancias como puntos al azar y se registra igual número de individuos. En el segundo caso, se escoge el árbol más cercano al punto y se mide la distancia entre

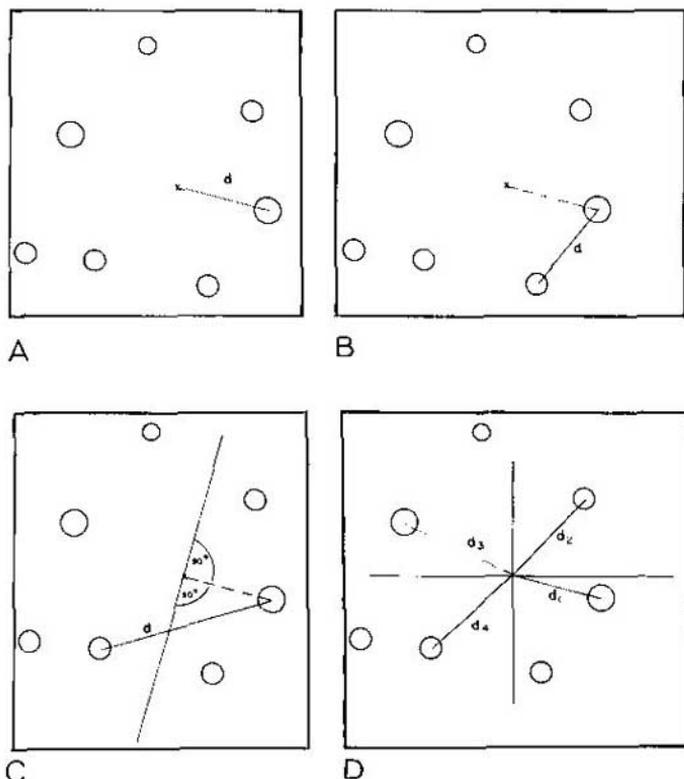


Fig. 9. Modelos para la medición de distancias. A. individuo más cercano; B. vecino más cercano; C. pares al azar con ángulo de exclusión de 180° ; D. cuadrantes centrados (x: punto ubicado al azar; d: distancia; O árbol).

dicho árbol y su vecino más cercano. Se obtienen tantas distancias como puntos y se registran dos veces más árboles. En el modelo de pares al azar con ángulo de exclusión de 180° , se traza una línea imaginaria entre el punto y el individuo más próximo a él y luego se traza una perpendicular a esta línea que pase por el punto; se escoge el individuo más próximo al punto y se mide la distancia entre dicho árbol y su vecino más cercano, ubicado al otro lado de la perpendicular. Como en el caso anterior, se obtiene igual número de distancias que de puntos y se registran el doble de árboles que de puntos. En la cuarta alternativa, con cada punto como centro, se traza un par de coordenadas ortogonales; se mide la distancia entre el punto y los cuatro árboles más cercanos ubicados en cada uno de los cuadrantes. Por cada punto se obtienen cuatro distancias que se promedian y se registran cuatro árboles.

Esta técnica tiene la ventaja, con respecto a las unidades muestrales bidimensionales, que es más rápida, requiere menos equipo y menos trabajadores, y es más flexible puesto que no es necesario ajustar el tamaño de la unidad muestral a las condiciones particulares de la vegetación. En un estudio comparativo realizado por Cottam y Curtis (32)

se observó que las dos primeras alternativas requieren una muestra mayor para lograr un nivel dado de precisión, y sobreestiman o subestiman, respectivamente, los vecinos más próximos. Las otras dos alternativas permiten obtener resultados menos variables y son más costosas en tiempo, lo cual se compensa porque con una muestra de menor tamaño se obtiene el mismo nivel de precisión. Sin embargo, esta técnica parte del supuesto de un patrón aleatorio de los árboles y se observa desviación cuando los árboles se hallan agregados, especialmente en los cálculos de densidad, frecuencia y área basal a partir de las mediciones de distancia. En algunas situaciones, esta desviación se puede minimizar subdividiendo la zona en porciones más uniformes en relación con el patrón y tomando los datos en cada estrato por separado. La técnica está adaptada al muestreo de bosques en terrenos planos, pero no resulta eficaz en otros tipos de vegetación, ni tampoco en terrenos montañosos. En el capítulo 3 volveremos sobre este problema al tratar de la densidad y la frecuencia.

Hasta ahora se han examinado las técnicas y métodos empleados con más frecuencia para obtener las muestras, así como algunos de los problemas relacionados con esta etapa de un estudio de la vegetación. En el próximo capítulo se analizarán los atributos y variables más comúnmente muestreados con los métodos indicados en el presente capítulo.

ATRIBUTOS Y VARIABLES

La vegetación, objeto de estudio de la Fitosociología, se analiza en función de su composición de atributos o caracteres. Los atributos de la vegetación son las distintas categorías de plantas que la constituyen y las comunidades se diferencian y caracterizan por la presencia de determinadas categorías, la ausencia de otras y por la cantidad o abundancia relativa de cada una de ellas. Las variables constituyen estimaciones del promedio o de la media de las expresiones de abundancia de los atributos. La descripción o la comparación de porciones de la vegetación puede basarse en la presencia o en la ausencia de las categorías vegetales consideradas, lo que equivale a un análisis cualitativo, o en la abundancia de las categorías presentes, en cuyo caso el análisis es cuantitativo. En ambos tipos de estudio se utilizan las técnicas de muestreo indicadas en el capítulo anterior; sólo varía la información que se toma en la muestra.

ATRIBUTOS

Las plantas pueden clasificarse en categorías florísticas o en categorías fisonómico-estructurales. En la mayoría de los estudios fitosociológicos se utilizan las categorías florísticas; sin embargo, en los análisis de zonas extensas o de regiones de flora poco conocida, como en los trópicos húmedos, se usan categorías fisonómico-estructurales.

Las *categorías florísticas* empleadas con más frecuencia son las especies. Tienen la ventaja de ser entidades fácilmente reconocibles y sus propiedades ecofisiológicas son tales que, en sí mismas, contienen información de utilidad fitosociológica; están definidas externamente por su posición taxonómica, por lo cual el investigador no necesita definir las. Por otro lado, son relativamente fáciles de cuantificar en función del número de individuos, de la cobertura, etc. por especie y permiten obtener un conjunto finito de variables. Presentan algunas desventajas: es preciso conocer la flora para asignar las plantas a las categorías correctas y, desde el punto de vista ecológico, no permiten comparaciones significativas entre comunidades de distintos continentes o regiones.

El empleo de las *categorías fisonómico-estructurales* data desde las primeras descripciones fisonómicas hechas por los antiguos exploradores a principios del siglo XIX. Sin embargo, a pesar de numerosos intentos de clasificación de las plantas a base de su morfología o arquitectura y rasgos adaptativos, no existe una clasificación universal; por lo tanto, cada investigador tiene la posibilidad de escoger de entre las existentes o proponer sus propias categorías. En todo caso, las definiciones de los términos que se emplean deben ser claras y acotadas.

Fisonomía es un concepto impreciso que puede ser objeto de diversa interpretación por distintos autores. Si bien todos parecen estar de acuerdo en que la *fisonomía* es la apariencia externa de la vegetación, su aspecto tal como se aprecia visualmente, cada individuo reacciona a caracteres distintos de la misma. Algunos interpretan la fisonomía

como la disposición en estratos de las plantas. (26, 168) Otros entienden por fisonomía la forma de vida y el tamaño de las hojas que predominan en la comunidad. (138) Otros consideran la fisonomía como la resultante de la disposición espacial de las plantas y de características funcionales tales como periodicidad del follaje, tamaño y forma de la hoja, etc. (102) Según la interpretación que se dé a la fisonomía, será la clasificación de las categorías vegetales que se adopte.

Los conceptos *forma de vida* y *forma de crecimiento*, que se refieren al aspecto externo de las plantas, fueron los primeros que utilizaron los exploradores naturalistas y geógrafos para describir y definir la vegetación; se consignan en la literatura desde von Humboldt en 1808. (138, 166) Estos conceptos o criterios han variado con el transcurso del tiempo. Algunos autores han utilizado ambos términos como sinónimos; sin embargo, es preferible diferenciarlos, reservando la expresión "forma de vida" para indicar una connotación adaptativa y "forma de crecimiento", para designar las situaciones en que no se alude a una relación causa-efecto de la arquitectura de la planta. Vareschi (156) propone sustituir los dos conceptos por los términos *biotipo* y *fisiotipo*, respectivamente. Los sistemas de clasificación de las plantas de von Humboldt, 1808; Grisebach, 1875; Hult, 1881 (138) y de Richards, 1952, (131) se basan en formas de crecimiento, en tanto que los de Warming, 1909 (159); Raunkiaer, 1934 (13) y Schmidt, 1963 (136) adoptan el concepto de forma de vida.

De todas estas clasificaciones, la más utilizada hasta la fecha, en su forma original o modificada, es la de Raunkiaer. (19, 43, 108) El sistema de Raunkiaer, presentado en una serie de trabajos publicados a partir de 1904, se basa en la posición de las yemas vegetativas, que es un carácter adaptativo porque de ello depende el crecimiento una vez pasada la estación adversa. Este autor clasifica las plantas en cinco categorías principales que indican una secuencia de tolerancia creciente a situaciones climáticas adversas: 1) *fanerófitos* o plantas cuyas yemas vegetativas se encuentran en las partes aéreas por encima de los 25 cm de altura, aunque en climas cálidos y húmedos este límite puede extenderse hasta 100 cm; 2) *caméfitos* o plantas cuyas yemas vegetativas se encuentran en las partes aéreas, pero debajo de los 25 cm de altura; 3) *hemicriptófitos* o plantas cuyas yemas vegetativas se encuentran al nivel de la superficie; 4) *criptófitos* o plantas cuyas yemas vegetativas se encuentran por debajo del nivel del suelo, y 5) *terófitos* o plantas anuales, que pasan el período adverso en estado de semilla. Cada categoría comprende subdivisiones, lo que hace un total de 26 tipos principales. (138)

Los fanerófitos se dividen, por su altura, en *macrofanerófitos* (mayores de 30 m); *mesofanerófitos* (entre 8 y 30 m); *microfanerófitos* (entre 2 y 8 m) y *nanofanerófitos* (menores de 2 m). Cualquiera de estos tipos puede ser siempreverde o deciduo, y entre los siempreverdes se distinguen aquellos cuyas yemas están protegidas por brácteas y aquellos cuyas yemas están desprotegidas. Entre los fanerófitos se incluyen también un subgrupo de *herbáceas*, un subgrupo de *epífitas* y *hemicparásitas*, y un subgrupo de *plantas de tallos succulentos sin hojas*. Dentro de los caméfitos se reconocen cuatro subgrupos: los *sufrutícos*, en los cuales al final del período de crecimiento las partes superiores del vástago mueren, de modo que sólo las partes inferiores sobreviven; los *caméfitos pasivos*, que tienen tallos procumbentes; los *caméfitos activos*, con tallos que crecen en un plano horizontal; y las plantas *en cojín*, en las que los tallos procumbentes crecen tan juntos que se dan protección mutua. En los hemicriptófitos existen tres subgrupos: los *protohemicriptófitos*, con las hojas de mayor tamaño

hacia la parte central del tallo y decreciendo hacia la base; las plantas parcialmente en roseta, generalmente bianuales, con hojas en roseta sobre el suelo desarrolladas durante el primer año y tallos erectos con hojas y flores desarrolladas durante el segundo año, y las plantas en roseta, iguales que en el caso anterior, pero en que el tallo erecto sólo porta flores. En los criptófitos hay tres subgrupos: *geófitos* o plantas terrestres; *helófitos* o plantas de suelos saturados de agua, con tallos vegetativos y florales aéreos, e *hidrófitos* o plantas acuáticas, con tallos parcialmente sumergidos o flotantes.

Basados en el sistema de Raunkiaer, Ellenberg y Mueller-Dombois propusieron en 1967 un sistema modificado y ampliado. En un apéndice del texto de Mueller-Dombois y Ellenberg⁽¹⁰⁸⁾ figura la clave del sistema completo.

DuRietz,⁽⁴¹⁾ en 1931, fue el primer investigador que trató de sintetizar todos los sistemas ideados hasta ese momento en uno solo que tuviese en cuenta tanto caracteres estructurales como funcionales, siempre que fueran de importancia obvia para caracterizar la fisonomía de la vegetación. La primera división en el sistema de DuRietz comprendía seis formas de crecimiento principales: plantas superiores leñosas, plantas superiores herbáceas, musgos, líquenes, algas y hongos. Estas formas se subdividían conforme a cinco criterios: arquitectura del vástago, periodicidad, altura de la yema (sensu Raunkiaer), tipo de yema (sensu Raunkiaer) y caracteres de la hoja (forma, tamaño, textura). Resultaba algo difícil aplicar una síntesis tan ambiciosa. Sin embargo, muchos de los sistemas utilizados en la actualidad son simplificaciones del sistema de DuRietz o incluyen algunos de sus aspectos.^(43, 85, 38)

El sistema de Kúchler,⁽⁸⁷⁾ presentado por primera vez en 1947⁽⁸⁴⁾ y modificado en sucesivas publicaciones⁽⁸⁵⁻⁸⁷⁾ a partir de la experiencia adquirida en su aplicación por diversos investigadores, divide las plantas en cinco categorías básicas de leñosas, tres categorías básicas de herbáceas y seis categorías de formas de vida especiales. En ellas se distinguen cinco categorías de hojas y ocho clases de altura. A cada clase se le asigna un símbolo. Este sistema de clasificación se consigna en la Tabla III. En el texto de Kúchler⁽⁸⁷⁾ se presenta el modelo de registro fitocenológico o formulario tipo para llenar sobre el campo.

En las Tablas IV y V se presentan los sistemas de clasificación de las formas de crecimiento o tipos biológicos utilizados por Whittaker⁽¹⁶⁸⁾ y por Shreve,⁽¹³⁹⁾ respectivamente.

Si bien estos sistemas de clasificación de las plantas se han utilizado para describir cualitativamente la fisonomía de la vegetación, cualquiera de las categorías puede ser cuantificada, estimando sus variables de abundancia.

