

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/44553298>

Metodología para el estudio de la vegetación / por Silvia D. Matteucci y Aída Colma

Book · January 1982

Source: OAI

CITATIONS

32

READS

52,862

2 authors, including:



[Silvia Diana Matteucci](#)

National Scientific and Technical Research Council

172 PUBLICATIONS 1,453 CITATIONS

SEE PROFILE

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Land use change consequences on the socio-ecological system in the Chaco region. [View project](#)



Proyecto CHE Pampa [View project](#)

serie de biología

monografía no. 22

METODOLOGIA PARA EL ESTUDIO DE LA VEGETACION

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



METODOLOGÍA PARA EL ESTUDIO DE LA VEGETACIÓN

SILVIA DIANA MATTEUCCI

Investigadora Independiente del CONICET, Argentina.

Grupo de Ecología del Paisaje (GEPAMA). Universidad de Buenos Aires (UBA)

AÍDA COLMA

Profesor Titular de la Universidad Nacional Experimental "Francisco de Miranda", Venezuela.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
CAPITULO 1.	
EL COMPORTAMIENTO DE LAS POBLACIONES EN LAS COMUNIDADES	
Patrón Espacial de una Especie.....	7
Homogeneidad	11
Área Mínima de la Comunidad	12
Distribución de la Abundancia de las Especies	15
Respuestas de las Especies a los Factores Ambientales	17
CAPITULO 2.	
MUESTREO	20
Selección y Delimitación de la Zona de Estudio	21
Método para Situar la Muestra y las Unidades Muestrales	21
Tamaño de la Muestra	25
Tamaño de las Unidades Muestrales	26
Forma de las Unidades Muestrales	27
CAPITULO 3.	
ATRIBUTOS y VARIABLES	
Atributos	32
Variables	37
1. Frecuencia	38
2. Densidad	41
3. Cobertura	44
4. Área Basal	46
5. Biomasa	47

6. Vigor o Comportamiento	50
Relaciones entre Variables	50
Valores Relativos, Valores de Importancia, Dominancia	50
Variables Sintéticas	52

CAPITULO 4.

DESCRIPCIÓN y COMPARACIONES DE COMUNIDADES

Descripciones Fisonómico - Estructurales	55
Comparaciones Numéricas	60
1. Transformación	61
2. Funciones de Semejanza	66
2.1 Índices de Asociación entre Especies	68
2.2. Coeficientes de Similitud y de Disimilitud entre Muestras	70

CAPITULO 5.

EL ANÁLISIS DE LOS DATOS

Clasificación y Ordenación	76
----------------------------------	----

CAPITULO 6.

CLASIFICACIÓN

Sistemas Informales de Clasificación Fisonómico-Estructural	79
1. Sistemas de Clasificación de la Vegetación Mundial	80
2. Sistemas de Clasificación de la Vegetación Regional o Local	86
Sistemas Informales de Clasificación Florística	90
1. Tipos de Dominancia	91
2. El Sistema de Braun-Blanquet	94
Sistemas Formales de Clasificación	101
1. Métodos Aglomerativos	101
2. Métodos Divisivos	112
Conclusiones	115

CAPITULO 7.

ORDENACIÓN

Análisis Basados en la Matriz Primaria	117
Métodos Basados en la Matriz de Semejanza	120
Métodos Basados sobre el Cálculo de Raíces Latentes y sus Vectores característicos	127
Conclusiones	136

CAPITULO 8.

¿POR QUE ESTUDIAR LA VEGETACIÓN?	138
--	-----

BIBLIOGRAFÍA	142
--------------------	-----

ÍNDICE TEMÁTICO	154
-----------------------	-----

LISTA DE TABLAS

I	Datos para la estimación del área mínima	12
II	Ejemplos de modelos de muestreo	24
III	Sistema de clasificación de las plantas de Küchler	35
IV	Sistema de clasificación de las plantas de Whittaker	36
V	Sistema de clasificación de las plantas de Shreve	36
VI	Escala de coberturas de Braun-Blanquet modificada, de Fosberg y de Küchler	44
VII	Categoría y símbolos empleados en los Danserogramas	58
VIII	Matrices primarias de datos transformados	64
IX	Sistema de clasificación fisonómica de la vegetación	91
X	Grupo comodal de especies dominantes	93
XI	Escala de cobertura-abundancia de Braun-Blanquet	96
XII	Tabla bruta especies/censos	97
XIII	Tabla diferenciada	98
XIV	Tabla sintética	100
XV	Matriz primaria de datos empleada para el análisis de asociación	113
XVI	Tabla ordenada de dominantes principales	119
XVII	Ordenación de la matriz secundaria	121
XVIII	Ordenación de muestras y de especies por el método de los promedios recíprocos	134

LISTA DE FIGURAS

1.	Efecto del patrón espacial sobre la varianza relativa	8
2.	Gráfico especies/área	13
3.	Modelo de muestreo para la evaluación del área mínima	13
4.	Ley de las Frecuencias de Raunkier	15
5.	Gráfico de frecuencias de la abundancia de las especies	16

6.	Gráficos de respuesta de una población específica a gradientes de factores ambientales	18
7.	Gráfico de la media de la variable considerada en función del número de unidades muestrales	26
8.	Modelo de patrón regular de los árboles en un bosque	29
9.	Modelos para la medición de distancias	30
10.	Efecto del tamaño de los individuos sobre la frecuencia	38
11.	Efecto del patrón sobre la frecuencia	39
12.	Efecto del tamaño de la unidad muestral sobre la frecuencia	40
13.	Diferencia entre área basal y cobertura	46
14.	Espectros biológicos y de cobertura	56
15.	Diagramas de perfil	57
16.	Danserogramas	58
17.	Diagramas estructurales	59
18.	Diagrama fisonómico	60
19.	Efecto de la transformación de datos sobre las relaciones espaciales entre las muestras	65
20.	Representación geométrica de la relación entre datos transformados y sin transformar en el cálculo de la distancia euclidiana	73
21.	Modelos geométricos de la vegetación en un espacio composicional	75
22.	Modelos de comportamiento de la vegetación en un gradiente ambiental	77
23.	Diagrama bioclimático de Dansereau	83
24.	Construcción del diagrama de zonas de vida de Holdridge	85
25.	Tablas fisonómicas	90
26.	Dendrograma de la aglomeración por unión promedio	106
27.	Dendrogramas del análisis de información	109
28.	Dendrogramas del método de la suma de cuadrados de Orloci	112
29.	Dendrograma del método de análisis de asociación	115
30.	Procedimiento gráfico para proyectar las muestras sobre un eje polar ...	123
31.	Resultado de la ordenación polar en un plano	125
32.	Representación vectorial de las muestras en un espacio composicional .	128
33.	Rotación de ejes en el análisis de componentes principales	130

ANEXOS (Impresión Especial.)

Tabla XVII. Ordenación de la Matriz Secundaria	157
---	-----

Figura 25. Tablas Fisonómicas	159
--	-----

INTRODUCCIÓN

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.

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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 de 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 plantee 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,

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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 explica 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

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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, entendiendo 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.

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

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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 objetivar 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 organísmica 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,⁽⁶⁹⁾ 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

Metodología para el Estudio de la Vegetación

"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.

1

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.

PATRÓN 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.