Además de estos sistemas de clasificación de las plantas basados en formas de vida y de crecimiento, se han utilizado con diversos objetivos otras categorías de caracteres funcionales y estructurales. Se ha utilizado el término estructura para designar el ordenamiento espacial de la biomasa vegetal, incluyendo caracteres tales como altura, tamaño de la hoja, diámetro de las ramas más jóvenes, etc. En cambio, el término función se refiere a caracteres eafarmónicos, es decir a aquellos cuya naturaleza se relaciona con adaptaciones al ambiente, tales como periodicidad del follaje, tolerancia a la sombra, resistencia al fuego, xeromorfía, halomorfía, mecanismos de dispersión, etc. En un estudio de comunidades de bosque pluvial, Webb y sus colaboradores⁽¹⁶⁰⁾ uti-

Tabla III. Sistema de Clasificación de las Plantas de Kùchler

Plantas Leñosas

siempreverdes de hoja ancha...B
 deciduas de hoja ancha.....D
 siempreverdes aciculares.....E
 deciduas aciculares.....N
 a filas.....O

Herbáceas

graminoides.....G
 latifoliadas.....H
 brioides (líquenes y musgos)...L

Formas de Vida Especiales

epífitas.....X
 trepadoras (leñosas).....C
 tallos suculentos.....K
 palmas.....P
 bambúes.....V
 plantas en penacho.....T

Categorías Foliare

suculentas.....k
 esclerófilas.....h
 blandas.....w
 grandes (> 400 cm²).....l
 pequeñas (< 4 cm²).....s

Clases de Altura

> 35 m.....8	2 - 5 m.....4
20 + 35 m.....7	0,5 - 2 m.....3
10 + 20 m.....6	0,1 - 0,5 m.....2
5 + 10 m.....5	< 0,1 m.....1

Tabla IV. Sistema de Clasificación de las Plantas de Whittaker

Arboles (leñosas de más de 3 m de altura):

aciculares
 siempreverdes de hoja ancha
 deciduos de hoja ancha
 siempreverdes esclerófilos
 armados
 en penacho (palmas y helechos arborescentes)

Lianas (trepadoras leñosas)

Arbustos (leñosas de menos de 3 m de altura):

aciculares
 siempreverdes de hoja ancha
 deciduos de hoja ancha
 siempreverdes esclerófilos
 en roseta
 de tallos suculentos
 armados
 semiarbustos = sufrútices (las ramas y tallos superiores mueren en épocas desfavorables)
 subarbustos = arbustos enanos (crecen extendidos cerca del suelo a menos de 25 cm de altura)

Epífitos

Hierbas:

helechos
 graminoides
 latifoliadas

Talófitos:

líquenes
 musgos
 hepáticas

Tabla V. Sistema de Clasificación de las Plantas de Shreve

Arboles:

deciduos de hoja ancha
siempreverdes de hoja ancha
leguminosos pinnados
siempreverdes aciculares
suculentos

Arbustos:

deciduos de hoja ancha
siempreverdes de hoja ancha
leguminosos pinnados
dicotiledóneos de hoja angosta
tallos suculentos
espinosos deciduos
espinosos siempreverdes
monocotiledóneos en roseta
sufrútices
tallos verdes deciduos o áfilos
lianas leñosas o arbustos trepadores
parásitos

Herbáceas:

helechos deciduos
helechos siempreverdes
graminoides perennes
graminoides anuales de invierno
graminoides anuales de verano
latifoliadas perennes deciduas
latifoliadas perennes siempreverdes
latifoliadas anuales de invierno
latifoliadas anuales de verano

lizan 23 atributos: altura de dosel, tres tamaños de hoja, árboles siempreverdes de hoja ancha, árboles de hojas esclerófilas, árboles tipo araucaria, tres clases de hábitos arbóreos, tres clases de aspecto superficial del tronco, diez tipos de formas de vida especiales (lianas, enredaderas, árboles con raíces tabulares, helechos arbóreos, árboles estranguladores, palmas arbóreas, plantas armadas, esclerófilas del sotobosque, zingiberiformes y aroides). Werger, (162) en un estudio de la vegetación de una pradera, toma en cuenta 16 atributos: forma de vida según Raunkiaer, tamaño de la hoja, altura, tipo de sistema radical, disposición de las hojas, mecanismo de reproducción vegetativa, tipo de órgano de reserva, forma del tallo, longevidad, estación de floración, duración del follaje verde, velocidad de descomposición durante el invierno, mecanismo de dispersión de las semillas, ancho de hoja graminoides, forma de crecimiento en las gramíneas. Estos dos ejemplos demuestran la variedad de atributos seleccionados según el tipo de vegetación que se analiza. Podrían mencionarse muchos ejemplos de trabajos en los que se utiliza una gran variedad de categorías fisiológicas y estructurales para estudiar la vegetación. (83) Estos atributos también son cuantificables y pueden utilizarse en clasificaciones numéricas (estadísticas, cuantitativas) de la vegetación o en análisis estadísticos de las relaciones vegetación-ambiente.

VARIABLES

En muchos estudios las comunidades vegetales se describen y comparan atendiendo a la presencia o a la ausencia de determinadas categorías. Son numerosas las clasificaciones, numéricas o informales, en las que el único criterio de segregación o agregación de comunidades en clases es la presencia o ausencia de determinadas especies. Sin embargo, especialmente a nivel local, dichas comunidades suelen diferenciarse muy poco en cuanto a su composición específica, pero bastante en cuanto a la cantidad relativa de cada componente. En este caso es necesario estimar las variables de los atributos para someterlas al análisis, ya sea numérico o informal.

Las variables describen el comportamiento, el rendimiento, la abundancia o la dominancia de las categorías vegetales en la comunidad. Ellas pueden ser continuas, como el rendimiento, la biomasa, el área basal y la cobertura medida en función del espacio bidimensional ocupado, o discretas, como la densidad, la frecuencia o la cobertura determinada a partir de unidades puntuales. Algunas variables son combinaciones de las anteriores, y se han llamado índices de importancia mientras que otras son variables sintéticas derivadas del análisis de los resultados.

Las variables pueden estimarse por medición, por conteo, o mediante evaluación subjetiva. Los datos vegetacionales tienen una varianza poblacional alta; es imposible disminuir esta variabilidad inherente. Sin embargo, la varianza de la variable estimada puede reducirse o bien mejorando la precisión de la medición o incrementando el tamaño de la muestra. La primera alternativa resulta ineficiente para los datos vegetacionales, por ello a menudo se emplean evaluaciones subjetivas a pesar de las desventajas de que adolecen, ya que por ser más rápidas permiten tomar muchas muestras en un tiempo relativamente corto y con poco esfuerzo.

38

En la evaluación influye mucho la tendencia a subestimar las categorías menos notables y a sobreestimar las muy visibles. El patrón espacial y el estado fenológico también influyen, ya que las especies o formas que tienden a agruparse son más conspicuas, como así mismo las plantas en floración. Otros factores que intervienen son el estado de ánimo del investigador, el cansancio o el desconocimiento de las especies, que pueden conducir a subestimación; la familiaridad con determinados atributos puede provocar la sobreestimación.

Si la medición o evaluación es sesgada, la estimación no mejora con el incremento del tamaño de la muestra, por ello es necesario verificar periódicamente las evaluaciones contra patrones medidos. Con el mismo propósito se recomienda coordinar adecuadamente el trabajo de los distintos participantes, de modo que en cada muestra participen todos en vez de asignar distintas muestras a distintos investigadores.

Las escalas divididas en intervalos de valores facilitan las evaluaciones subjetivas y acotan la subjetividad; la asignación de una observación a un intervalo dado, depende en menor grado del juicio del investigador que la asignación de un valor puntual a la observación.

En algunos estudios es necesario utilizar técnicas de evaluación subjetiva por razones de orden práctico (simplicidad, poco tiempo disponible, recursos económicos precarios, escasa tecnología de apoyo). Muchos estudios fitosociológicos y cartas de la vegetación europea, en zonas grandes o pequeñas, se han producido a partir de datos obtenidos mediante evaluación subjetiva. En estudios de primera aproximación en

zonas extensas y desconocidas, la evaluación subjetiva es la única alternativa viable.

En estudios de detalle, en escala grande, se prefiere el conteo o la medición de las variables, sobre todo cuando es necesario hacer comparaciones entre comunidades de distintas zonas o entre distintas épocas del año o etapas sucesionales. Aun en estos casos sigue siendo válida la preferencia por un mayor tamaño de la muestra que por mayor precisión en la medición.

A continuación se definen las variables y sus propiedades más importantes y se describen los métodos corrientes de evaluación subjetiva y de medición.

1. Frecuencia

La frecuencia (F) de un atributo es la probabilidad de encontrar dicho atributo --uno o más individuos-- en una unidad muestral particular. Se expresa como porcentaje del número de unidades muestrales en las que el atributo aparece (m_i) en relación con el número total de unidades muestrales (M):

$$F_i = (m_i/M) \cdot 100$$

Es decir, si en una zona se disponen 120 unidades muestrales al azar y el atributo aparece en todas, su frecuencia es de 100%; si aparece en 40 su frecuencia es 33%, y si aparece en 60 su frecuencia es 50%.

La frecuencia puede estimarse a partir de la presencia de las partes aéreas de la planta en la unidad muestral, o a partir del enraizamiento de la planta en la misma; los valores obtenidos para un mismo atributo en la misma muestra son distintos en cada caso. La primera se llama "frecuencia de vástago", y la segunda, que es la que normalmente se utiliza, "frecuencia de enraizamiento". La frecuencia de vástago depende del tamaño de las partes aéreas; hay que tener en cuenta este hecho al comparar frecuencias de especies de distinto porte (Fig. 10).

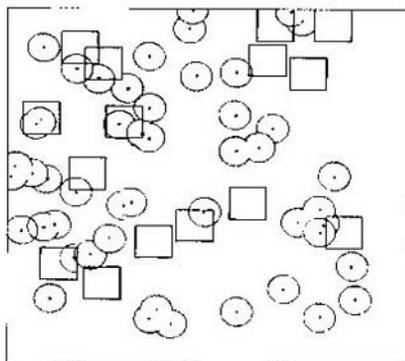


Fig. 10. Efecto del tamaño de los individuos sobre la frecuencia. Se estima la frecuencia para dos poblaciones con patrón aleatorio de 50 individuos cada una: población A de individuos grandes (○); población B de individuos pequeños (·) a partir de 15 unidades muestrales ubicadas al azar. $F = 80\%$; $F_B = 40\%$. Para 100 unidades muestrales aleatorias del mismo tamaño, las frecuencias resultan $F_A = 78\%$; $F_B = 39\%$.

Al incrementar la superficie de la unidad muestral, aumenta la probabilidad de encontrar en ella el atributo considerado, por lo tanto, esta variable depende del tamaño de la unidad muestral, es decir no es absoluta, y tiene significado sólo cuando se especifica el método utilizado para determinarla. La frecuencia también depende del número de individuos, ya que a mayor número se incrementa la probabilidad de que una unidad muestral contenga un individuo.

El patrón espacial afecta la estimación de la frecuencia (Fig. 11). A igual número de individuos y con el mismo tamaño y número de unidades muestrales las especies con distribución regular presentan una frecuencia más alta que las especies con patrón agregado. En estas condiciones cuanto más agregado es el patrón menor resulta la frecuencia.

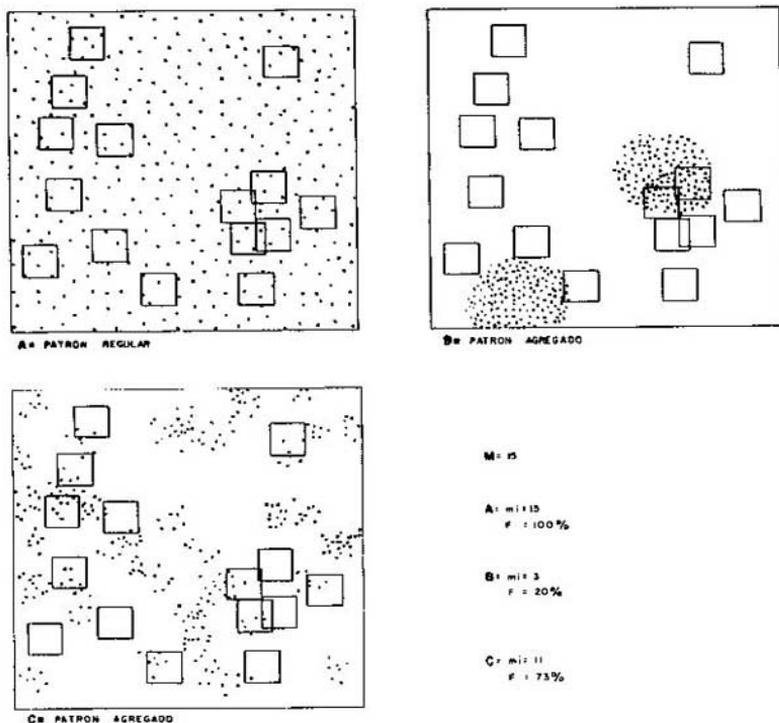


Fig. 11. Efecto del patrón sobre la frecuencia. Se estima la frecuencia para tres poblaciones de 350 individuos cada una: A = patrón regular; B = patrón agregado; C = patrón agregado; M = número de unidades muestrales; m_1 = número de unidades muestrales en que la especie está presente; F = frecuencia.

Como se dijo antes, la frecuencia depende del tamaño de la unidad muestral. En el ejemplo de la figura 11, la frecuencia de la especie A resulta 100% porque el tamaño del cuadrado es tal que su lado es mayor que la distancia menor entre individuos vecinos. Para un mismo tamaño de superficie total, muestreada con un cuadrado de menor área, la frecuencia disminuye. En la figura 12 el ejemplo tiene 60 unidades muestrales de superficie igual a la cuarta parte de las de la figura 11.

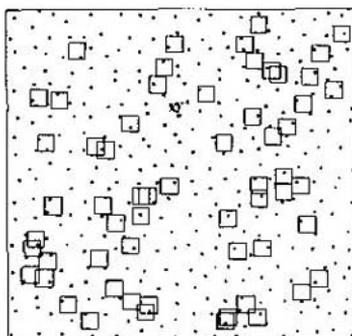


Fig. 12. Efecto del tamaño de la unidad muestral sobre la frecuencia. Se estima la frecuencia de la población A de la figura 11 con 60 unidades muestrales aleatorias de tamaño menor. $M = 60$; $m_i = 49$; $F = 81,7\%$. Explicación en el texto.

La distribución de la frecuencia es binomial, cualquiera que sea el patrón espacial de los atributos considerados, siempre que el muestreo sea aleatorio. La varianza del valor observado puede estimarse directamente a partir de la serie binomial $(p+q)^M$, donde M es el número total de unidades muestrales, p es la probabilidad de que el atributo esté presente y $q = 1 - p$ es la probabilidad de que el atributo esté ausente. La varianza (S^2) es igual a Mpq . Para el ejemplo de los individuos pequeños de la figura 10:

Si $M = 100$; $p = 0,39$; $q = 1 - 0,39 = 0,61$, entonces:

$$s^2 = 100 \times 0,39 \times 0,61 = 23,79$$

$$s = \sqrt{23,79} = 4,88$$

es decir, $F_B = 39 \pm 4,88$.

Si $M = 15$; $p = 0,4$; $q = 0,6$, entonces:

$$s^2 = 15 \times 0,4 \times 0,6 = 3,6$$

$$s = \sqrt{3,6} = 1,89$$

es decir, $F_B = 6 \pm 1,89$ o, para la frecuencia porcentual, $F_B = 40 \pm 12,60$.

La precisión de esta estimación puede incrementarse al nivel deseado, aumentando el número de unidades muestrales. Pero existe una razón de mayor peso que exige que se tome una muestra grande para estimar esta variable. A partir de la tabla estadística de la función t , puede calcularse que una frecuencia observada de 40% proveniente de 15 unidades muestrales es una estimación válida --a un nivel de probabilidad del 95%-- para un parámetro que puede variar entre 13 y 67%. Para 100 unidades muestrales y con el mismo nivel de probabilidad, los límites del intervalo de confianza son 29 y 49%. Es necesario, entonces, tomar 100 unidades muestrales o más para obtener una buena estimación, especialmente si la cifra obtenida se utiliza para comparar comunidades. Por esto, en la práctica, al estimar la frecuencia se recomienda adop-

tar un modelo de muestreo particular, que consiste en dividir cada unidad muestral aleatoria en subunidades, respecto a cada una de las cuales se registra la presencia o ausencia de la especie o atributo considerado. Este modelo también se emplea para localizar frecuencias en un gradiente; en este caso, la variable se llama "frecuencia local".

La estimación de la frecuencia puede mejorarse mucho con un muestreo aleatorio restringido, aunque está sujeta a las limitaciones impuestas para el análisis de los datos, ya señaladas en el capítulo 2.

La frecuencia también puede estimarse a partir de la técnica de muestreo puntual, con puntos ubicados al azar. En este caso, cada punto equivale a un cuadrado y la frecuencia es una variable absoluta:

$$F_i = (m_i/M_t) \cdot 100 \quad (1)$$

donde m_i es el número de veces que se registra la especie i y M_t es el número total de puntos. En los estudios en que se realizan mediciones de distancia entre pares aleatorios, al medir cada distancia se registra el nombre de los árboles involucrados (uno, en individuo más cercano; dos, en vecino más cercano; cuatro, en cuadrantes centrados). En este caso, cada dato equivale a un cuadrado o unidad muestral y en la fórmula (1), m_i corresponde al número de individuos de la especie i y M_t al número total de individuos de todas las especies. En estudios comparativos, donde no se requieren valores absolutos de las variables, se determina la frecuencia relativa (F_{iR}):

$$F_{iR} = (F_i / \sum F_i) \cdot 100$$

donde $\sum F_i$ es la suma de las frecuencias de todas las especies. Esta es una variable muy compleja porque depende no sólo del patrón y de la densidad de la especie considerada, sino también del patrón y de la densidad de las demás especies presentes. Esto dificulta su interpretación.

2. Densidad

La densidad (D) es el número de individuos (N) en un área (A) determinada:

$$D = N/A$$

y se estima a partir del conteo del número de individuos en un área dada. Sin embargo, si se emplean los datos para hacer comparaciones entre comunidades utilizando métodos estadísticos, es conveniente obtener varias estimaciones de la densidad en cada comunidad para poder calcular la desviación estándar de cada muestra. En este caso, se cuentan los individuos de la categoría cuya densidad se desea obtener (n_i) en cada una de las unidades muestrales ubicadas al azar y se obtiene la densidad de cada unidad muestral: $D = n_i/a$; donde a es el área de la unidad muestral. La densidad promedio es:

$$\bar{D} = (\sum n_i) / A = \left[\sum (n_i/a) \right] / M$$

donde M es el número de unidades muestrales y $A = \sum a$. La desviación estándar es:

$$S = \sqrt{\left[\sum (D - \bar{D})^2 \right] / (M - 1)}$$

Si el patrón de individuos es aleatorio, la densidad es independiente del tamaño y de la forma de la unidad muestral y, por lo tanto, en la selección de los mismos se siguen criterios prácticos. En este caso, la variable tiene una distribución de Poisson. Sin embargo es necesario que el número promedio de individuos por unidad muestral sea 10 por lo menos para que la distribución sea simétrica y se aproxime a una curva normal; sólo así pueden compararse estadísticamente las medias de poblaciones distintas. Este es un factor que debe tenerse en cuenta al escoger el tamaño de la unidad muestral.

Si el patrón de los individuos es agregado, el tamaño y la forma de la unidad muestral influyen en la precisión de la estimación de densidad. Sin embargo, dado que los estudios de patrones son complicados y que no es posible realizarlos antes de decidir el tamaño y la forma de la unidad muestral en cada comunidad, se sugiere que se empleen unidades muestrales lo más pequeñas posible y de índole práctica para el estudio a realizar, teniendo en cuenta los efectos de borde y la necesidad, ya señalada, de contar con un número promedio de por lo menos 10 individuos. De este modo, es muy probable que el tamaño de la unidad muestral sea menor que la escala de los patrones agregados de los atributos presentes.

En el caso de patrones agregados, si fuese necesario comparar estadísticamente poblaciones distintas, habría que transformar las variables para ajustarlas a una distribución normal. En el caso de la densidad, la estimación obtenida en cada unidad muestral se transforma en su raíz cuadrada antes de someterla a tratamiento estadístico; dicha estimación puede mejorarse recurriendo al muestreo aleatorio restringido.

La densidad también puede estimarse a partir de mediciones de distancia entre individuos, obtenidas por cualquiera de los cuatro procedimientos descritos en el capítulo 2. La distancia entre individuos es proporcional al área media de cada individuo, como se aprecia en la figura 8. La constante de proporcionalidad se ha determinado teóricamente⁽⁶⁵⁾ y empíricamente^(33, 32) en cada caso:

- a) individuo más cercano: $\sqrt{M} = \frac{d}{n} \cdot 2$
- b) vecino más cercano: $\sqrt{M} = \frac{d}{n} \cdot 1,67$
- c) pares al azar: $\sqrt{M} = \frac{d}{n} \cdot 0,8$
- d) cuadrantes centrados $\sqrt{M} = \frac{d}{n} \cdot 1$

donde n es el número de medidas de distancia, d es la distancia medida y M es el área media por planta. Puesto que las constantes dadas son empíricas y éstas difieren de las teóricas en algunos casos, es necesario calcularlas cada vez ya que es probable que difieran en los distintos tipos de vegetación.

A partir de la medición de la distancia entre individuos, puede calcularse la densidad por el siguiente procedimiento:

$$D_{iR} = (n_i/N_T) \cdot 100$$

en que D_{iR} es la densidad relativa de la especie i ; n_i el número de individuos de la especie i y N_T el número total de individuos. Este valor es independiente de la distancia o del patrón espacial. En a gu-

nos estudios comparativos basta este dato, por lo cual es innecesario medir la distancia. Sin embargo, en la mayoría de los casos es indispensable conocer la densidad absoluta. Para ello, se obtiene el valor del área media a partir de las mediciones de distancia:

$$M = \left(\frac{d}{n} \cdot C \right)^2$$

donde C es el factor de corrección (índice de proporcionalidad) correspondiente. Luego el área media se divide por la superficie de la zona de estudio para obtener la densidad de los individuos (número de individuos por unidad de superficie, sin consideración de la especie a que pertenecen).

$$\text{densidad (D)} = \frac{\text{Superficie de la zona de estudio}}{M} \quad (2)$$

La densidad absoluta de la especie i (D_i) se obtiene mediante la ecuación:

$$D_i = D_{iR} \cdot D$$

Es decir, la densidad absoluta por especie se determina multiplicando la densidad de los individuos en la comunidad por la densidad relativa de cada especie. En la multiplicación se introducen errores derivados de los patrones agregados. Esta técnica da estimaciones adecuadas cuando el patrón espacial es aleatorio; es decir, no se comete mucho error en el cálculo de la densidad total --sin discriminar por especies-- ya que el patrón de los individuos en una comunidad densa tiende a ser aleatorio.

Al igual que en el muestreo con unidades bidimensionales, no se conoce una técnica práctica para estimar con exactitud la densidad de especies con patrones espaciales agregados. En el muestreo de distancia, la mejor solución, como se ha señalado en el capítulo de muestreo, consiste en subdividir la zona en estratos más homogéneos que el total.

3. Cobertura

Cobertura de una especie (u otra categoría vegetal) es la proporción de terreno ocupado por la proyección perpendicular de las partes aéreas de los individuos de la especie considerada.⁽⁶⁵⁾ Se expresa como porcentaje de la superficie total. La cobertura ha sido utilizada con mucha frecuencia como medida de la abundancia de los atributos de la comunidad, especialmente cuando la estimación de la densidad resulta difícil por la ausencia de límites netos visibles entre los individuos, como ocurre en los pastizales, en el caso de plantas macollantes y cespitosas, o en cojín. Por otro lado, esta variable es factible de evaluación subjetiva, lo que no ocurre con las demás.

Una manera de poner límites a la subjetividad de las evaluaciones consiste en establecer intervalos o clases, a los cuales se asignan las evaluaciones visuales. En el sistema de clasificación de Braun-Blanquet⁽¹⁹⁾ se emplea la evaluación visual de la cobertura, al igual que en los métodos descriptivos de Küchler⁽⁸⁷⁾ y Fosberg,⁽⁴⁷⁾ todos ellos con sus propias escalas de valores (Tabla VI). Estas escalas han sido aplicadas muy a menudo en su versión original o modificada.

Para la estimación objetiva de la cobertura hay dos técnicas fundamentales: mediante unidades muestrales lineales y mediante unidades muestrales puntuales. La primera técnica consiste en extender una lí-

Tabla VI. Escalas de Coberturas de Braun-Blanquet (Modificada),
de Fosberg y de Kùchler

Braun - Blanquet	Fosberg	Kùchler
<u>continuo (5): mayor del 75%</u>	^A cerrado: las copas o vástagos se tocan	continuo (c): mayor de 75%
<u>interrumpido (4): 50 a 75%</u>	abierto: las copas o vástagos no se tocan pero cubren por lo menos el 30% de la superficie.	interrumpido (i): 50 a 75%
<u>disperso (3): 25 a 50%</u>	disperso: la distancia entre las copas o los vástagos es el doble de su diámetro.	parque (p): 25 a 50%, en manchones
<u>raro (2): 15 a 25%</u>	<u>muy raro (2): 5 a 15%</u>	raro (r): 6 a 25%
<u>esporádico (1): 1 a 5%</u>	<u>esporádico (1): 1 a 5%</u>	esporádico (b): 1 a 5%
<u>casi ausente (r): menos que 1%</u>	<u>casi ausente (r): menos que 1%</u>	casi ausente (a): menos que 1%

nea de longitud (L) y medir la longitud (l_i) interceptada por cada especie. La cobertura de la especie (x_i) es equivalente a la proporción de la longitud total interceptada por la especie considerada:

$$x_i = (l_i/L) \cdot 100$$

El promedio se obtiene a partir de las mediciones hechas sobre una serie de transectas lineales ubicadas al azar, y la desviación estándar, a partir de la varianza. Esta técnica presenta dificultades de aplicación cuando los individuos de las distintas especies están muy entremezclados, o cuando espacios vacíos y ocupados forman un mosaico muy intrincado. Resulta muy adecuada para estimar el diámetro de la copa de los árboles, variable que es equivalente a la cobertura sólo cuando el follaje no deja espacios desocupados. También es útil para estimar el área basal. (65)

La técnica de estimar la cobertura a partir de unidades muestrales puntuales consiste en registrar la presencia o la ausencia de una especie en cada uno de un conjunto de puntos ubicados al azar. La técnica se basa en el hecho de que en cada unidad puntual existen sólo dos alternativas: que la especie esté presente o que esté ausente. Por lo tanto, la proporción de puntos en los que la especie está presente (m_i), derivados de un número infinito de unidades muestrales posibles, equivale a la cobertura de dicha especie (x_i):

$$x_i = (m_i/M_T) \cdot 100$$

donde M_T = número total de puntos.

46

En la práctica, las unidades muestrales puntuales se obtienen mediante distintos artificios. En el caso de vegetación baja se emplean agujas delgadas que se hacen descender verticalmente hacia la vegetación, registrando las especies tocadas con el extremo de aquellas. También puede emplearse un dispositivo en el cual la intersección de dos líneas origina un punto. Se observa a través de un visor y se registra la especie sobre la cual se proyecta verticalmente el punto. Este dispositivo óptico es empleado para estimar la cobertura de la vegetación baja o del dosel.

Es importante que el punto sea de diámetro infinitesimal, ya que de lo contrario se sobreestima la cobertura. Consideremos una unidad muestral bidimensional (por ejemplo, un cuadrado); en este caso, al colocarla sobre la vegetación, existen tres alternativas: que la unidad esté completamente cubierta por la especie considerada, que la unidad esté completamente descubierta o que la unidad esté parcialmente cubierta. Con una aguja de diámetro mayor, esta última alternativa se cuenta como positiva y de ahí la sobreestimación.

Para evitar el error derivado de la tendencia a apuntar hacia las plantas, se han fabricado marcos de madera que soportan la aguja y dentro del cual ésta puede desplazarse perpendicularmente, sin desviación. Algunos marcos de tipo múltiple contienen hasta 10 agujas para acelerar y simplificar los conteos, pero inducen a error porque las partes aéreas o vástagos siempre presentan patrón agregado, incluso cuando los individuos están distribuidos al azar, de modo que la lectura de cada aguja no es independiente de las vecinas. La mayor rapidez en la obtención de datos con marcos de 10 agujas se contrarresta con la necesidad de obtener una muestra mucho mayor (2 a 4 veces, según Goodall⁽⁵⁴⁾) que con agujas aisladas para el mismo nivel de precisión. Esto no ocurre cuando la distancia entre las agujas es mayor que el diámetro del vástago o que el manchón de individuos agregados.

el área basal de cada individuo (b_i). El área basal total de cada especie (B_i) se obtiene simplemente sumando las áreas basales medidas de todos los individuos de dicha especie ($B_i = \sum_{i=1}^{N_i} b_i$); y el área basal total de la comunidad, sumando las áreas basales medidas de todos los individuos de todas las especies ($B = \sum_{i=1}^N B_i$); donde N_i es el número de individuos de la especie i y N el número total de individuos de todas las especies. A partir de estos datos se obtiene el área basal relativa (B_{iR}):

$$B_{iR} = (B_i / \sum_{i=1}^N B_i) \cdot 100 = (B_i / B) \cdot 100$$

El área basal total por unidad de superficie se determina a partir de la densidad total D (calculando ésta por la ecuación (2)) multiplicada por el promedio de área basal por árbol (\bar{b}). Este último valor es el área basal total dividido por el número de árboles (N):

$$\bar{b} = B/N$$

$$B/A = D \cdot \bar{b}$$

donde A = superficie total muestreada.

El área basal por especie por unidad de superficie (B_i/A), que es el dato que se utiliza en los análisis posteriores, es igual al área basal relativa (B_{iR}), multiplicada por el área basal total por unidad de superficie (B/A):⁽³²⁾

$$B_i/A = B_{iR} \cdot (B/A)$$

5. Biomasa

La biomasa, o peso seco del material vivo por unidad de área, se estima de la misma manera que la densidad, excepto que en vez de contar individuos por especie (u otra categoría vegetal) se computa el peso seco de los individuos de la especie considerada.

El procedimiento utilizado consiste en cortar todo el material vegetal a ras del suelo dentro de la unidad muestral y separar las partes correspondientes a cada categoría vegetal. Luego se secan separadamente a peso constante y se pesan. Se obtiene así el peso seco por categoría, que expresado por unidad de área da la biomasa. Rigen las mismas consideraciones que para la densidad en lo que se refiere a tamaño y forma de la unidad muestral. A diferencia de la densidad, el peso seco es una variable continua y su distribución es normal, siempre que el intervalo de valores observados sea grande.⁽⁶⁵⁾

Las estimaciones directas de la biomasa tienen la desventaja de ser destructivas. Hay maneras indirectas de estimar esta variable, que consisten en hallar correlaciones entre la biomasa y alguna variable de fácil medición y que no requiera la destrucción del material vegetal.

La cobertura repetida (CR), número promedio de capas de follaje de una especie, puede constituir una medida indirecta de la biomasa. Se

También puede estimarse la cobertura a partir de puntos ubicados sistemáticamente. Para ello puede utilizarse en vegetación herbácea una red de hilo o marcos de agujas colocados sistemáticamente. Esta técnica ha sido utilizada para detectar tipo y escala de patrón de las especies. (80)

En las estimaciones de cobertura con unidades muestrales puntuales ubicadas al azar, aquella tiene una distribución binomial al igual que la frecuencia y rigen las mismas consideraciones ya tratadas al describir la variable frecuencia.

4. Área Basal

El área basal es la superficie de una sección transversal del tallo o tronco del individuo a determinada altura del suelo; se expresa en m^2 de material vegetal por unidad de superficie de terreno. En los árboles, la medición se hace a la altura del pecho (DAP = diámetro a la altura del pecho), es decir aproximadamente a 1,3 m del suelo. En las plantas herbáceas o en los arbustos ramificados desde abajo, la medición

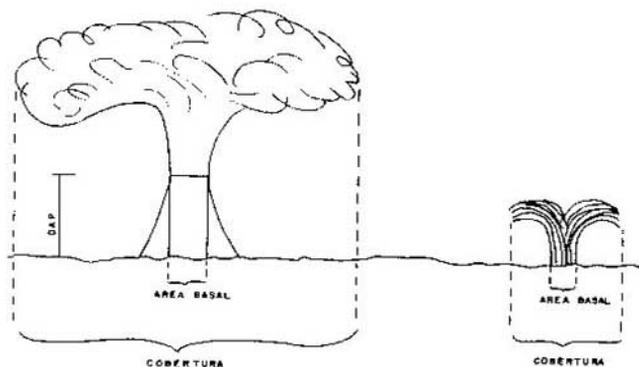


Fig. 13. Diferencia entre área basal y cobertura. DAP = diámetro a la altura del pecho. Explicación en el texto.

se hace a la altura del suelo. En la figura 13 se aprecia la diferencia entre esta variable y la cobertura. Esta medida expresa el espacio real ocupado por el vástago o tronco, a diferencia de la cobertura, que expresa la extensión de las partes aéreas. La estimación del área basal se usa con mucha frecuencia en estudios forestales ya que, junto con la densidad de árboles y la altura de fuste, dan un estimado del rendimiento en madera.