Metodología para el Estudio de la Vegetación

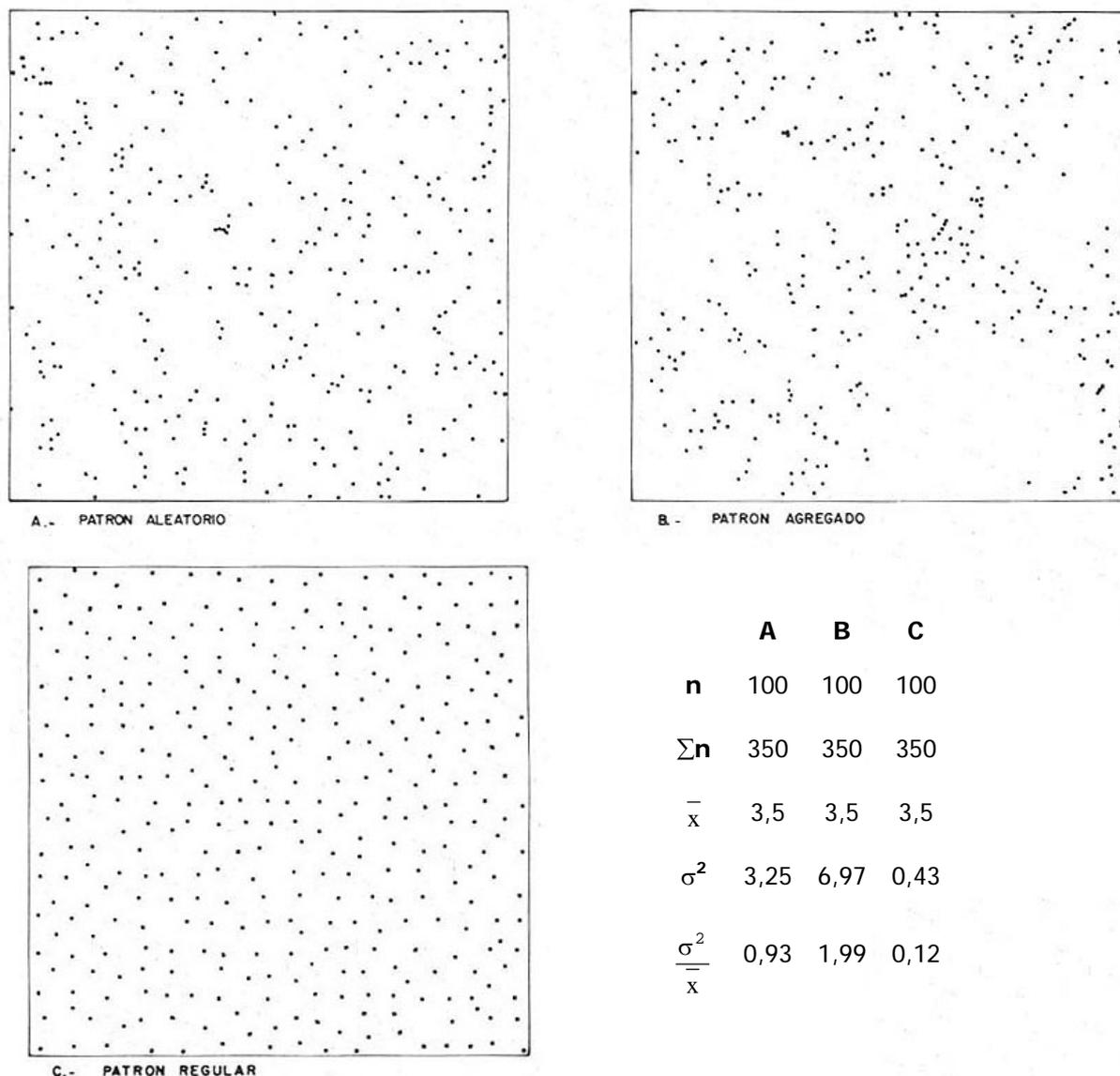


Fig. 1. Efecto del patrón espacial sobre la varianza relativa. El patrón aleatorio se obtuvo colocando los puntos en un sistema de coordenadas, de modo que la ubicación de cada uno de ellos está determinada por pares de valores extraídos de una tabla de números aleatorios. El patrón agregado se obtuvo 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 ($\Sigma x = 350$). Se calcula el número promedio de individuos por cuadrado; el número de cuadrados es $n = 100$.

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 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

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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 centripeta, 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 intraespecífica, el patrón tiende 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

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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 2x2; 2x4; 2x8, 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 gráfica 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.

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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 transectas 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 Curtís 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 Curtís 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

Metodología para el Estudio de la Vegetación

homogeneidad no es visible, ni siquiera por un investigador experimentado, sin comprobación estadística; a otras escalas, la homogeneidad es factible de ser evaluada subjetivamente.

ÁREA MÍNIMA 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 (datos provenientes de un matorral ralo siempreverde espinoso de la zona semiárida del Estado Falcón, Venezuela.)

Especies	Número Acumulativo de Especies	Unidad Muestral	
		Número	Tamaño (m ²)
<i>Opuntia wentiana</i>			
<i>Lippia orinagooides</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>Phicellobium dulce</i>	19	6	128
	19	7	256

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.

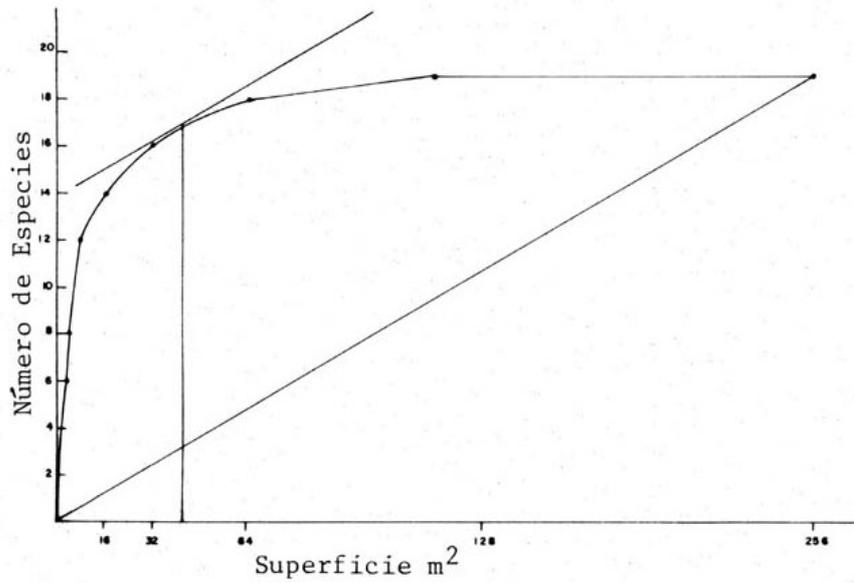


Fig. 2. Gráfico especies - área. Datos en la **Tabla I**; área mínima = 42,4 m². Explicación en el texto.

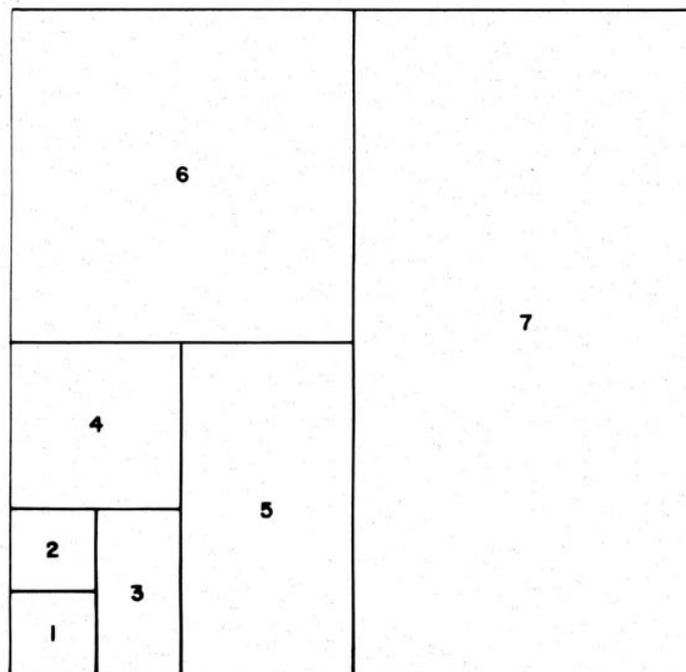


Fig. 3. Modelo de muestreo para la evaluación del área mínima. Explicación en el texto.

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 teniendo 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.

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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 idear 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. Solo 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.

DISTRIBUCIÓN 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 $A > B > C = D < E$, 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.

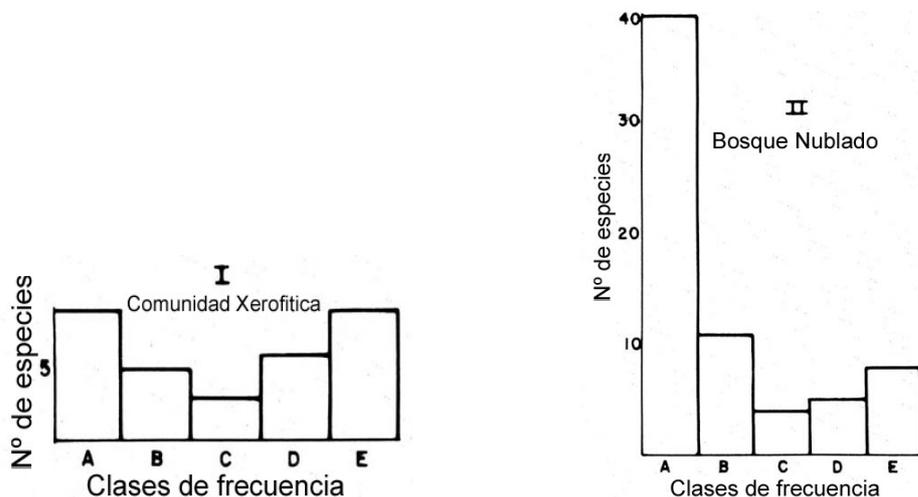


Fig. 4. Ley de las Frecuencias de Raunkiaer. Gráfico del número de especies en cada intervalo de las frecuencias expresado en porcentaje del total. Datos correspondientes a dos comunidades del Estado Falcón, Venezuela. Se consideraron sólo las especies vasculares superiores.

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.

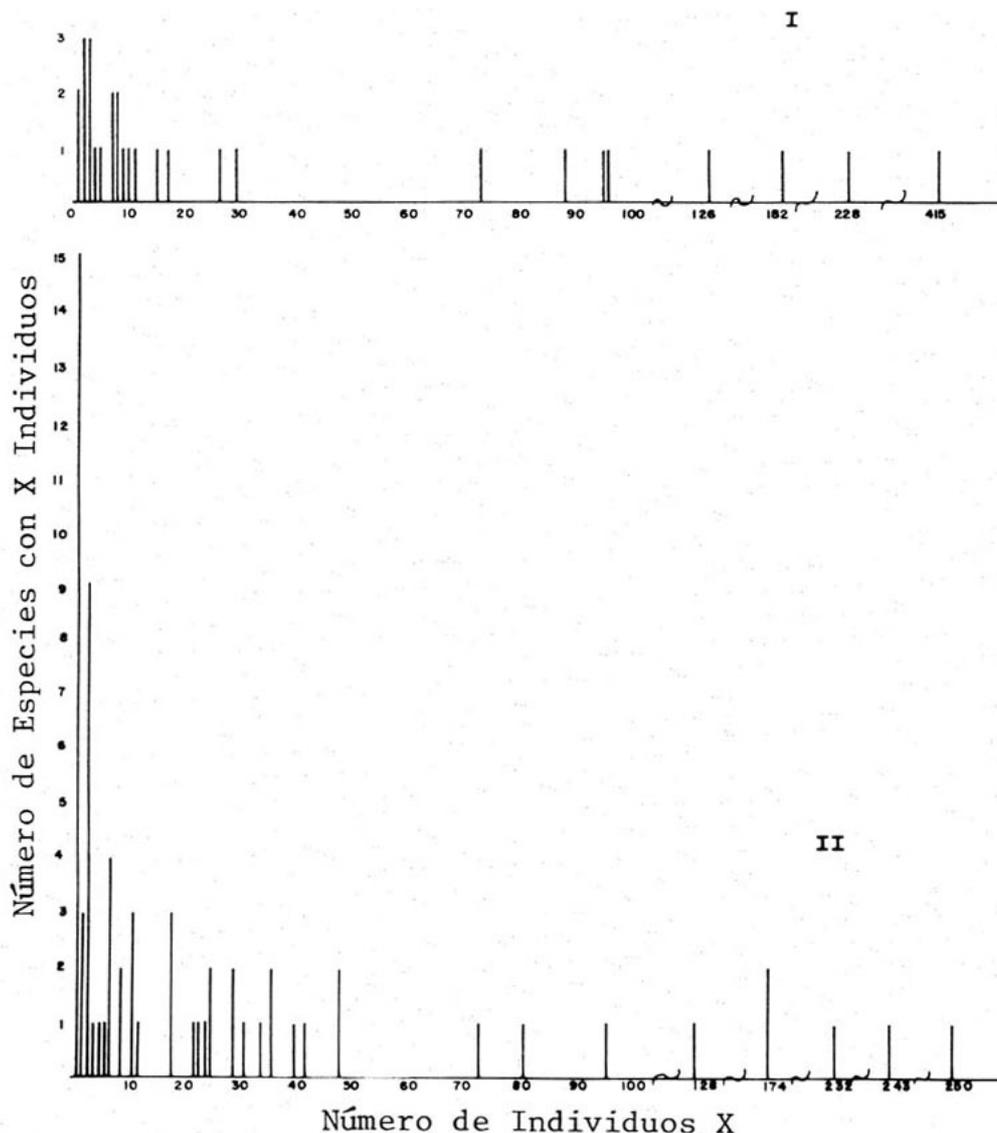


Fig. 5. Gráfico de frecuencias de la abundancia de las especies. Número de especies con x individuos en las dos comunidades de la **figura 4**. Comunidad I: 29 especies y 1466 individuos; comunidad II; 68 especies y 1979 individuos.

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.

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**).

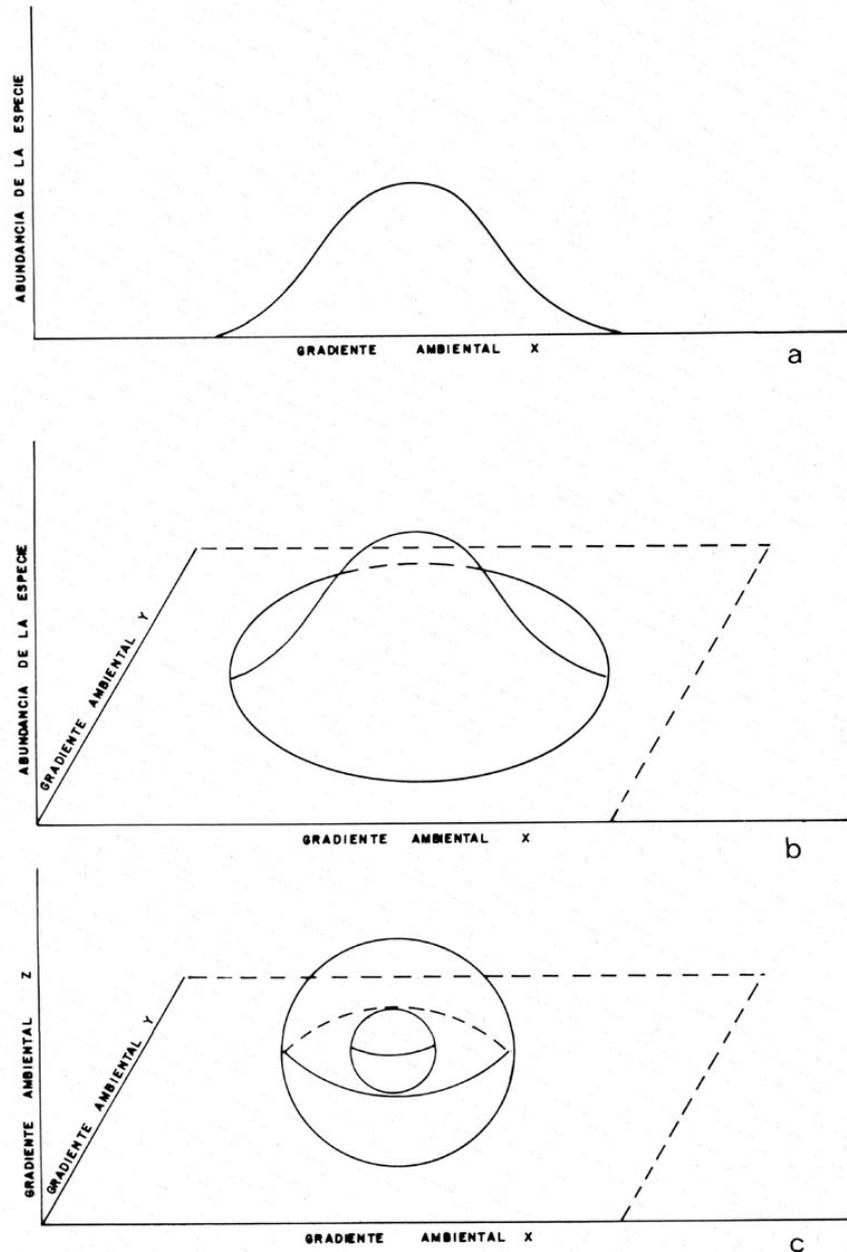


Fig. 6. Gráficos de respuesta de una población específica a gradientes de factores ambientales. 6a: Curva de respuesta a un factor ambiental; 6b: Superficie de respuesta en un plano (dos gradientes); 6c: Esfera de respuesta en un espacio tridimensional (tres gradientes).