La estimación del área basal puede realizarse a partir de la medición del diámetro o del perímetro, recurriendo al muestreo aleatorio con unidades muestrales puntuales, o midiendo longitudes de intersección en una transecta lineal. Esta última técnica es rápida y da resultados adecuados; se pueden obtener la media y la desviación estándar a partir de mediciones hechas en una serie de transectas al azar.

Los métodos de distancia de la Escuela de Wisconsin se han aplicado para estimar el área basal de las especies y de la comunidad. Al registrar las especies arbóreas y medir las distancias, se mide también

estima mediante unidades muestrales puntuales, al igual que la cobertura. Se cuenta el número de veces que cada aguja contacta cada especie al descender a través de la vegetación hasta el suelo (t_i). Luego se suman estos valores por especies para obtener el número total de contactos de cada especie en la muestra de M_T puntos (T_i) y se divide este valor por el número de puntos en que la especie está presente (m_i). La cobertura repetida de la especie i es:

$$CR_i = \frac{T_i}{m_i}$$

Esta variable se emplea en el estudio de pastizales u otros tipos de vegetación baja. En la práctica se estima la cobertura repetida de cada especie en un conjunto de muestras, cada una de las cuales comprende M_T puntos. En un subconjunto de dichas muestras se cosecha a ras del suelo y se estima la biomasa de cada especie por el método directo. A partir de este subconjunto se halla la correlación entre biomasa y CR, y se calcula el índice de regresión (k). En el resto de las muestras, la biomasa se estima empleando el índice k .

El porcentaje de contribución de la especie (percentage of sward, %S) es otra medida indirecta de la biomasa. Esta variable es un índice de la contribución de cada especie a la masa total de la vegetación y se estima a partir del número total de contactos con una especie (T_i) como proporción del número total de contactos con todas las especies ($\sum T_i$).

$$\%S_i = \frac{T_i}{\sum_{i=1}^{M_T} T_i} \times 100$$

Este valor equivale a la cobertura multiplicada por la cobertura repetida de cada especie con relación a la suma total de este producto para todas las especies:

$$\%S_i = \frac{x_i \cdot CR_i}{\sum_{i=1}^{M_T} (x_i \cdot CR_i)}$$

Puesto que:

$$x_i = \frac{m_i}{M_T} \times 100 \text{ y } CR_i = \frac{T_i}{m_i} \times 100$$

$$\%S_i = \frac{(m_i/M_T) \cdot (T_i/m_i)}{\sum_{i=1}^{M_T} (m_i/M_T) \cdot (T_i/m_i)} \times 100$$

Simplificando: $\%S_i = (T_i/\sum T_i) \cdot 100$.

La validez de $\%S_i$ como estimador del porcentaje de biomasa de una especie es muy limitada, ya que la relación entre ambas variables no se cumple si las especies de la comunidad objeto de estudio tienen formas de crecimiento diferentes o tamaños muy dispares. Además, las relaciones entre peso y volumen pueden variar para las mismas especies en comunidades distintas, por lo que la constante de proporcionalidad no es

extrapolable. Sin embargo, aun cuando esta variable no se correlaciona con el peso seco, es válida como índice de la contribución de cada especie a la comunidad y a menudo se la emplea para comparar la composición específica relativa de comunidades distintas o para estudiar los cambios temporales de la composición específica relativa.

Supongamos una comunidad hipotética formada por las especies A, B, C, D y E en un cuadrado, de la cual se ubican 10 unidades muestrales puntuales (agujas) y se obtienen los siguientes datos:

Muestra N° 1											
Aguja N°	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	T _i
Especie											
A	10	8	5	7	9	6	10	7	5	8	75
B	0	2	2	0	0	2	0	1	0	1	8
C	0	2	4	3	0	2	0	3	4	1	19
D	18	8	10	15	12	16	12	15	17	113	136
E	0	1	3	3	1	2	0	0	1	0	11
											249 = $\sum T_i$

donde los números de la matriz indican el número de contactos de cada aguja en cada especie (t_i). Los cálculos de cobertura, cobertura repetida y porcentaje de contribución para esta muestra de $M_T = 10$ dan:

	$x_i(\%)$	CR _i	%S _i
A	100	7,5	30,1
B	50	1,6	3,2
C	70	2,7	7,6
D	100	13,6	54,6
E	60	1,8	4,4

Para la estimación de CR y %S rigen las mismas consideraciones en cuanto al muestreo que para la estimación de la cobertura mediante unidades muestrales puntuales. La CR expresada por unidad de área es una medida del índice de área foliar.

A partir de los valores de la biomasa, estimados por métodos directos o indirectos, es posible calcular el rendimiento y la productividad.

6. Vigor o Comportamiento

Esta variable refleja el éxito que tiene una especie (u otra categoría vegetal) en la comunidad. Se puede estimar por la medición o conteo de una serie de propiedades del vegetal, según la forma de crecimiento y el aspecto del comportamiento que se considere. La medición de longitud de la hoja, ancho de la hoja, relación entre longitud y ancho de la hoja (ambas vinculadas al comportamiento fotosintético), diámetro de tallos jóvenes, número de flores, número de semillas por fruto, rendimiento, etc., puede utilizarse como estimación del vigor. Los resultados se expresan como promedio de la medida por especie (u otra categoría vegetal) y el promedio es la suma de las mediciones por planta dividido por el número de plantas que forman la muestra.

La cobertura repetida, estimada por la técnica descrita en el punto anterior, se emplea con frecuencia como índice de vigor.

RELACIONES ENTRE VARIABLES

En situaciones particulares, cada una de las variables mencionadas ofrece ventajas y desventajas. La frecuencia, la densidad y el área basal tienen más permanencia que las medidas de biomasa o cobertura; estas últimas están sujetas a variaciones estacionales muy marcadas. La cobertura, la biomasa, el área basal y la densidad se expresan con relación a la unidad de superficie y son independientes del tamaño de la unidad muestral (si se han previsto correcciones para minimizar el efecto del patrón). La frecuencia, por otro lado, depende de la forma y el tamaño de la unidad muestral. Sin embargo, la frecuencia es un dato simple de tomar y está menos sujeto a desviaciones por apreciación subjetiva que el resto de las variables.

Raunkiaer⁽⁶⁵⁾ fue quien propuso e impulsó la utilización de la variable frecuencia como medida de la contribución de cada especie a la comunidad. Sin embargo, sólo si el patrón es aleatorio es posible derivar la densidad a partir de la frecuencia, y en tal caso: $F = (1 - e^{-D}) \cdot 100$; donde D es la densidad por unidad muestral.⁽⁶⁵⁾ Es decir, la relación entre densidad y frecuencia es logarítmica y no lineal como pensaban algunos autores.

Si el patrón es agregado hay que conocer la escala del patrón, el tamaño de los manchones y la densidad de los individuos dentro de cada manchón para poder obtener una relación entre ambas variables.

VALORES RELATIVOS, VALORES DE IMPORTANCIA, DOMINANCIA

En algunos estudios se aplican distintas variables a una misma categoría de plantas o a cada categoría de plantas. La primera situación se da a menudo cuando el objetivo es hallar variaciones entre las comunidades e interpretarlas en función de otros fenómenos; entonces, se requieren distintas variables para poner en evidencia diferencias significativas, si las hubiere, y en caso contrario, estar seguros de que el resultado no se debe a carencia de información. La segunda situación se debe sobre todo a criterios prácticos. El área basal de los árboles tiene mayor significado ecológico que su frecuencia; en cuanto a los renuevos, la densidad se estima más fácilmente y tiene mayor interés ecológico, puesto que da una idea de la capacidad de regeneración. Es frecuente que en estudios de vegetación boscosa se estime el área basal de los árboles, la densidad de los renuevos y la frecuencia de las plantas herbáceas utilizando un diseño de muestreo particular en cada caso. En los estudios de los bosques del Norte de Wisconsin^(22, 36) se estimaron la frecuencia relativa, el área basal relativa y la densidad relativa de los árboles con la técnica de pares al azar; la densidad relativa de los renuevos, contando los individuos más cercanos al punto, y la frecuencia de las herbáceas, los arbustos y las plántulas con unidades muestrales cuadradas.

En un estudio comparativo de las comunidades de *Larrea* de zonas áridas de Estados Unidos y Argentina⁽¹³⁾ se estiman --mediante un muestreo sistemático-- la cobertura de las especies perennes, la densidad de los arbustos de *Larrea* y la altura de los mismos. En un estudio descriptivo de los Bosques de Maryland⁽²⁴⁾ se estiman el área basal y la frecuencia de todos aquellos árboles cuyo diámetro a la altura del pecho (DAP) es superior a 2 cm.

En algunos estudios las distintas variables se analizan por separado en función de los valores absolutos obtenidos. Sin embargo, en situaciones en que valores muy altos de alguna categoría vegetal pueden enmascarar la importancia de otras categorías con valores más bajos, se transforman los datos para expresarlos en porcentajes del total y se obtienen *valores relativos*. Esta transformación tiene sentido en variables tales como cobertura, rendimiento o área basal, porque el valor total --a base del cual se calculan los porcentajes-- tiene un significado ecológico claro y su participación en las distintas categorías presentes puede resultar de interés. No ocurre lo mismo con la densidad o la frecuencia. Si las especies son de forma de crecimiento o tamaños muy dispares, sus densidades no son commensurables y la comparación basada en el porcentaje del total no tiene sentido. Lo mismo ocurre con la frecuencia y con la cobertura estimada a partir de un muestreo puntual. Por otro lado, es necesario tener en cuenta que al transformar los datos se modifica la estructura de los mismos, lo cual puede distorsionar los resultados; por ejemplo, las comunidades ralas adquieren un peso equivalente al de las comunidades densas. Esto no significa que esta transformación debe descartarse, sino que hay que tener en cuenta las modificaciones introducidas en la estructura de los datos, en especial en el momento de su interpretación.

Un *índice de importancia* puede ser cualquiera de las variables analizadas. (168) La selección de la variable depende a menudo del objetivo del estudio. Por ejemplo, en los estudios de rendimiento forestal el área basal es una variable de importancia y puede ser el índice seleccionado en este caso; en un estudio de cambios fitosociológicos debido al pastoreo, la cobertura o la frecuencia pueden ser el índice de importancia. Cuando estas variables se emplean para estimar la abundancia relativa de las especies, suele ocurrir que los resultados son distintos según la variable que se utilice. Por ello, algunos autores consideran que las variables individuales no dan una descripción adecuada del comportamiento de los atributos en las comunidades que se comparan y han propuesto el empleo de coeficientes que combinan las distintas variables. El coeficiente más utilizado es el "índice de importancia de Cottam", (29, 36, 22) que es la suma de la frecuencia relativa, la densidad relativa y el área basal relativa de cada especie en cada muestra estimadas por muestreo de pares al azar. Según los autores, este valor "revela la importancia ecológica relativa de cada especie en cada muestra, mejor que cualquiera de sus componentes". El valor máximo del índice de importancia es 300. El efecto de sumar las tres variables se traduce en un incremento de las diferencias de una especie entre muestras cuya composición florística es semejante. Sin embargo, su significado ecológico es dudoso y enmascara las relaciones entre variables que sí tienen significado, como la cobertura o el área basal. Este índice de importancia combinado ha servido de base a los investigadores de la Tradición de Wisconsin para un método de ordenación, que se examinará más adelante (capítulo 7).

La *dominancia* es una indicación de la abundancia relativa de una especie. No ha sido definida de manera clara y precisa. En la práctica, se considera dominante aquella categoría vegetal que es la más notable en la comunidad, ya sea por su altura o su cobertura o su densidad; es decir puede estimarse a base de cualquiera de las variables de abundancia. Se expresa en valores absolutos por unidad de superficie o en valores relativos. A veces se consideran dominantes las especies más abundantes del estrato superior, otras veces se incluyen las del sotobosque.

El significado ecológico de la dominancia tampoco es claro. En los bosques, las especies dominantes pueden condicionar el ambiente de las

especies subordinadas. Sin embargo, en las comunidades poco densas es difícil establecer el grado de influencia de las especies dominantes. Algunas especies dominantes tienen un intervalo de tolerancia estrecho y sirven como indicadores de un factor o conjunto de factores ambientales; otras tienen un intervalo de tolerancia amplio y las especies acompañantes menos abundantes resultan mejores indicadores del ambiente.

En las ciencias forestales la dominancia se mide en función del área basal de la especie. En los trabajos de los investigadores de Wisconsin, la dominancia relativa es el área basal relativa.

Si bien en algunas investigaciones se trata de evaluar la utilidad de la estimación de las distintas variables,⁽⁸⁸⁾ no es fácil llegar a una conclusión definitiva porque las alternativas son numerosas y se incrementan si se tienen en cuenta las posibles y variadas transformaciones de los datos. Además, cada tipo de estudio requiere una variable o un conjunto de variables particular y tratamiento adecuado. La selección depende no tanto de las cualidades de las variables, sino de los objetivos del estudio, del tipo de vegetación y de consideraciones prácticas. Sin embargo, es necesario evaluar las propiedades y la capacidad de cada variable antes de iniciar la investigación y determinar el tratamiento posterior. Los criterios a considerar son: conmensurabilidad, aditividad, dependencia con respecto a forma y tamaño de la unidad muestral, variación estacional, distribución, factibilidad de ser relativizada, facilidad de medición y nivel de información recuperable.⁽¹²¹⁾

VARIABLES SINTÉTICAS

Las variables analíticas, como densidad, cobertura, etc. estudiadas en el presente capítulo, derivan de una serie de unidades muestrales y se refieren a propiedades de la muestra. Las variables sintéticas se determinan a partir de un conjunto de muestras, aunque denotan propiedades de las categorías vegetales, a saber: presencia, constancia y fidelidad.

La *presencia* y la *constancia* están relacionadas entre sí. Ambas reflejan la proporción de muestras en las que aparece una especie en relación con el número total de muestras consideradas.

$$\frac{\text{número de muestras en que aparece la especie}}{\text{número total de muestras}} \cdot 100$$

La diferencia entre estos dos conceptos estriba en que en la presencia cada dato proviene de una porción de vegetación que se examina totalmente, es decir toda la porción es la muestra; la constancia, en cambio, se calcula a partir de datos provenientes de conjuntos de unidades muestrales ubicados al azar en cada porción de la vegetación. Al igual que la frecuencia, ambas son medidas de probabilidad. La presencia mide la probabilidad de encontrar una especie dada en una muestra; la constancia es la probabilidad de encontrar una especie dada en una unidad muestral de tamaño determinado en cualquier muestra elegida al azar. Recordemos que la frecuencia es la probabilidad de encontrar la especie en una unidad muestral de tamaño dado. Si las muestras proceden de la misma población, o si la diferencia entre las distintas partes de la porción de vegetación no es mayor que la diferencia entre muestras, la frecuencia y la constancia son equivalentes. Mientras que para la estimación de la frecuencia y de la constancia se requieren unidades muestrales de tamaño fijo, la presencia puede determinarse a base de unidades de tamaños variables, por ello la presencia no es comparable con las otras dos variables.

La *fidelidad* es una expresión de la medida en que una especie es característica de una determinada comunidad o conjunto de comunidades y está restringida a éstas. (161) La escuela fitosociológica de Zürich-Montpellier, que usa la fidelidad como uno de los criterios de clasificación, reconoce cinco grados de fidelidad: 1) *especies exclusivas*, las que aparecen restringidas a una comunidad dada en una región geográfica particular; 2) *especies selectivas*, las que se encuentran sobre todo en una comunidad dada y ocasionalmente en otras comunidades; 3) *especies preferenciales*, las que se encuentran óptimamente en una comunidad dada, aunque pueden aparecer en otras; 4) *especies indiferentes*, las que aparecen en cualquier comunidad, sin mostrar preferencias y 5) *especies extrañas*, las que son raras en una comunidad particular.

La fidelidad se evalúa a partir de la presencia de cada especie en las unidades muestrales representativas de las distintas comunidades; en la Tradición de Zürich-Montpellier esta evaluación es subjetiva. Goodall⁽⁵⁵⁾ propone una técnica para determinar un índice cuantitativo de la fidelidad a base de datos de presencia, constancia o frecuencia. Se construye una tabla de contingencia de 2 x 2, en cada casilla de la cual se registra el número de unidades muestrales o de muestras en que la especie considerada está presente o ausente en las dos comunidades que se comparan y se ordenan de modo tal que los valores de la variable en A sean mayores que los de B:

54

	Comunidades		Total
	A	B	
Especie x presente	a	b	a + b
Especie x ausente	c	d	c + d
Total	a + c	b + d	a + b + c + d = N

A partir de la tabla de contingencia se define el grado de fidelidad (F) como la diferencia de las frecuencias de la especie en ambas comunidades ($a/(a + c)$ y $b/(b + d)$) expresada como proporción de la frecuencia menor:

$$F = \frac{\frac{a}{a+c} - \frac{b}{b+d}}{\frac{b}{b+d}} = \frac{a(b+d)}{b(a+c)} - 1$$

$F = 0$, cuando $a/(a + c) = b/(b + d)$; es decir cuando la frecuencia (o constancia o presencia) de la especie es igual en ambas comunidades, y F tiende a infinito, cuando $b = 0$; es decir cuando la especie está confinada a la comunidad A (es fiel a A). Si se aplica la corrección de Yates⁽¹⁸³⁾ por continuidad, la ecuación es:

$$F = \frac{(a - 0,5) \cdot (b + d)}{(b + 0,5) \cdot (a + c)} - 1$$

DESCRIPCION Y COMPARACION DE COMUNIDADES

Las descripciones, tanto fisonómicas como florísticas, involucran una gran masa de información puntual cuya interpretación sólo es posible después de ordenarla y simplificarla. El primer paso, una vez obtenidos los datos cualitativos o cuantitativos, consiste en adecuarlos para su análisis posterior mediante una serie de operaciones.

Los datos se ordenan en una tabla bruta, o matriz primaria, que consiste en una tabla de doble entrada, en la cual las muestras o censos se consignan en las columnas y los atributos en las filas (Tabla XII). Las columnas representan la composición de las muestras o comunidades que van a compararse entre sí. Cada una de ellas puede provenir de un conjunto de unidades muestrales o de una unidad muestral. En la intersección de cada fila con cada columna figura el valor de abundancia o de presencia de cada atributo en cada comunidad. Si este valor proviene de un conjunto de unidades muestrales, representa una estimación de la media del atributo para la especie considerada en dicha comunidad.

El tratamiento a que se somete la tabla bruta depende del tipo de datos (cualitativos o cuantitativos, fisonómico-estructurales o florísticos), de la estructura de los datos y del análisis posterior. Comprende desde la graficación con fines de comparación visual hasta el tratamiento matemático para obtener los valores o índices de comunidad que constituyen la entrada ("input") de los modelos matemáticos de análisis. En primer lugar, se examinarán los tipos más sencillos de manipulación utilizados en las comparaciones fisonómicas de la vegetación y, luego, algunas de las técnicas matemáticas de uso corriente para preparar las matrices secundarias.

55

DESCRIPCIONES FISONOMICO-ESTRUCTURALES

La descripción fisonómico-estructural tiene por objeto lograr producir una representación gráfica o sintética de la comunidad que permita la comparación visual. Existen varias modalidades de representación de uso corriente: espectros biológicos, diagramas de perfil, diagramas estructurales y fórmulas.

El *espectro biológico* es un gráfico de barras en el que se representa la distribución de las especies en formas de vida; es decir el porcentaje de especies pertenecientes a cada forma de vida, según el sistema de clasificación de las plantas de Raunkiaer. En general, el espectro se obtiene a partir de tablas brutas en que los atributos son florísticos, asignando cada especie a la forma de vida correspondiente. La representación en función de la forma de vida da una imagen de las diferencias ecológicas de los sitios ocupados por las distintas comunidades a quienes no están familiarizados con la flora del lugar o desconocen el comportamiento fisiocológico de las especies que caracterizan cada comunidad. Por ello, en los estudios de clasificación florística frecuentemente se incluyen los espectros biológicos como información adicional. (69, 161)

En la figura 14a se presentan los espectros correspondientes a tres tipos distintos de vegetación de una región tropical, utilizando las categorías principales de la clasificación de Raunkiaer. Esta clasificación fue ideada para las zonas templadas, donde las estrategias de supervivencia de las plantas en los períodos adversos se reflejan en la posición de las yemas vegetativas. Sin embargo, se ha empleado también en las regiones tropicales. En la vegetación tropical la posición de las yemas no tiene gran significación, y las estrategias de comportamiento se reflejan más en la arquitectura de la planta⁽⁷¹⁾ (altura, disposición de las ramas y de las hojas, forma del tronco, etc.) y en el tamaño, la forma y textura de las hojas. Quizás fuese más adecuado basar el espectro biológico en este tipo de observaciones para dar una imagen de las diferencias ecológicas.

Raunkiaer⁽¹³⁰⁾ utilizó el espectro biológico para comparar la flora de diferentes zonas geográficas; es decir en sus orígenes el sistema era florístico. El espectro permite el análisis de la flora más que de la vegetación y para elaborarlo es preciso conocer las especies. En un enfoque ecológico sería más adecuado representar cada forma de vida en función de su cobertura, densidad u otra variable de su abundancia o vigor, tal como se indica en la figura 14b. En este tipo de representación no sería necesario identificar las especies; bastaría con saber a qué forma de vida pertenecen las plantas.

El *diagrama de perfil*, a diferencia de los espectros biológicos, es puramente fisonómico-estructural y fue ideado para describir comunidades de flora poco conocida.⁽⁴⁰⁾ Representa una imagen fotográfica del perfil de la vegetación y reemplaza a la fotografía, que no es posible tomar en un bosque denso. Se confecciona tomando un rectángulo representativo del bosque y dibujando a escala las plantas presentes. Davis y Richards⁽⁴⁰⁾ han demostrado que para los bosques pluviales tropicales el tamaño adecuado del rectángulo es de 60 x 8 m².

Para preparar un dibujo del perfil a escala hay que medir los parámetros más importantes de todos los árboles del rectángulo; diámetro del tronco, altura total del árbol, altura del fuste hasta la primera ramificación importante, límite inferior de la copa, diámetro de la copa. La precisión en estas mediciones se lograba, en los primeros trabajos, derribando todos los árboles del rectángulo. En primer lugar, se eliminaban todos los individuos de altura inferior a un valor dado arbitrariamente establecido y, luego, se iban cortando los demás, comenzando con los más pequeños para evitar que los más voluminosos los destruyeran. Las mediciones se realizaban a medida que eran derribados. En trabajos recientes, la precisión ha sido sacrificada en beneficio de la conservación del bosque. La figura 15 presenta los diagramas de perfil de las comunidades de la figura 14. En trabajos más recientes se ha propuesto la representación de la estructura de la comunidad en dibujos tridimensionales a fin de poder visualizar la estructura vertical y horizontal.^(5, 102)

Otro tipo de diagrama de perfil es el propuesto por Dansereau,^(38, 39, 96) quien asigna símbolos a cada categoría fisonómico estructural (Tabla VII). El perfil de la vegetación es representado por esos símbolos en un gráfico, en el cual la altura se coloca en las ordenadas. Es una representación esquemática, que se complementa con una fórmula para cada tipo de comunidad, utilizando para cada categoría las letras consignadas en la Tabla VII. En la figura 16 se aprecia el diagrama de perfil de Dansereau (*dansereograma*) de las comunidades de la figura 14 y las fórmulas correspondientes.

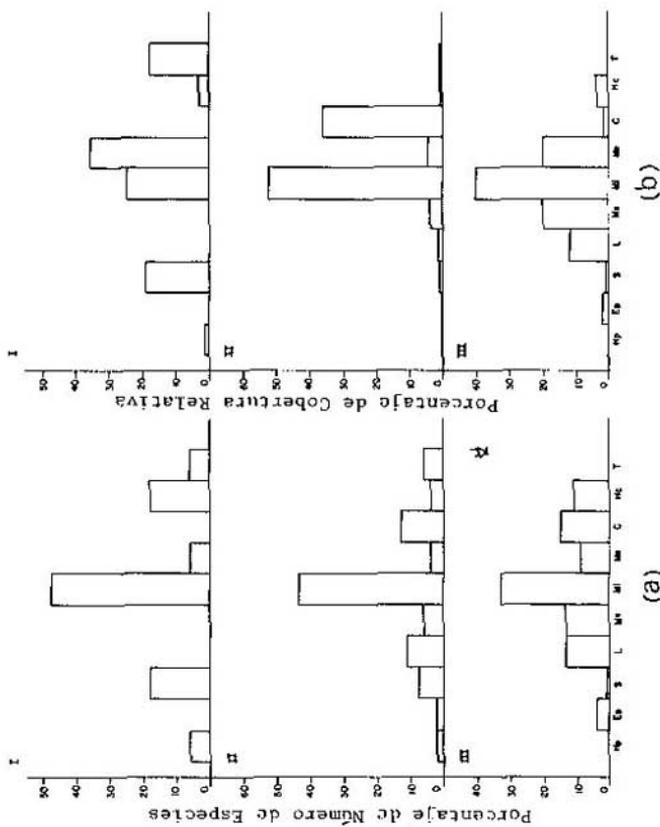


Fig. 14. Espectros biológicos y de cobertura. Comunidad I: arbustal desértico siempreverde espinoso, con 17 especies de plantas superiores; comunidad II: bosque secundario formado sobre un pastizal abandonado, con dos estratos arbóreos, bajo denso deciduo inerte, con 52 especies de plantas superiores; comunidad III: bosque de tres estratos arbóreos, denso siempreverde inerte, con 177 especies de plantas superiores. a) Espectro biológico y b) espectro expresado como porcentaje de cobertura de cada forma de vida. Hp = hemiparásitas; Ep = epfitas; S = suculentas; L = lianas; Ms = mesofanerófitos; Mi = microfanerófitos; Mn = nanofanerófitos; C = criptófitos; Hc = hemicriptófitos; T = terófitos.

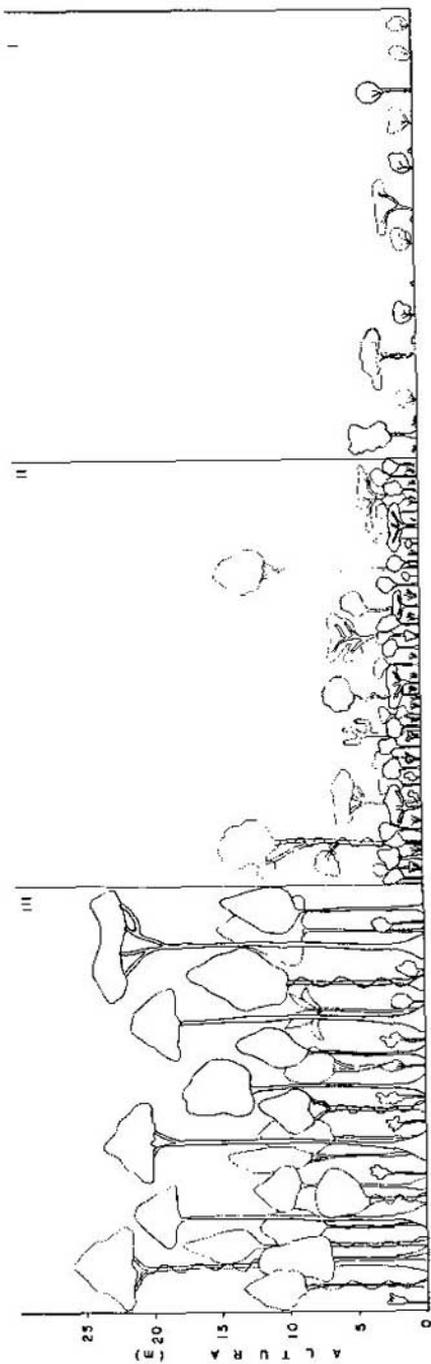


Fig. 15. Diagramas de perfil. Explicación en el texto.

Otro sistema utilizado para describir las comunidades mediante fórmulas⁽¹⁰³⁾ es el de la clasificación de las plantas de Kúchler (Tabla III).

Los *diagramas estructurales* son gráficos de barras que reflejan la estratificación de las comunidades. En las ordenadas se representa la altura de las formas de vida o de los tipos biológicos y en las abscisas la cobertura respectiva. Las distintas categorías vegetales se identifican con letras. En la figura 17 este tipo de gráfico se aplica a los ejemplos de la figura 14. Otro tipo de representación es el gráfico de líneas, en el cual cada tipo biológico se representa mediante

Tabla VII. Categoría y Símbolos Empleados en los Danserogramas

Formas de Vida:

árboles	T	
arbustos	F	
hierbas	H	
briófitas	M	
epífitas	E	
lianas	L	

Forma y Tamaño de la Hoja:

acicular	n	
graminoide	g	
pequeña	a	
latifoliada	h	
compuesta	v	
taloide	q	

Función:

deciduo	d	
semideciduo	s	
siempreverde	e	
suculento áfilo	j	

Textura de la Hoja:

pelúcida	f	
membranosa	z	
esclerófila	x	
suculenta o fungica	k	

Tamaño:

alto	t
medio	m
bajo	b

Cobertura:

desnudo	b
discontinuo	i
agrupado	p
continuo	c

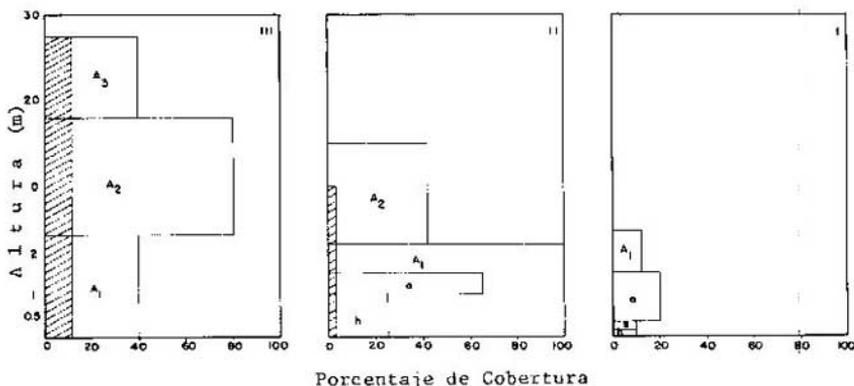


Fig. 17. Diagramas estructurales. A_1 = Estrato inferior de árboles; A_2 = estrato medio de árboles; A_3 = estrato superior de árboles; a = arbustos; s = suculentas; h = herbáceas; sombreado = lianas.

una línea horizontal de longitud proporcional a su cobertura y a una altura indicativa de la altura promedio del tipo biológico considerado. Con una línea vertical se indica el intervalo de altura ocupado por la masa verde (copa o vástago) y sobre la línea horizontal se señalan las características especiales de la simorfia (conjunto de individuos pertenecientes a determinada forma de vida). Sólo se grafican aquellos tipos biológicos cuya cobertura es superior al 1%, los restantes se anotan en el margen inferior derecho acompañados de cero si están ausentes, o del signo más si están presentes. Cada tipo biológico se representa de un color distinto, lo cual facilita la comparación visual de los gráficos⁽⁹⁷⁾ (Fig. 18). Ambos gráficos, diagramas es-

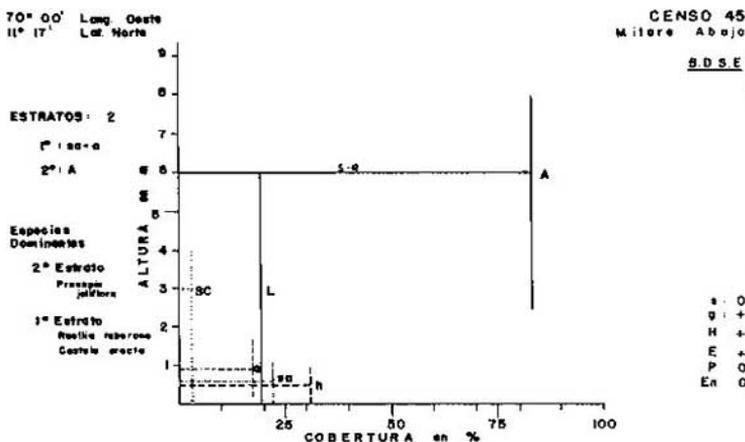


Fig. 18. Diagrama fisonómico. BDSE = bosque denso siempreverde espinoso; se = siempreverde espinoso; SC = suculentas columnares; L = lianas; a = arbustos; sa = suculentas arbustivas; h = herbáceas; s = suculentas; g = graminoideas; H = hemiparásitas; E = epífitas; P = palmas; En = enredaderas.

estructurales de barras y de líneas pueden sustituir a los diagramas de perfil y realizarse con más facilidad y rapidez.