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,⁽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

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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.

2

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:

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

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

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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.

SELECCIÓN Y DELIMITACIÓN 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.

MÉTODO 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 torna 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⁾

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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.

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

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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.

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

Metodología para el Estudio de la Vegetación

porque comprende dos etapas y requiere dos salidas de campo. Primero, se analizan los datos obtenidos de las unidades muestrales del esqueleto 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 reparado. Si el tamaño de los bloques es de escala distinta a la de la variabilidad dentro de la zona, no se perderá 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.

Tabla II. Ejemplos de Modelos de Muestreo

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

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 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 gráfica 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.

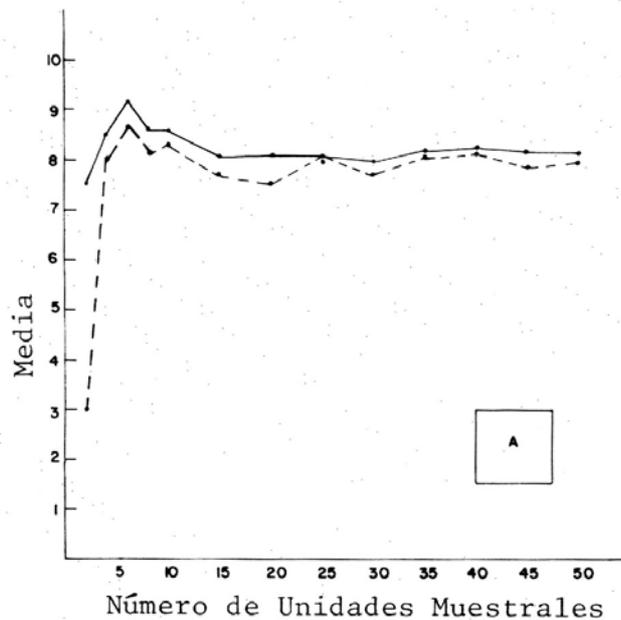


Fig. 7. Gráfico de la media de la variable considerada en función del número de unidades muestrales. Estimaciones hechas para las poblaciones aleatoria (línea llena) y agregada (línea punteada) de la **figura 1**. A = tamaño de la unidad muestral.

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.

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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.

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 puede 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

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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 aleatoria 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.

Metodología para el Estudio de la Vegetación

A 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**.

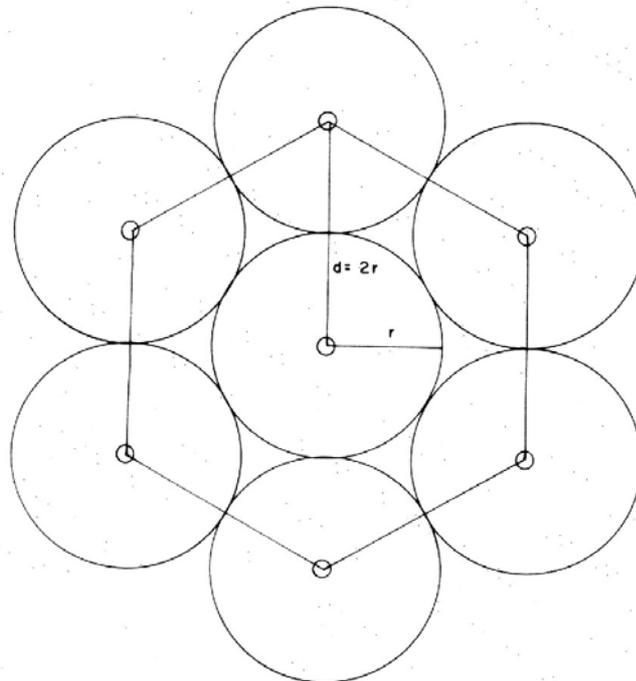


Fig. 8. Modelo de patrón regular de los árboles en un bosque, r = radio de la circunferencia ocupada por el árbol; $d = 2r$ = distancia entre dos árboles vecinos. Explicación en el texto.

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 dicho árbol y su vecino más cercano. Se obtienen

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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.

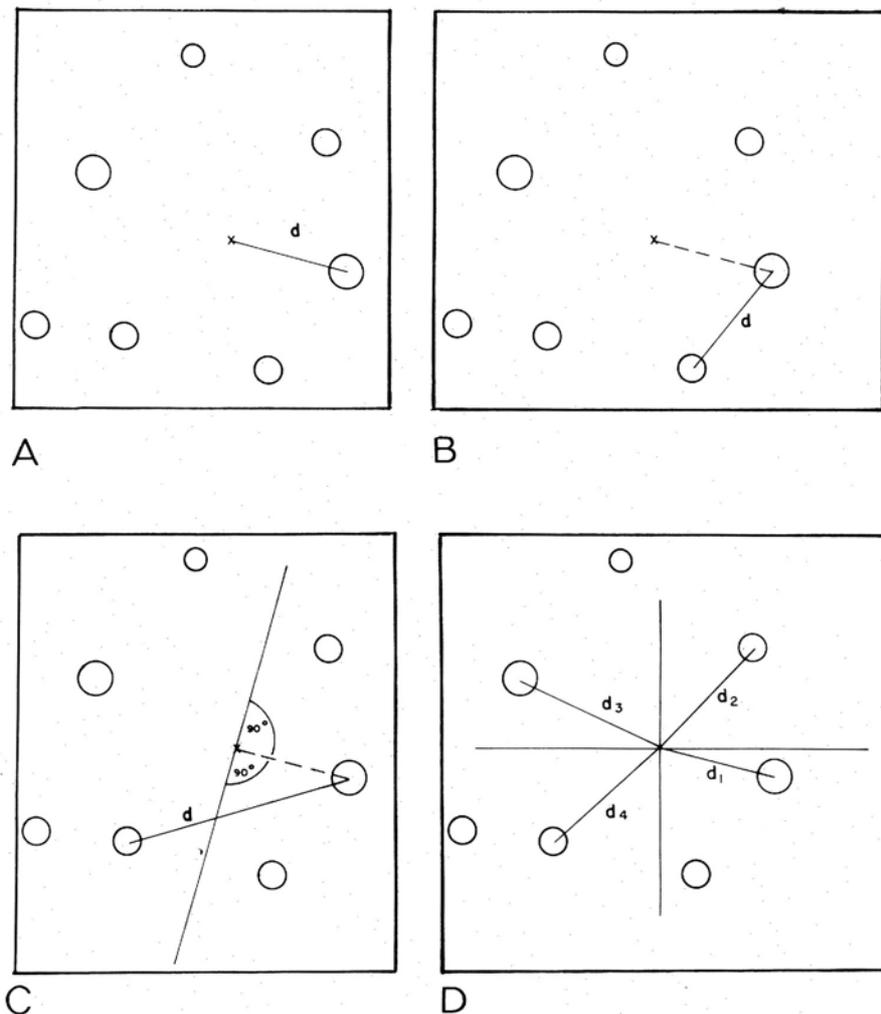


Fig. 9. Modelos para la medición de distancias. A. individuo más cercano; B. vecino más cercano; C. pares al azar con ángulo de exclusión de 180° ; D. cuadrantes centrados (x: punto ubicado al azar; d: \bigcirc distancia; árbol).

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

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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.