COMPARACIONES NUMERICAS

En las comparaciones numéricas de las comunidades se usan técnicas estadísticas que, partiendo de las tablas brutas o matrices primarias atributos/muestras y mediante una serie de tratamientos matemáticos, permiten obtener matrices secundarias de semejanzas o similitudes. Sería difícil, y con frecuencia imposible, evaluar las diferencias entre dos comunidades comparando una a una la presencia o la cantidad de cada uno de los atributos. La matriz de semejanzas reemplaza los conjuntos de atributos presentes por índices que miden la similitud de las muestras en función de la coincidencia de presencia y de abundancia de los atributos del par de comunidades que se comparan o la semejanza entre especies según el número de muestras en que aparecen juntas o separadas. Estas matrices secundarias constituyen la entrada ("input") de casi todos los sistemas numéricos y de algunos de los sistemas informales de clasificación y ordenación de la vegetación. Es decir, a base de la similitud o disimilitud entre muestras o entre especies se clasifica y ordena la vegetación. La tabla bruta se representa por una matriz primaria del tipo:

$$X = \begin{bmatrix} x_{11} & x_{12} & x_{13} \dots & x_{1j} \\ x_{21} & x_{22} & x_{23} \dots & x_{2j} \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ x_{i1} & x_{i2} & x_{i3} \dots & x_{ij} \end{bmatrix}$$

donde cada columna representa una muestra j y cada fila una especie i ; cada valor x_{ij} corresponde a la variable de abundancia de la especie i en la muestra j . En el caso de que los datos sean cualitativos y se considere sólo la presencia o ausencia de las especies, las variables x_{ij} asumen los valores 0 ó 1.

Puede ser necesario transformar los datos antes de determinar las funciones de semejanza. En algunos casos, los atributos dominantes se hallan presentes en cantidad muy superior a los más raros, y en la computación la presencia de estos últimos queda enmascarada por los primeros. En otros casos, el objetivo del estudio exige valorar algunos atributos más que otros; a veces, los datos no son conmensurables; todas estas situaciones se resuelven con la transformación. A veces, es necesario aproximar la distribución de las variables x_{ij} a una normal porque ésta es un requisito para el ulterior análisis de los datos. Es importante conocer los efectos de la transformación sobre la estructura de los datos, ya que ésta será modificada, lo cual repercute en los resultados. Se mencionarán algunas de las transformaciones utilizadas comúnmente. Existen trabajos en los cuales se discuten las consecuencias de las distintas transformaciones en la estructura de los datos y en los resultados de los análisis. (10, 110, 112, 114, 117, 120, 121, 174)

1. Transformación

La transformación consiste en la compensación o el pesado de los atributos mediante el reemplazo de cada valor x_{ij} por un valor y_{ij} tal que:

$$y_{ij} = P \cdot x_{ij}$$

donde x_{ij} es el dato sin transformar, y_{ij} es el dato transformado y P es el factor de compensación o pesado.

El coeficiente P puede ser definido de muchas maneras y depende del objetivo de la transformación. Las transformaciones más corrientes son el centrado y la estandarización. El centrado consiste en sustraer de cada dato la media de la especie o de la muestra. La estandarización consiste en dividir cada dato por una de las siguientes funciones: el total, la norma ($\sqrt{\sum x^2}$), el valor máximo, la desviación estándar, el intervalo. Dicha función se calcula para todas las especies de cada muestra, para cada especie en el conjunto de muestras, o para ambos.

El centrado por la media de la especie consiste en restar a cada dato el valor promedio para la especie (\bar{x}_i). En este caso, $P_i = 1 - (\bar{x}_i/x_{ij})$, donde $\bar{x}_i = (\sum_{j=1}^M x_{ij})/M$ y M es el número total de muestras.

Por ejemplo, siendo la matriz primaria:

$$X = \begin{bmatrix} x_A \\ x_B \\ x_C \\ x_D \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 18 & 14 & 12 & 18 & 10 \\ 3 & 4 & 9 & 0 & 2 \\ 1 & 15 & 3 & 5 & 0 \\ 0 & 1 & 16 & 0 & 0 \end{bmatrix} \quad (1)$$

donde los valores corresponden a la abundancia de las cuatro especies A, B, C, D y la matriz transformada es:

$$Y_1 = \begin{bmatrix} 3,6 & -0,4 & -2,4 & 3,6 & -4,4 \\ -0,6 & 0,4 & 5,4 & -3,6 & -1,6 \\ -3,8 & 10,2 & -1,8 & 0,2 & -4,8 \\ -3,4 & -2,4 & 12,6 & -3,4 & -3,4 \end{bmatrix}$$

El resultado de esta transformación es que la media de los valores transformados para la fila es igual a cero; es decir se ha trasladado el origen de coordenadas al centroide (centro de gravedad) del sistema. El punto de referencia es una muestra promedio o centroide, en el cual la cantidad de cada especie es su valor promedio.

El centrado puede realizarse por la media de la muestra; es decir a cada dato se le resta el promedio de los valores de la abundancia de todas las especies en cada muestra (\bar{x}_j). El factor de compensación es:

$$P_j = 1 - (\bar{x}_j/x_{ij}), \text{ donde } \bar{x}_j = (\sum_{i=1}^N x_{ij})/N$$

siendo N el número total de especies. En este caso, la media de los valores transformados, obtenida por columna (para cada muestra) es cero.

El *doble centrado* consiste en centrar los datos por especie y por muestra, restando a cada dato el valor del promedio global:

$$\bar{x} = \left(\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^M x_{ij} \right) / NM.$$

En este caso, el promedio de cada fila y de cada columna transformadas resulta igual a cero. Estos dos últimos modelos de centrado se utilizan con menos frecuencia, en especial el doble centrado, cuyos resultados son difíciles de explicar en términos ecológicos.

El traslado del origen al centro de gravedad, mediante el centrado por la media de la especie, implica que lo que interesa en el análisis es la desviación de las comunidades relativa al centroide o a la comunidad promedio hipotética. Esta es el punto de referencia con respecto al cual se comparan las comunidades. No interesan las diferencias absolutas de las comunidades entre sí, sino las diferencias con respecto a la comunidad promedio hipotética (Tabla VIII: Y_1, Y_2, Y_3).

La *estandarización por el total de la muestra o por el total de la especie* consiste en dividir cada dato por el valor total de la columna o de la fila, respectivamente. Los factores de compensación son:

$$P_j = 1 / \sum_{i=1}^N x_{ij} \quad \text{o} \quad P_i = 1 / \sum_{j=1}^M x_{ij}$$

64

respectivamente. La estandarización por el total de la muestra equivale a obtener la proporción en que cada especie se halla en la muestra considerada; es decir la sumación de los valores transformados es igual a 1 para cada columna. La estandarización por el total de la especie equivale a obtener la proporción de la especie considerada repartida en cada muestra y el total de los valores transformados es igual a 1 en cada fila. En ambos casos, los valores transformados no tienen dimensiones (Tabla VIII: Y_4, Y_5). El efecto de esta estandarización es disminuir la preponderancia de las especies abundantes o de los sitios con elevada riqueza específica; es decir se enfatiza la importancia de las especies raras o de las muestras pobres, respectivamente.

En los trabajos de la Tradición de Wisconsin se emplea a menudo una doble estandarización, en la cual primero se expresa cada valor como un porcentaje del valor máximo de cada especie; es decir se dividen los valores de cada fila por el valor máximo para la fila correspondiente. En segundo lugar, se expresa cada valor en proporción del total de cada muestra; es decir se dividen los valores de cada columna por el valor total para cada una de ellas. Esta doble estandarización favorece a las especies raras, a las muestras pobres y, especialmente, a la coincidencia entre ambos y además simplifica el cálculo de los coeficientes de similitud, como se verá más adelante (Tabla VIII: Y_6).

La *normalización por muestra o por especie* es una estandarización en la cual cada dato se divide por la raíz cuadrada de la sumación de los cuadrados de los valores de cada columna, o por la raíz cuadrada de la sumación de los cuadrados de los valores de cada fila, respectivamente.

En el primer caso $P_j = 1 / \sqrt{\sum_{i=1}^N x_{ij}^2}$ y en el segundo, $P_i = 1 / \sqrt{\sum_{j=1}^M x_{ij}^2}$.

Las sumaciones de los cuadrados de los valores transformados por colum-

Tabla VIII. Matrices Primarias de Datos Transformados

$$X = \begin{bmatrix} A \\ B \\ C \\ D \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 18 & 14 & 12 & 18 & 10 \\ 3 & 4 & 9 & 0 & 2 \\ 1 & 15 & 3 & 5 & 0 \\ 0 & 1 & 16 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

$Y_1 =$	$\begin{bmatrix} 3,6 & -0,4 & -2,4 & 3,6 & -4,4 \\ -0,6 & 0,4 & 5,4 & -3,6 & -1,6 \\ -3,8 & 10,2 & -1,8 & 0,2 & -4,8 \\ -3,4 & -2,4 & -12,6 & -3,4 & -3,4 \end{bmatrix}$	$=$	$\begin{bmatrix} 12,5 & 5,5 & 2,0 & 12,3 & 7,0 \\ -2,5 & -4,5 & -1,0 & -5,8 & -1,0 \\ -4,5 & 6,5 & -7,0 & -0,8 & -3,0 \\ -5,5 & -7,5 & 6,0 & -5,8 & -3,0 \end{bmatrix}$
$Y_3 =$	$\begin{bmatrix} 4,6 & -2,3 & -5,8 & 4,4 & -0,8 \\ 0,4 & -1,5 & 1,9 & -2,8 & 1,9 \\ -2,7 & 8,2 & -5,2 & 1,0 & -1,2 \\ -2,3 & -4,3 & 9,1 & -2,6 & 0,1 \end{bmatrix}$	$=$	$\begin{bmatrix} 0,3 & 0,2 & 0,2 & 0,3 & 0,1 \\ 0,2 & 0,2 & 0,5 & 0,0 & 0,1 \\ 0,0 & 0,6 & 0,1 & 0,2 & 0,0 \\ 0,0 & 0,1 & 0,9 & 0,0 & 0,0 \end{bmatrix}$
$Y_5 =$	$\begin{bmatrix} 0,8 & 0,4 & 0,3 & 0,8 & 0,8 \\ 0,1 & 0,1 & 0,2 & 0,0 & 0,2 \\ 0,1 & 0,4 & 0,1 & 0,2 & 0,0 \\ 0,0 & 0,0 & 0,4 & 0,0 & 0,0 \end{bmatrix}$	$=$	$\begin{bmatrix} 0,7 & 0,3 & 0,2 & 0,8 & 0,8 \\ 0,2 & 0,2 & 0,3 & 0,0 & 0,3 \\ 0,1 & 0,4 & 0,1 & 0,2 & 0,0 \\ 0,0 & 0,0 & 0,3 & 0,0 & 0,0 \end{bmatrix}$
$Y_7 =$	$\begin{bmatrix} 0,6 & 0,4 & 0,4 & 0,6 & 0,3 \\ 0,3 & 0,4 & 0,9 & 0,0 & 0,2 \\ 0,1 & 0,9 & 0,2 & 0,3 & 0,0 \\ 0,0 & 0,0 & 0,1 & 0,0 & 0,0 \end{bmatrix}$	$=$	$\begin{bmatrix} 1,0 & 0,7 & 0,5 & 1,0 & 1,0 \\ 0,2 & 0,2 & 0,4 & 0,0 & 0,2 \\ 0,1 & 0,7 & 0,1 & 0,3 & 0,0 \\ 0,0 & 0,1 & 0,7 & 0,0 & 0,0 \end{bmatrix}$
$Y_9 =$	$\begin{bmatrix} 0,7 & 0,5 & 0,4 & 0,7 & 0,6 \\ 0,2 & 0,3 & 0,6 & 0,0 & 0,2 \\ 0,1 & 0,8 & 0,2 & 0,3 & 0,0 \\ 0,0 & 0,1 & 0,9 & 0,0 & 0,0 \end{bmatrix}$	$=$	$\begin{bmatrix} 2,3 & 1,8 & 1,5 & 2,3 & 1,3 \\ 0,3 & 0,4 & 1,0 & 0,0 & 0,2 \\ 0,1 & 1,0 & 0,2 & 0,3 & 0,0 \\ 0,0 & 0,1 & 1,0 & 0,0 & 0,0 \end{bmatrix}$
$Y_{11} =$	$\begin{bmatrix} 1,3 & 1,0 & 0,8 & 1,3 & 0,7 \\ 0,8 & 1,1 & 2,3 & 0,0 & 0,6 \\ 0,2 & 3,1 & 0,6 & 1,0 & 0,0 \\ 0,0 & 0,3 & 4,7 & 0,0 & 0,0 \end{bmatrix}$	$=$	$\begin{bmatrix} 3,3 & 1,7 & 1,2 & 3,1 & 3,3 \\ 0,6 & 0,5 & 0,9 & 0,0 & 0,7 \\ 0,2 & 1,8 & 0,3 & 0,9 & 0,0 \\ 6,0 & 0,1 & 1,6 & 0,0 & 0,0 \end{bmatrix}$

Continuación...