3

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

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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⁽¹³⁰⁾ 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) *hemcriptófitos* 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 fanerofitos se dividen, por su altura, en *megafanerófitos* (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 *hemiparásitas*, y un subgrupo de *plantas de tallos suculentos sin hojas*. Dentro de los caméfitos se reconocen cuatro subgrupos; los *sufrútices*, en los cuales al final del período de crecimiento las partes superiores del vastago 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 hemcriptófitos existen tres subgrupos: los *protohemcriptófitos*, con las hojas de mayor tamaño hacia la parte central del tallo y decreciendo hacia

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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 Küchler,⁽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 Küchler⁽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 efarmónicos, es decir a aquellos cuya naturaleza se relaciona con adaptaciones al ambiente, tales como periodicidad del follaje, tolerancia a la sombra, resistencia al fuego, xeromorfia, halomorfia, mecanismos de dispersión, etc. En un estudio de comunidades de bosque pluvial, Webb y sus colaboradores

Metodología para el Estudio de la Vegetación

⁽¹⁶⁰⁾ utilizan 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 graminoide, 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 fisonómicas 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.

Tabla III. Sistema de Clasificación de las Plantas de Küchler.

Plantas Leñosas

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

Formas de Vida Especiales

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

Clases de Altura

> 35 m.....8
 20 - 35 m.....7
 10 - 20 m.....6
 5 - 10 m.....5

Herbáceas

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

Categorías Foliares

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

2 - 5 m.....4
 0,5 - 2 m.....3
 0,1 - 0,5 m.....2
 < 0,1 m.....1

Tabla IV. Sistema de Clasificación de las Plantas de Whittaker.

Árboles (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
- semi-arbustos = 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.

Árboles:

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

Árbustos:

- 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

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.

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

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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 cartográfica 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 el 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**).

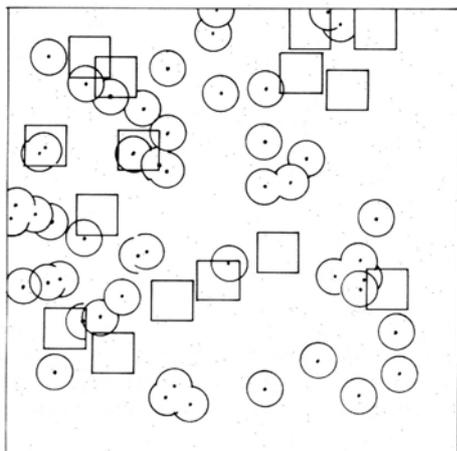


Fig. 10. Efecto del tamaño de los individuos sobre la frecuencia. Se estima la frecuencia para dos poblaciones con patrón aleatorio de 50 individuos cada una: población A de individuos grandes (○); población B de individuos pequeños (●) a partir de 15 unidades muestrales ubicadas al azar. $F_A = 80\%$;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

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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.

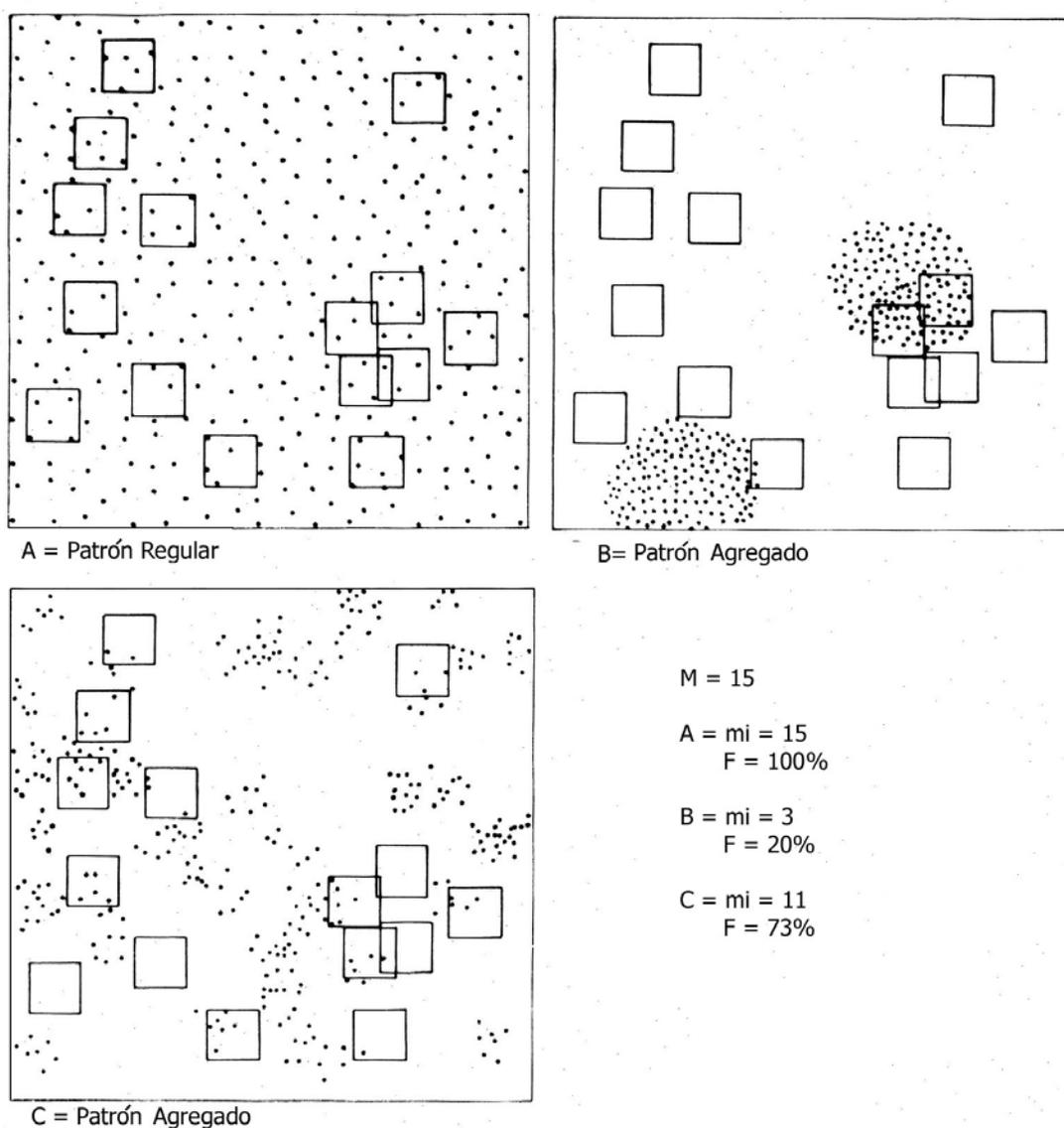


Fig. 11. Efecto del patrón sobre la frecuencia. Se estima la frecuencia para tres poblaciones de 350 individuos cada una: A = patrón regular; B = patrón agregado; C = patrón agregado; M = número de unidades muestrales; m_i = número de unidades muestrales en que la especie está presente; F = frecuencia.

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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 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**.

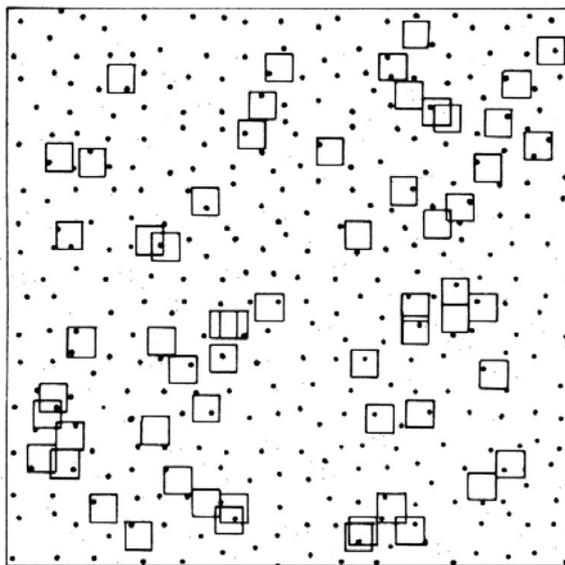


Fig. 12. Efecto del tamaño de la unidad muestral sobre la frecuencia. Se estima la frecuencia de la población A de la **figura 11** con 60 unidades muestrales aleatorias de tamaño menor. $M = 60$; $m_i = 49$; $F = 81,7\%$. Explicación en el texto.

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:

$$S^2 = 100 \cdot 0,39 \cdot 0,61 = 23,79$$

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

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

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

$$S^2 = 15 \cdot 0,4 \cdot 0,6 = 3,6$$

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

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

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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 adoptar 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 solo 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

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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:

$$\bar{D} = \left(\sum_1^M n_i \right) / A = \left[\sum_1^M (n_i / a) \right] / M$$

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

$$S = \sqrt{\left[\sum_1^m (D - \bar{D})^2 \right] / (M - 1)}$$

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: $\sqrt{M} = \frac{d}{n} \cdot 1,67$

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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 algunos 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 ces pitosas, 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 la 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 Küschler⁽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.