Continuación...

$$Y_{13} = \begin{bmatrix} 5,6 & 4,4 & 3,8 & 5,6 & 3,1 \\ 1,0 & 1,3 & 3,0 & 0,0 & 0,7 \\ 0,2 & 2,8 & 0,6 & 0,9 & 0,0 \\ 0,0 & 0,2 & 2,5 & 0,0 & 0,0 \end{bmatrix} \quad Y_{14} = \begin{bmatrix} 2,5 & 2,3 & 2,5 & 2,4 \\ 0,4 & 0,7 & 1,9 & 0,0 \\ 0,1 & 2,5 & 0,6 & 0,7 \\ 0,0 & 0,2 & 3,4 & 0,0 \end{bmatrix}$$

$$Y_{15} = \begin{bmatrix} 1,1 & -0,1 & -0,8 & 1,1 & -1,4 \\ -0,2 & 0,1 & 1,8 & -1,2 & -0,5 \\ -0,7 & 1,7 & -0,3 & 0,0 & -0,9 \\ -0,5 & -0,4 & 2,0 & -0,5 & -0,5 \end{bmatrix} \quad Y_{16} = \begin{bmatrix} 1,7 & 0,9 & 0,4 & 1,7 & 1,7 \\ -0,3 & -0,7 & -0,2 & -0,8 & -0,2 \\ -0,6 & 1,1 & -1,5 & -0,1 & -0,7 \\ -0,8 & -1,2 & 1,3 & -0,8 & -0,7 \end{bmatrix}$$

X = matriz primaria sin transformar; Y_1 = centrado por especie; Y_2 = centrado por muestras; Y_3 = doble centrado; Y_4 = estandarización por total de especies; Y_5 = estandarización por total de muestras; Y_6 = doble estandarización; por máximo de especies y por total de muestras; Y_7 = normalización por especies; Y_8 = normalización por muestras; Y_9 = doble normalización; Y_{10} = estandarización por intervalo de la especie; Y_{11} = estandarización por media de la especie; Y_{12} = estandarización por la media de las muestras; Y_{13} = estandarización por la desviación estándar de las especies; Y_{14} = estandarización por desviación estándar de las muestras; Y_{15} = centrado y estandarización por especies; Y_{16} = centrado y estandarización por muestras.

na o por fila se hacen igual a 1. La normalización por muestra equipara el peso de las muestras pobres y ricas en especies y el peso de cada especie dependerá de su abundancia y de las características de la muestra en que aparece; se enfatizan las especies dominantes que figuran en el mayor número de muestras. La normalización por especie equipara la contribución de las especies raras y abundantes y enfatiza las muestras con muchas especies únicas (Tabla VIII: Y₇, Y₈, Y₉).

El intervalo de cada especie está dado por la diferencia entre el valor máximo y el valor mínimo de dicha especie en el conjunto de muestras. La *estandarización por intervalo de la especie* consiste en dividir cada valor por esta diferencia en cada fila. $P_i = 1/(x_{i\max} - x_{i\min})$. Esta transformación equipara el intervalo de las especies, es decir $y_{i\max} - y_{i\min} = 1$, y los datos transformados no tienen dimensiones. Se emplea cuando interesa eliminar las diferencias de escala por variaciones de abundancia, es decir los datos se tornan conmensurables. Los valores extremos adquieren más importancia, lo cual es una desventaja porque en los extremos es donde los errores son mayores debido a la elevada probabilidad de que los valores extremos dependan de sucesos accidentales (Tabla VIII: Y₁₀).

La *estandarización por la media de la especie o de la muestra* consiste en dividir cada dato por el valor promedio de la fila o de la columna, respectivamente. Los factores de compensación correspondientes son: $P_i = 1/\bar{x}_i$ y $P_j = 1/\bar{x}_j$. El promedio de los valores transformados pasa a ser igual a 1, por filas en el primer caso y por columnas en el segundo. Con esta transformación se logra la conmensurabilidad y se eliminan las unidades dimensionales (Tabla VIII: Y₁₁, Y₁₂).

La *estandarización por la desviación estándar de la especie o de la muestra* consiste en dividir cada valor por la desviación estándar de los datos de cada fila o de cada columna, respectivamente. En este caso $P_i = 1/S_i$ o $P_j = 1/S_j$, donde S_i es la desviación estándar de las especies y S_j es la desviación estándar de las muestras (Tabla VIII: Y₁₃, Y₁₄).

El *centrado y la estandarización por desviación estándar* consiste en restar a cada valor el promedio y dividir la diferencia por la desviación estándar. Se puede hacer por filas (*por especie*) o por columnas (*por muestra*). El promedio de los valores transformados es cero y su desviación estándar igual a 1. Se obtiene el doble efecto de trasladar el origen o punto de referencia al centro de gravedad del sistema y restar importancia a las especies dominantes o a las muestras ricas. Se obtiene un valor sin unidades dimensionales y se logra la conmensurabilidad (Tabla VIII: Y₁₅, Y₁₆).

En la figura 19 se representan las muestras de algunas de las matrices de la Tabla VIII en un espacio composicional tridimensional; en el que cada eje refleja los valores de abundancia de cada una de las tres primeras especies de las matrices. En estos gráficos se puede ver cómo las relaciones entre las muestras varían o no según la transformación que se realice.

2. Funciones de Semejanza

La función de semejanza reduce la comparación entre dos muestras o entre dos especies a un valor numérico simple o a un punto en un espacio multidimensional. A partir de la matriz primaria pueden obtenerse dos tipos de matrices de semejanza, calculadas mediante dos tipos distintos de funciones de semejanza. Las matrices revisten dos formas:

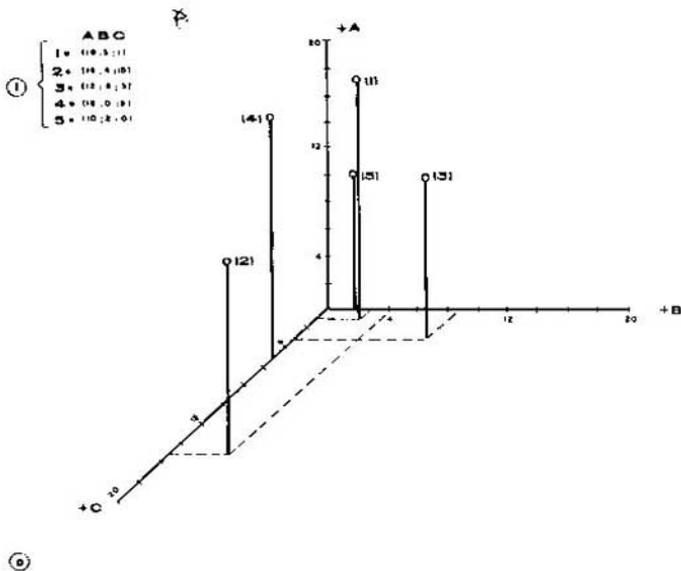


Fig. 19a.

68

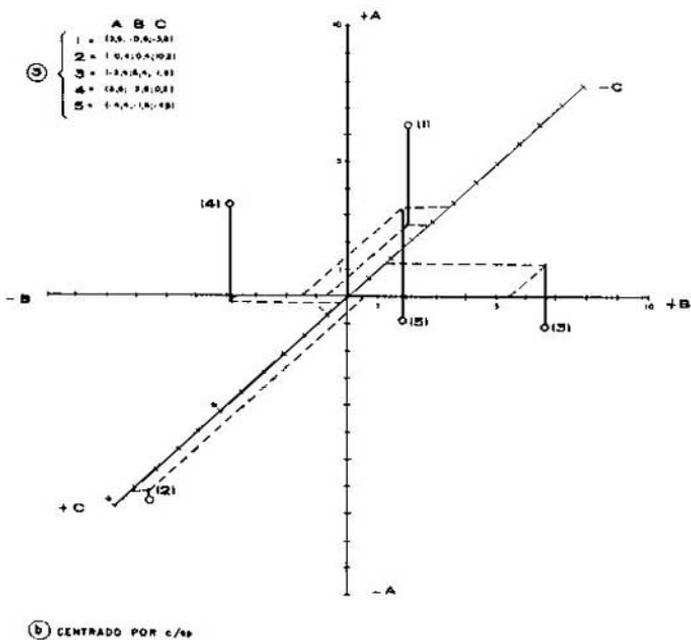


Fig. 19b.

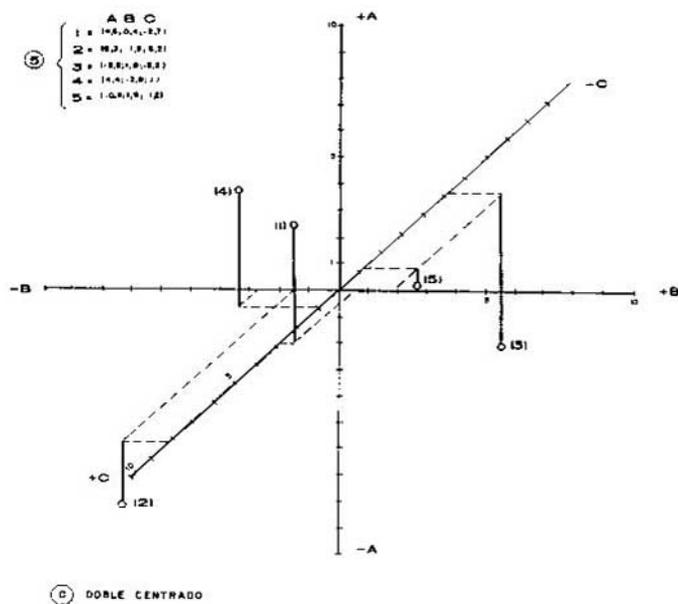


Fig. 19c.

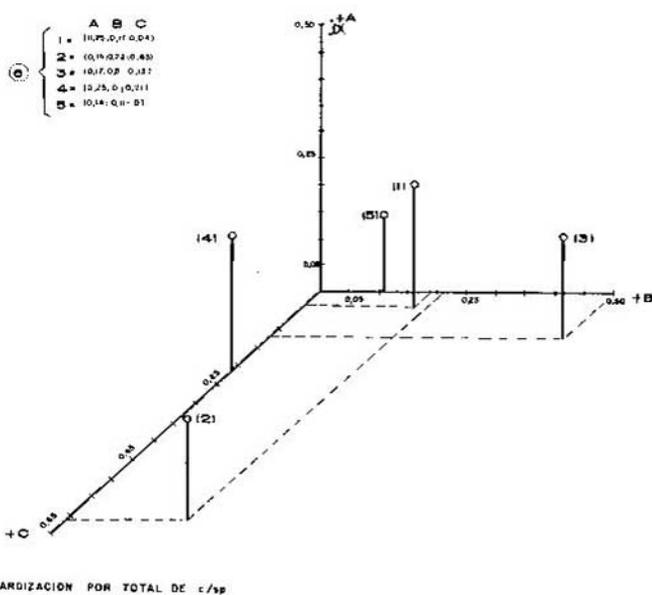
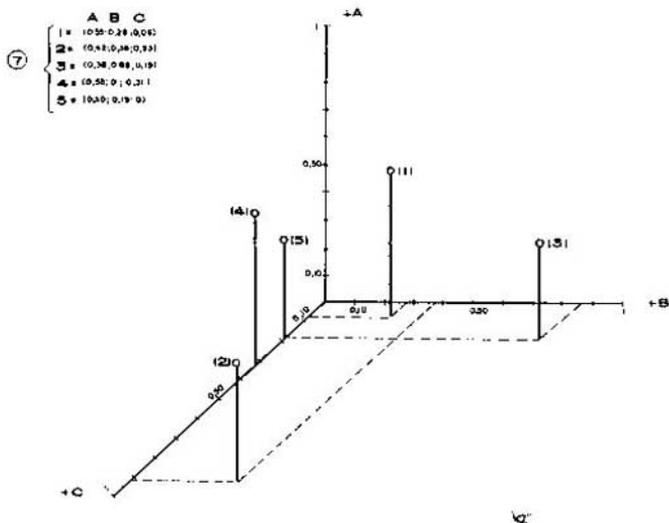
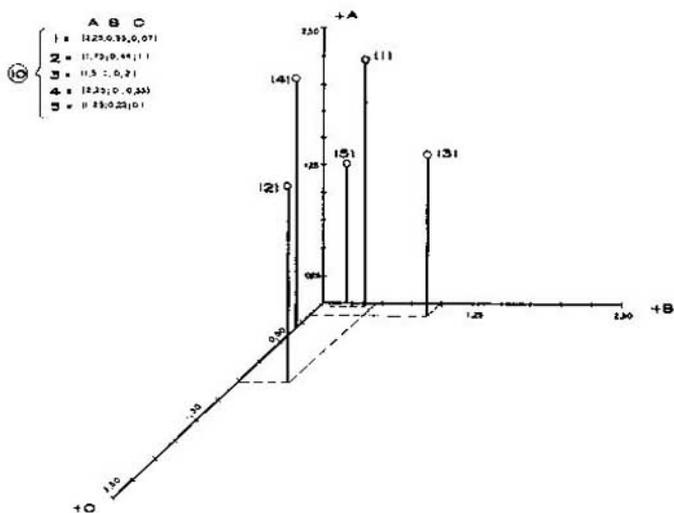


Fig. 19d.



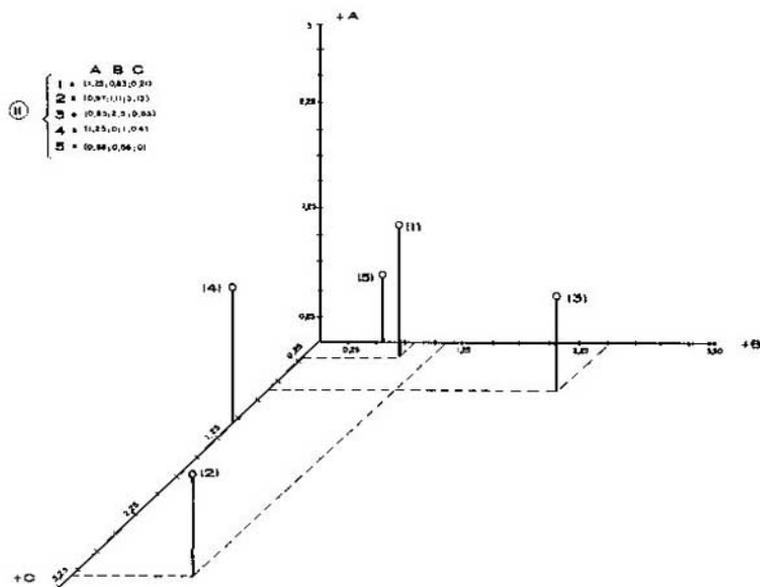
8 NORMALIZACION POR z_p

Fig. 19e.



1 ESTANDARIZACION POR RANGO DE c/z_p

Fig. 19f.



⑨ ESTANDARIZACIÓN POR LA MEDIA DE c/np

Fig. 19g.

Fig. 19. Efecto de la transformación de datos sobre las relaciones espaciales entre las muestras. Explicación en el texto.

$$S = \begin{bmatrix} A \\ B \\ C \\ D \\ E \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} S_{AA} & S_{AB} & S_{AC} & S_{AD} & S_{AE} \\ S_{BA} & S_{BB} & S_{BC} & S_{BD} & S_{BE} \\ S_{CA} & S_{CB} & S_{CC} & S_{CD} & S_{CE} \\ S_{DA} & S_{DB} & S_{DC} & S_{DD} & S_{DE} \\ S_{EA} & S_{EB} & S_{EC} & S_{ED} & S_{EE} \end{bmatrix}$$

$$S = \begin{bmatrix} 1 \\ 2 \\ 3 \\ 4 \\ 5 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} S_{11} & S_{12} & S_{13} & S_{14} & S_{15} \\ S_{21} & S_{22} & S_{23} & S_{24} & S_{25} \\ S_{31} & S_{32} & S_{33} & S_{34} & S_{35} \\ S_{41} & S_{42} & S_{43} & S_{44} & S_{45} \\ S_{51} & S_{52} & S_{53} & S_{54} & S_{55} \end{bmatrix}$$

donde cada valor S es un coeficiente de similitud entre un par de atributos en la primera matriz y entre un par de muestras en la segunda. Las especies (u otros atributos) se comparan según las muestras en que se encuentran presentes conjuntamente o ausentes conjuntamente, y la función de semejanza es una medida de asociación o de correlación interespecífica. Las muestras se comparan por su composición de atribu-

tos y la función de semejanza da una medida de similitud o de distancia. La matriz secundaria de coeficientes de similitud entre pares de muestras se denomina *matriz directa* o *matriz Q*. La matriz de índices de asociación o correlación entre pares de atributos se llama *matriz transpuesta* o *matriz R*, o *matriz indirecta*. Se presentan a continuación algunas de las funciones de semejanza corrientemente utilizadas. En los trabajos de Goodall(61) y Orloci(121, 122) se describen otros índices que se utilizan y de los cuales hay varias decenas.