Tabla VI. Escalas de Coberturas de Braun - Blanquet. (modificadas), de Fosberg y de Küschler.

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

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 línea de longitud (L) y medir la longitud (li) interceptada por cada especie. La cobertura de la especie (xi) 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

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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 solo 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):

$$x_i = (m_i / M_T) \cdot 100 \quad \text{donde } M_T = \text{número total de puntos.}$$

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.

También puede estimarse la cobertura a partir de puntos ubicados sistemáticamente. Para ello puede utilizarse en vegetación herbácea baja 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⁾

Metodología para el Estudio de la Vegetación

En las estimaciones de cobertura con unidades muestrales puntuales ubicadas al azar, aquélla 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 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 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.

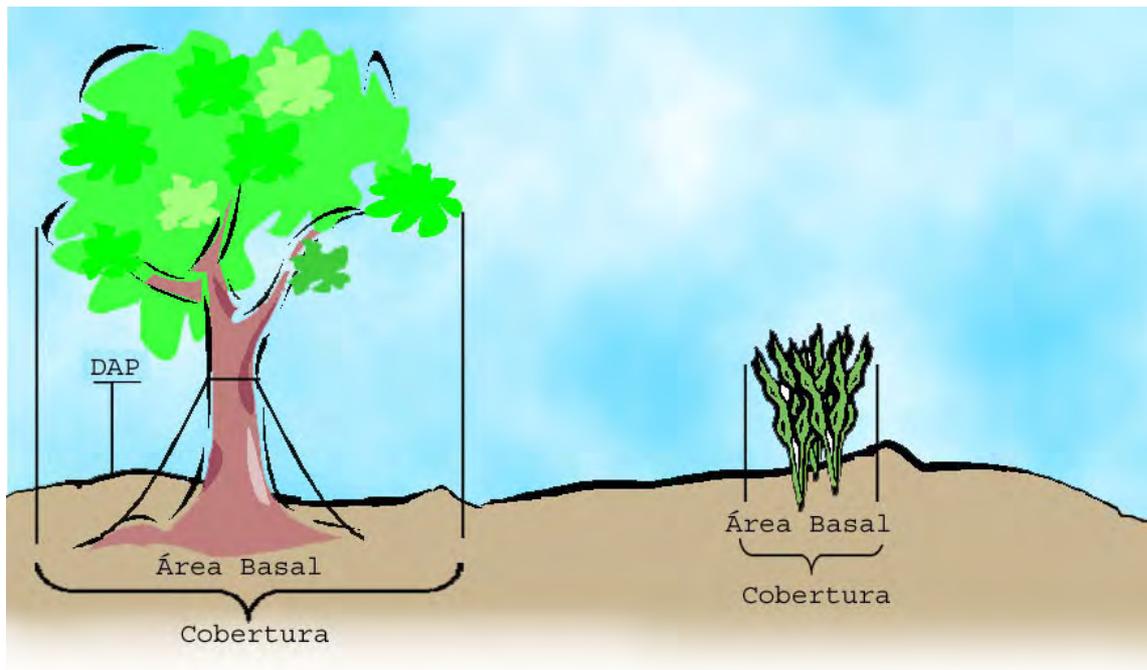


Fig. 13. Diferencia entre área basal y cobertura. DAP = diámetro a la altura del pecho. Explicación en el texto.

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 ubicadas al azar.

Metodología para el Estudio de la Vegetación

Los métodos de distancia de la Escuela de Wisconsin se han empleado para estimar el área basal de las especies y de la comunidad. Al registrar las especies arbóreas y medir las distancias, se mide también 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 $\left(B_i = \sum_{i=1}^{N_i} b_i \right)$; el área basal total de la comunidad, sumando las áreas basales medidas de todos los individuos de todas las especies $\left(B = \sum_{i=1}^N B_i \right)$; 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}):

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

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):

$$\begin{aligned} \bar{b} &= B / N \\ B / A &= D \cdot \bar{b} \end{aligned}$$

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⁾

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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 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 ($\sum T_i$).

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

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:

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

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

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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 \bar{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

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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 partición 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 conmensurables 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⁾

Metodología para el Estudio de la Vegetación

^{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

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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 Zurich-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;

Metodología para el Estudio de la Vegetación

	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:

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

4

DESCRIPCIÓN Y COMPARACIÓN 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.

DESCRIPCIONES FISONÓMICO-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 fiseoecológico 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)

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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.

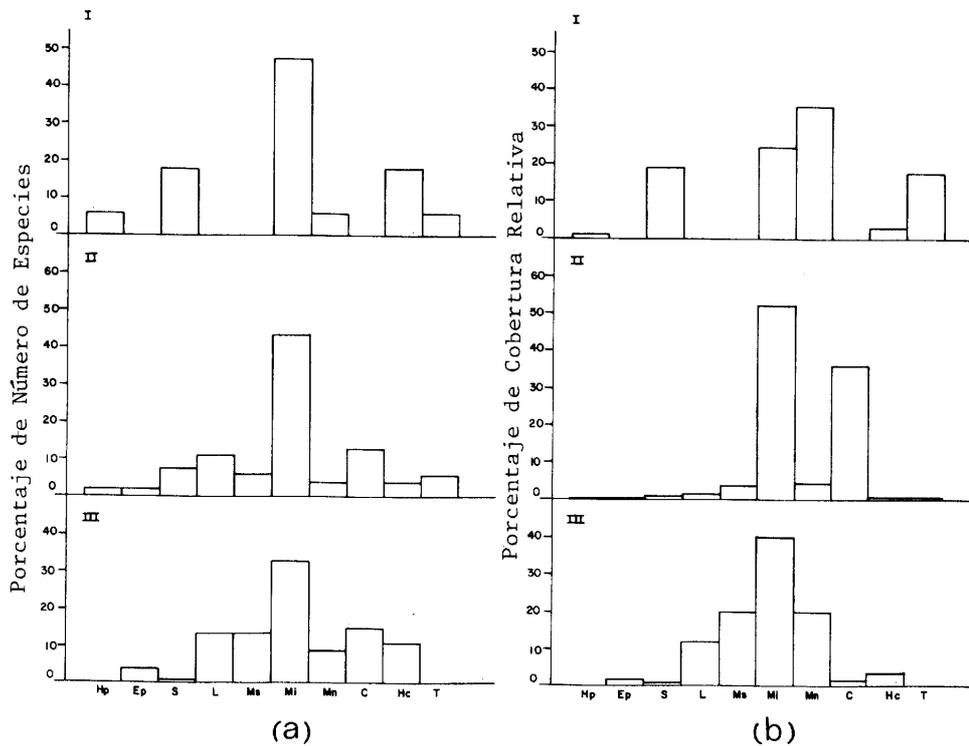


Fig. 14. Espectros biológicos y de cobertura. Comunidad I: Arbustal desértico siempreverde espinoso, con 17 especies de plantas superiores; comunidad II: bosque secundario formado sobre un pastizal abandonado, con dos estratos arbóreos, bajo denso deciduo inerme, con 52 especies de plantas superiores; comunidad III: bosque de tres estratos arbóreos, denso siempreverde inerme, con 177 especies de plantas superiores. a) Espectro biológico y b) espectro expresado en porcentaje de cobertura de cada forma de

Metodología para el Estudio de la Vegetación

vida. Hp = hemiparásitas; Ep = epífitas; S = suculentas; L = lianas; Ms = mesofanerófitos; Mi = microfanerófitos; Mn = nanofanerófitos; C = criptófitos; Hc = hemicriptófitos; T = terófitos.

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)

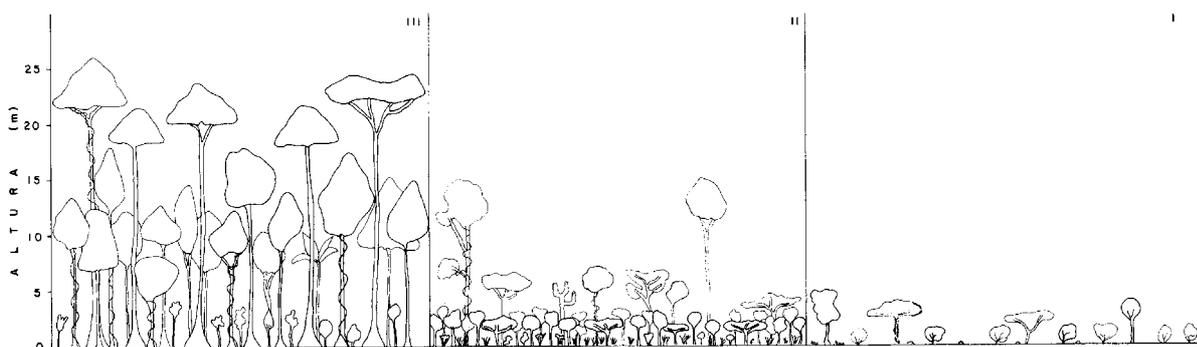


Fig. 15. Diagrama de perfil. Explicación en el texto.

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 (**danserograma**) de las comunidades de la **figura 14** y las fórmulas

correspondientes.

Tabla VII. Categoría y Símbolos Empleados en los Danserogramas

Formas de Vida		Forma y tamaño de la hoja	
árboles	T 	acicular	n 
arbustos	F 	graminoide	g 
hierbas	H 	pequeña	a 
briófitas	M 	latifoliada	h 
epífitas	E 	compuesta	v 
lianas	L 	taloide	q 
Función		Textura de la Hoja	
deciduo	d 	pelúcida	f 
semideciduo	s 	membranosa	z 
siempreverde	e 	esclerófila	x 
suculento áfilo	j 	suculenta o fungíca	k 
Tamaño:		Cobertura:	
alto	t	desnudo	b
medio	n	discontinuo	i
bajo	b	agrupado	p
		continuo	c

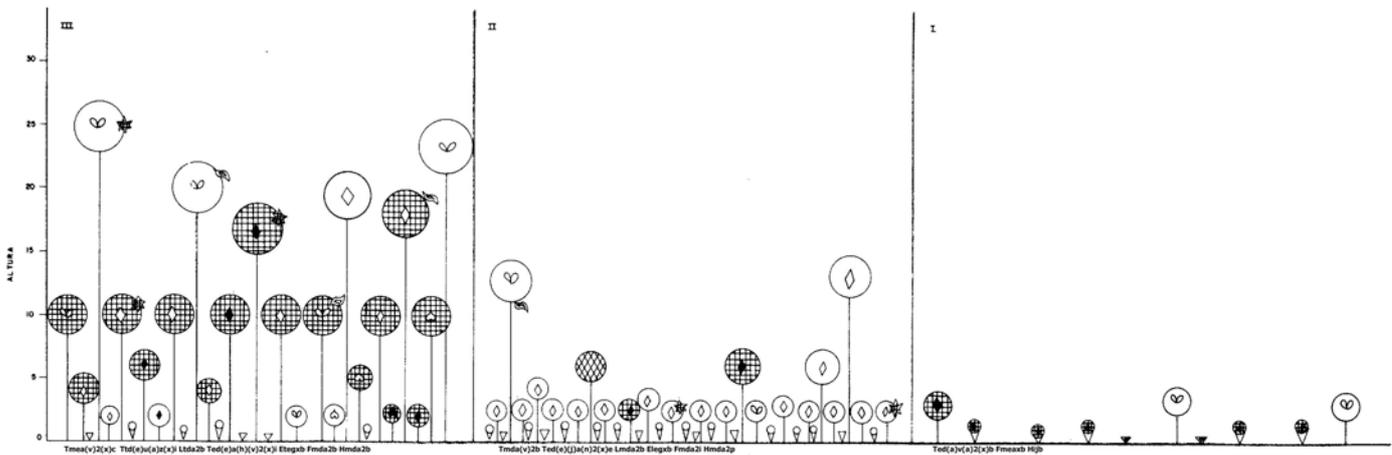


Fig. 16. Danserogramas. Explicación en el texto. Leyenda Símbolos en la Tabla VII

Metodología para el Estudio de la Vegetación

Otro sistema utilizado para describir las comunidades mediante fórmulas⁽¹⁰³⁾ es el de la clasificación de las plantas de Kùchler (**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**.

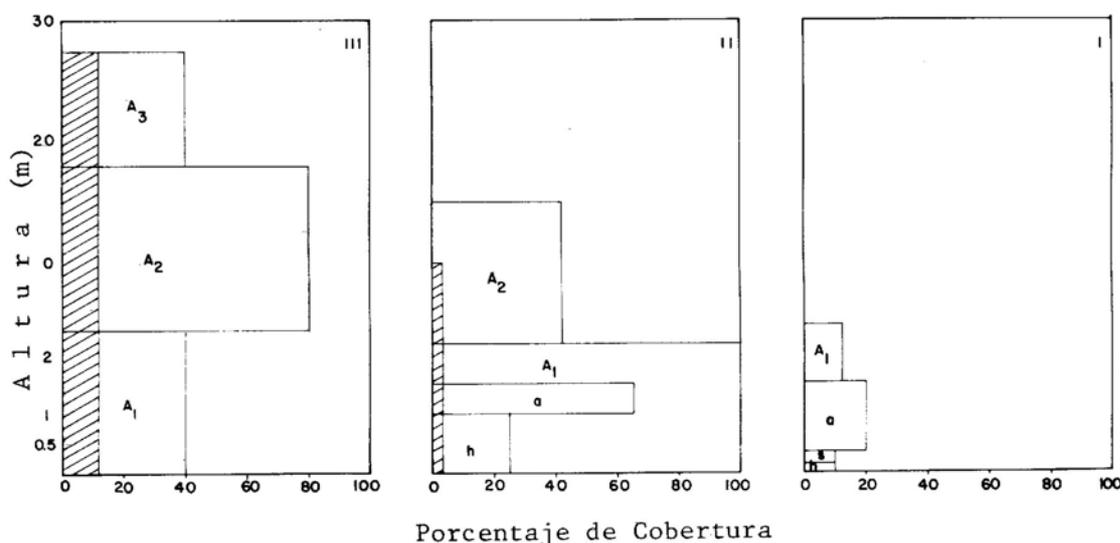


Fig. 17. Diagramas Estructurales. A1 = Estrato inferior de árboles; A2 = Estrato medio de árboles; A3 = Estrato superior de árboles; a = arbustos; s = suculentas; h = herbáceas; sombreado = lianas.

Otro tipo de representación es el gráfico de líneas, en el cual cada tipo biológico se representa mediante 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 formas 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 presenta de un color distinto, lo cual facilita la comparación visual de los gráficos⁽⁹⁷⁾ (**Fig. 18**). Ambos gráficos, diagramas estructurales de barras y de líneas pueden sustituir a los diagramas de perfil y realizarse con más facilidad y rapidez.

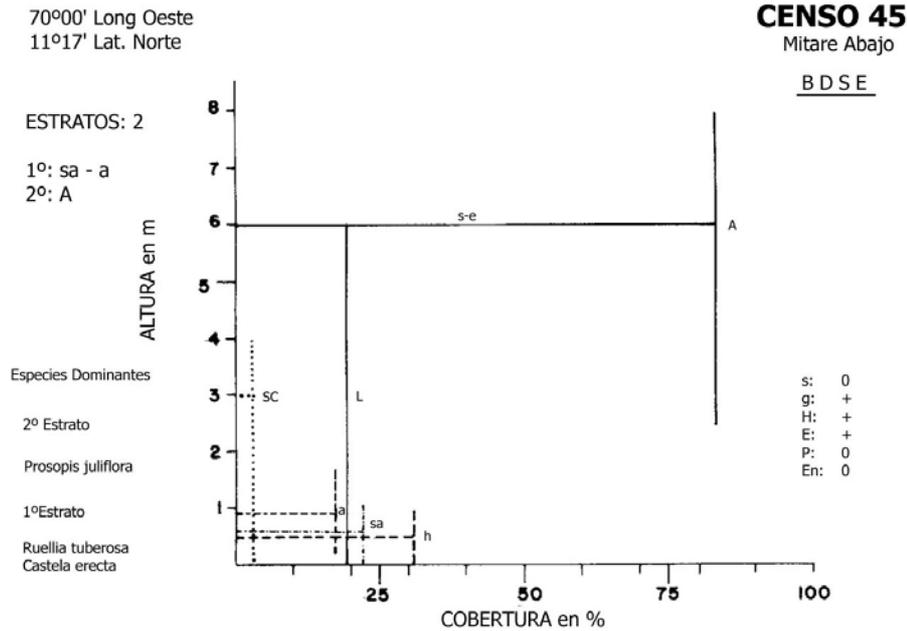


Fig.18. Diagrama fisonómico. BDSE = bosque denso siempreverde espinoso; se = siempreverde espinoso; SC = suculenta columnares; L = lianas; a = arbustos; sa = suculentas arbustivas; h = herbáceas; s = suculentas; g = graminoideas; H = hemiparásitas; E = epífitas; P = palmas; En = enredaderas.