Las funciones de semejanza pueden calcularse a partir de variables binarias o cualitativas (presencia/ausencia), o de datos cuantitativos. Ya sea que se trate de comparaciones entre muestras o entre especies, se calculan a partir de tablas de contingencia de 2 x 2 del tipo:

		Especie A		
		+	-	
E s p e c i e	+	a	b	a+b
	-	c	d	c+d
B		a+c	b+d	M=a+b+c+d

donde:

a: número de muestras en que A y B están presentes simultáneamente;

b: número de censos en que B aparece sola;

c: número de muestras en que A aparece sola;

d: número de muestras en que ni A ni B están presentes;

M: número total de muestras

		Muestra 1		
		+	-	
M u e s t r a	+	a	b	a+b
	-	c	d	c+d
2		a+c	b+d	N=a+b+c+d

donde:

a: número de especies comunes a 1 y 2;

b: número de especies exclusivas de la muestra 2;

c: número de especies exclusivas de la muestra 1;

d: número de especies ausentes de ambas muestras simultáneamente;

N: número total de especies.

Las cantidades (a+b), (c+d), (a+c) y (b+d) constituyen los totales marginales. En el caso de datos cuantitativos los valores a, b, c y d se reemplazan por la sumación de las variables en los subconjuntos correspondientes.

2.1 Índices de Asociación entre Especies

Entre los índices que emplean datos cualitativos de presencia/ausencia procede mencionar:

a) El *coeficiente de asociación* $S_{A,B}$ de Agrell y de Iverson, (61) que es la relación entre el número de muestras en que dos especies coinciden y el número de muestras en que una o ambas están presentes:

$$S_{A,B} = \frac{a}{a+b+c}$$

Si la asociación es total, es decir las especies A y B aparecen siempre juntas, $S_{A,B} = 1$; si A y B nunca aparecen juntas, entonces $S_{A,B} = 0$.

b) El *índice de coincidencia* $S_{A,B}$ de Dice, (61) que es equivalente a la relación entre el duplo del número de muestras en que ambas especies coinciden y la suma del número total de muestras que contienen la especie A, más el número total de muestras que contienen la especie B:

$$S_{A,B} = \frac{2a}{2a+b+c}$$

Al igual que en el caso anterior, $S_{AB} = 1$ si la asociación es completa e igual a 0 si no existe asociación. Ninguno de estos índices tiene en cuenta las ausencias conjuntas, lo cual también puede ser una indicación de asociación.

c) El *coeficiente de correlación puntual* tiene en cuenta las ausencias conjuntas; su fórmula es:

$$\phi_{A,B} = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)}}$$

Varía entre 1 y -1; si $b = 0$ y $c = 0$, las especies están asociadas positivamente y $\phi_{A,B} = 1$; si $a = 0$ y $d = 0$, las especies muestran asociación negativa y $\phi_{A,B} = -1$.

Otro índice muy utilizado y relacionado con éste es $\chi^2_{A,B}$, cuya fórmula es:

$$\chi^2_{A,B} = \frac{M(ad - bc)^2}{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)}, \text{ es decir } \phi_{A,B} = \sqrt{\frac{\chi^2_{A,B}}{M}}$$

Entre los índices que utilizan datos cuantitativos procede mencionar:

a) El *coeficiente de Ellenberg* $S_{A,B}$ que se define por:

$$S_{A,B} = \frac{\sum_T (x_{Aj} + x_{Bj})}{\sum_T (x_{Aj} + x_{Bj}) + 2(\sum_U x_{Aj} + \sum_V x_{Bj})}$$

donde T es el subconjunto de muestras en que las especies A y B coinciden, U es el subconjunto en que la especie A aparece sola, V es el subconjunto en que la especie B aparece sola, y x_{Aj} y x_{Bj} son las cantidades de la especie A y de la especie B en la muestra j, respectivamente. Si las especies A y B aparecen siempre juntas $S_{A,B} = 1$ y si las especies A y B aparecen siempre separadas $S_{A,B} = 0$.

b) El *coeficiente de correlación r*:

$$r = \frac{\sum_{j=1}^M (x_{Aj} - \bar{x}_A) \cdot (x_{Bj} - \bar{x}_B)}{\sqrt{\sum_{j=1}^M (x_{Aj} - \bar{x}_A)^2 \cdot \sum_{j=1}^M (x_{Bj} - \bar{x}_B)^2}}$$

donde \bar{x}_A y \bar{x}_B son los valores promedios de cada especie (A y B) en el conjunto de M muestras. Si se reemplazan las cantidades o valores de abundancia de las especies por 1 ó 0 según que estén presentes o ausentes, se obtiene el coeficiente de correlación puntual. El coeficiente de correlación supone relaciones lineales entre las especies.

2.2 Coeficientes de Similitud y de Disimilitud entre Muestras

Para datos cualitativos (presencia/ausencia), los coeficientes más comúnmente empleados son:

a) El *coeficiente de comunidad de Jaccard*, que tiene en cuenta la relación entre el número de especies comunes y el total de las especies encontradas en las dos muestras que se comparan:

$$CC_{1,2} = \frac{a}{a+b+c}$$

b) El *coeficiente de comunidad de Sørensen*, que relaciona el duplo del número de especies comunes con la suma del número de especies de las dos muestras:

$$CC_{1,2} = \frac{2a}{2a+b+c}$$

En ambos coeficientes de comunidad $CC_{1,2} = 1$, si todas las especies son comunes, es decir si las muestras son idénticas, y $CC_{1,2} = 0$, si no existen especies comunes, es decir si ambas muestras son completamente distintas.

c) El *índice de información*, utilizado en algunos sistemas de clasificación, mide la ganancia de información obtenida al unir dos muestras y se basa en la teoría de la información. Por definición, la información contenida en una muestra es cero. Si se unen dos muestras idénticas, o sea con todas sus especies comunes, la ganancia de información es cero. En caso contrario, el subconjunto formado contiene información dada por las especies no comunes. Cuando se unen dos subconjuntos de muestras (j y k), la información contenida luego de la fusión en el subconjunto ($l = j + k$) es mayor que la simple suma de la información contenida en cada uno de los subconjuntos: $I_l = I_j + I_k + \Delta I$.

Para la fusión de dos muestras, la fórmula es:

$$I_{(1+2)} = 2(b+c) \ln 2 = \Delta I$$

y para la fusión de los subconjuntos j y k es:

$$I_{j+k} = MN \ln M - \sum_{i=1}^N a_i \ln a_i + (M - a_i) \ln (M - a_i)$$

donde a_i es el número de muestras en que aparece el atributo i; N es el número total de atributos y M es el número total de muestras del subconjunto (j+k). La segunda ecuación se reduce a la primera ecuación cuando se fusionan dos muestras.

Este índice proviene del concepto de entropía y puede ser considerado una medida del desorden o de la heterogeneidad dentro del conjunto

de muestras. Cuando se emplean datos cuantitativos, los índices de uso más frecuente son:

a) El porcentaje de similitud de Caekanoski es:

$$PS_{1,2} = \frac{2 \sum_{i=1}^N \min(x_{i1}, x_{i2})}{\sum_{i=1}^N (x_{i1} + x_{i2})}$$

donde x_{i1} y x_{i2} son las cantidades de cada especie en las muestras 1 y 2, respectivamente, $\min(x_{i1}, x_{i2})$ corresponde al valor mínimo de las cantidades de cada especie que es común a ambas muestras y las sumas del cociente comprenden todas las i de 1 a N . Si x_{i1} y x_{i2} se expresan como proporciones del total para cada muestra (es decir, si los datos están estandarizados por el total de la muestra), el porcentaje de similitud se simplifica a:

$$PS'_{1,2} = \sum_{i=1}^N \min(y_{i1}, y_{i2})$$

donde, $y_{i1} = x_{i1} / (\sum_{i=1}^N x_{i1})$ y $y_{i2} = x_{i2} / (\sum_{i=1}^N x_{i2})$

b) Los coeficientes de disimilitud, que se emplean en algunos de los modelos de clasificación y ordenación de datos, se basan en las diferencias entre las muestras en vez de las similitudes. Las diferencias, o medidas de disimilitud, complementan las medidas de similitud. Así, el valor complementario del coeficiente de comunidad de Sørensen es el coeficiente de distancia CD:

$$CD_{1,2} = 1 - CC_{1,2} = \frac{b + c}{2a + b + c}$$

y el valor complementario del porcentaje de similitud es el porcentaje de diferencia PD:

$$PD_{1,2} = 1 - PC_{1,2} = \frac{\sum_{i=1}^N |x_{i1} - x_{i2}|}{\sum_{i=1}^N (x_{i1} + x_{i2})}$$

En ambos casos, el coeficiente o medida de distancia es igual a 0 cuando ambas muestras son idénticas y es igual a 1 si las muestras no tienen especies en común. Si estos valores se expresan en porcentajes, entonces varían de 0 a 100%.

c) La *distancia euclidiana*, a diferencia de las medidas de distancia consideradas en el párrafo anterior, es una métrica, es decir cumple todos los axiomas de un espacio métrico, que son:

1. Si las muestras 1 y 2 son idénticas, entonces $d_{1,2} = 0$, donde $d_{1,2}$ es la distancia entre las muestras.
2. Si las muestras 1 y 2 son distintas, entonces $d_{1,2} > 0$, es decir las distancias no pueden ser negativas.

3. $d_{1,2} = d_{2,1}$; es decir el orden en el cual se comparan las muestras no afecta los resultados (existe simetría).
4. $d_{1,2} \leq d_{1,3} + d_{2,3}$; es decir la distancia entre dos muestras no puede ser mayor que la suma de sus distancias con una tercera muestra. Este es el axioma de la desigualdad triangular. CD y PD no satisfacen el cuarto axioma y por ello se llaman semimétricas. La distancia euclidiana define la distancia entre dos muestras como la simple suma de las diferencias cuadradas de sus componentes.

$$d_{1,2} = DE_{1,2} = \sum_{i=1}^N (x_{i1} - x_{i2})^2$$

Cuando los datos son cualitativos, la distancia euclidiana se reduce a:

$$DE_{1,2} = b + c$$

La distancia euclidiana no tiene un valor máximo fijo. Si los valores de dos o más distancias euclidianas son muy grandes no son comparables entre sí. Puesto que la DE depende de la magnitud de las diferencias en la abundancia de las especies entre las dos muestras, puede ocurrir que la DE entre dos muestras que no tienen especies en común y las presentes son poco abundantes, sea menor que aquella entre dos muestras con especies abundantes en común; es decir muestras muy disímiles pueden aparecer más parecidas entre sí que las que tienen especies en común. Este efecto se puede apreciar en la figura 20, en la que se representan cuatro muestras (2, 3, 4, 5 de la Tabla VIII) en un espacio composicional formado por dos ejes correspondientes a cada una de dos especies (B y C de la Tabla VIII). Las muestras 4 y 5 son pobres y no tienen las especies A y B en común, en tanto que las muestras 3 y 2 tienen ambas especies, A y B, en común. Para evitar estos efectos (necesidad de commensurabilidad, influencia de la masa vegetal total) se suele emplear una distancia euclidiana corregida. La corrección consiste en proyectar las muestras al perímetro de una circunferencia de radio = 1, con centro en el origen de coordenadas (Fig. 20). La ecuación de la distancia corregida es:

$$DE'_{1,2} = 2 \left\{ 1 - \frac{\sum_{i=1}^N y_{i1} \cdot y_{i2}}{\sqrt{\sum_{i=1}^N y_{i1}^2 \cdot \sum_{i=1}^N y_{i2}^2}} \right\}^{1/2}$$

donde $y_{ij} = 1 / \sqrt{\sum_{i=1}^N x_{ij}^2}$ para $j = 1, 2$.

La distancia euclidiana corregida no requiere la presencia de las mismas especies en ambas muestras en igual cantidad para ser igual a cero; basta que las especies estén en la misma proporción aunque las cantidades absolutas difieran.

Puesto que las funciones de semejanza se emplearán en el análisis estadístico de las matrices, es indispensable que ellas sean matemáticamente correctas y significativas; a menudo ello implica que no sean ecológicamente significativas. Esto ocurre con las medidas DE, PD y CD. La primera satisface todos los axiomas, pero supone relaciones lineales entre los atributos y entre éstos y el ambiente, lo que carece de sentido ecológico. Las otras medidas, CD y PD, no son matemática-

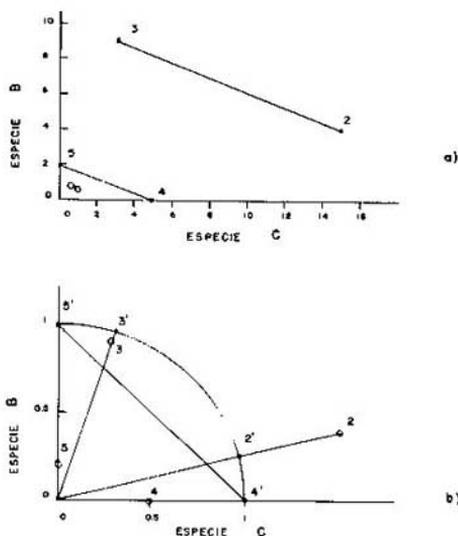


Fig. 20. Representación geométrica de la relación entre datos transformados y sin transformar en el cálculo de la distancia euclidiana. Los datos sin transformar se tomaron de la matriz de la Tabla VIII. a) Datos sin transformar y b) datos transformados. Explicación en el texto.

mente adecuadas; sin embargo permiten obtener resultados significativos e interpretables desde el punto de vista ecológico, como lo han demostrado Gauch y Scruggs, (50) Kessel y Whittaker, (81) Gauch y Whittaker, (51) Gauch y colaboradores. (52) Otros autores promueven la utilización de medidas métricas. (2, 12, 121)

Algunas funciones de semejanza incluyen transformaciones implícitas, de modo que la estructura de los datos se modifica en la matriz secundaria. Por ejemplo, el coeficiente de correlación entraña una estandarización; las medidas de similitud entre muestras (CC, PS) involucran una estandarización por el total de las dos muestras que se comparan. Este total difiere para cada par de muestras, introduciéndose una complicación, ya que la estandarización puede variar y esto puede ocasionar diversas alteraciones en la escala de medidas.

En las transformaciones, al igual que en algunas funciones de semejanza, influye no sólo el par de muestras que se comparan, sino también el resto de muestras del conjunto. Así, dos especies que se correlacionan negativamente en un subconjunto de muestras, pueden exhibir correlación positiva en un subconjunto más diverso de muestras y correlación nula en un subconjunto intermedio de ellas. En consecuencia, es necesario conocer las propiedades estadísticas de las transformaciones y funciones que se emplean para poder aplicarlas correctamente y para poder interpretar los resultados obtenidos. En los capítulos siguientes se presentan ejemplos de matrices secundarias para varias funciones de semejanza.