COMPARACIONES NUMÉRICAS

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:

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

donde cada columna representa una muestra j y cada fila una especie i; cada valor x_{ij} corresponde a la

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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 $\left(\sqrt{\sum \mathbf{x}^2}\right)$ 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 $\bar{x}_i = \left(\sum_{j=1}^M x_{ij}\right) / M$ y M es el número total de muestras.

Por ejemplo, siendo la matriz primaria;

Metodología para el Estudio de la Vegetación

$$\mathbf{X} = \begin{matrix} X_A \\ X_B \\ X_C \\ X_D \end{matrix} = \begin{bmatrix} 18 & 14 & 12 & 18 & 10 \\ 3 & 4 & 9 & 0 & 2 \\ 1 & 15 & 3 & 5 & 0 \\ 0 & 1 & 16 & 0 & 0 \end{bmatrix} \quad (1)$$

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

$$\mathbf{Y}_1 = \begin{bmatrix} 3,6 & -0,4 & -2,4 & 3,6 & -4,4 \\ -0,6 & 0,4 & 5,4 & -3,6 & -1,6 \\ -3,8 & 10,2 & -1,8 & 0,2 & -4,8 \\ -3,4 & -2,4 & 12,6 & -3,4 & -3,4 \end{bmatrix}$$

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:

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

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).

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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:

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

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 suma 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 suma de los cuadrados de los valores de cada columna, o por la raíz cuadrada de la suma 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 columna 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**: Y_7, Y_8, Y_9).

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	$= \begin{bmatrix} 3,6 & -0,4 & -2,4 & 3,6 & -4,4 \\ -0,6 & 0,4 & 5,4 & -3,6 & -1,6 \\ -3,8 & 10,2 & -1,8 & 0,2 & -4,8 \\ -3,4 & -2,4 & -12,6 & -3,4 & -3,4 \end{bmatrix}$	Y_2	$= \begin{bmatrix} 12,5 & 5,5 & 2,0 & 12,3 & 7,0 \\ -2,5 & -4,5 & -1,0 & -5,8 & -1,0 \\ -4,5 & 6,5 & -7,0 & -0,8 & -3,0 \\ -5,5 & -7,5 & 6,0 & -5,8 & -3,0 \end{bmatrix}$
Y_3	$= \begin{bmatrix} 4,6 & -2,3 & -5,8 & 4,4 & -0,8 \\ 0,4 & -1,5 & 1,9 & -2,8 & 1,9 \\ -2,7 & 8,2 & -5,2 & 1,0 & -1,2 \\ -2,3 & -4,3 & 9,1 & -2,6 & 0,1 \end{bmatrix}$	Y_4	$= \begin{bmatrix} 0,3 & 0,2 & 0,2 & 0,3 & 0,1 \\ 0,2 & 0,2 & 0,5 & 0,0 & 0,1 \\ 0,0 & 0,6 & 0,1 & 0,2 & 0,0 \\ 0,0 & 0,1 & 0,9 & 0,0 & 0,0 \end{bmatrix}$
Y_5	$= \begin{bmatrix} 0,8 & 0,4 & 0,3 & 0,8 & 0,8 \\ 0,1 & 0,1 & 0,2 & 0,0 & 0,2 \\ 0,1 & 0,4 & 0,1 & 0,2 & 0,0 \\ 0,0 & 0,0 & 0,4 & 0,0 & 0,0 \end{bmatrix}$	Y_6	$= \begin{bmatrix} 0,7 & 0,3 & 0,2 & 0,8 & 0,8 \\ 0,2 & 0,2 & 0,3 & 0,0 & 0,3 \\ 0,1 & 0,4 & 0,1 & 0,2 & 0,0 \\ 0,0 & 0,0 & 0,3 & 0,0 & 0,0 \end{bmatrix}$
Y_7	$= \begin{bmatrix} 0,6 & 0,4 & 0,4 & 0,6 & 0,3 \\ 0,3 & 0,4 & 0,9 & 0,0 & 0,2 \\ 0,1 & 0,9 & 0,2 & 0,3 & 0,0 \\ 0,0 & 0,0 & 0,1 & 0,0 & 0,0 \end{bmatrix}$	Y_8	$= \begin{bmatrix} 1,0 & 0,7 & 0,5 & 1,0 & 1,0 \\ 0,2 & 0,2 & 0,4 & 0,0 & 0,2 \\ 0,1 & 0,7 & 0,1 & 0,3 & 0,0 \\ 0,0 & 0,1 & 0,7 & 0,0 & 0,0 \end{bmatrix}$
Y_9	$= \begin{bmatrix} 0,7 & 0,5 & 0,4 & 0,7 & 0,6 \\ 0,2 & 0,3 & 0,6 & 0,0 & 0,2 \\ 0,1 & 0,8 & 0,2 & 0,3 & 0,0 \\ 0,0 & 0,1 & 0,9 & 0,0 & 0,0 \end{bmatrix}$	Y_{10}	$= \begin{bmatrix} 2,3 & 1,8 & 1,5 & 2,3 & 1,3 \\ 0,3 & 0,4 & 1,0 & 0,0 & 0,2 \\ 0,1 & 1,0 & 0,2 & 0,3 & 0,0 \\ 0,0 & 0,1 & 1,0 & 0,0 & 0,0 \end{bmatrix}$
Y_{11}	$= \begin{bmatrix} 1,3 & 1,0 & 0,8 & 1,3 & 0,7 \\ 0,8 & 1,1 & 2,3 & 0,0 & 0,6 \\ 0,2 & 3,1 & 0,6 & 1,0 & 0,0 \\ 0,0 & 0,3 & 4,7 & 0,0 & 0,0 \end{bmatrix}$	Y_{12}	$= \begin{bmatrix} 3,3 & 1,7 & 1,2 & 3,1 & 3,3 \\ 0,6 & 0,5 & 0,9 & 0,0 & 0,7 \\ 0,2 & 1,8 & 0,3 & 0,9 & 0,0 \\ 0,0 & 0,1 & 1,6 & 0,0 & 0,0 \end{bmatrix}$
Y_{13}	$= \begin{bmatrix} 5,6 & 4,4 & 3,8 & 5,6 & 3,1 \\ 1,0 & 1,3 & 3,0 & 0,0 & 0,7 \\ 0,2 & 2,8 & 0,6 & 0,9 & 0,0 \\ 0,0 & 0,2 & 2,5 & 0,0 & 0,0 \end{bmatrix}$	Y_{14}	$= \begin{bmatrix} 2,5 & 2,3 & 2,5 & 2,4 & 2,4 \\ 0,4 & 0,7 & 1,9 & 0,0 & 0,5 \\ 0,1 & 2,5 & 0,6 & 0,7 & 0,0 \\ 0,0 & 0,2 & 3,4 & 0,0 & 0,0 \end{bmatrix}$
Y_{15}	$= \begin{bmatrix} 1,1 & -0,1 & -0,8 & 1,1 & -1,4 \\ -0,2 & 0,1 & 1,8 & -1,2 & -0,5 \\ -0,7 & 1,7 & -0,3 & 0,0 & -0,9 \\ -0,5 & -0,4 & 2,0 & -0,5 & -0,5 \end{bmatrix}$	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.

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: Y_{10}).

La **estandarización por la media de la especie o de la muestra** consiste en dividir cada dato

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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: Y_{11} , Y_{12}).

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: Y_{13} , Y_{14}).

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: Y_{15} , Y_{16}).

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.

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

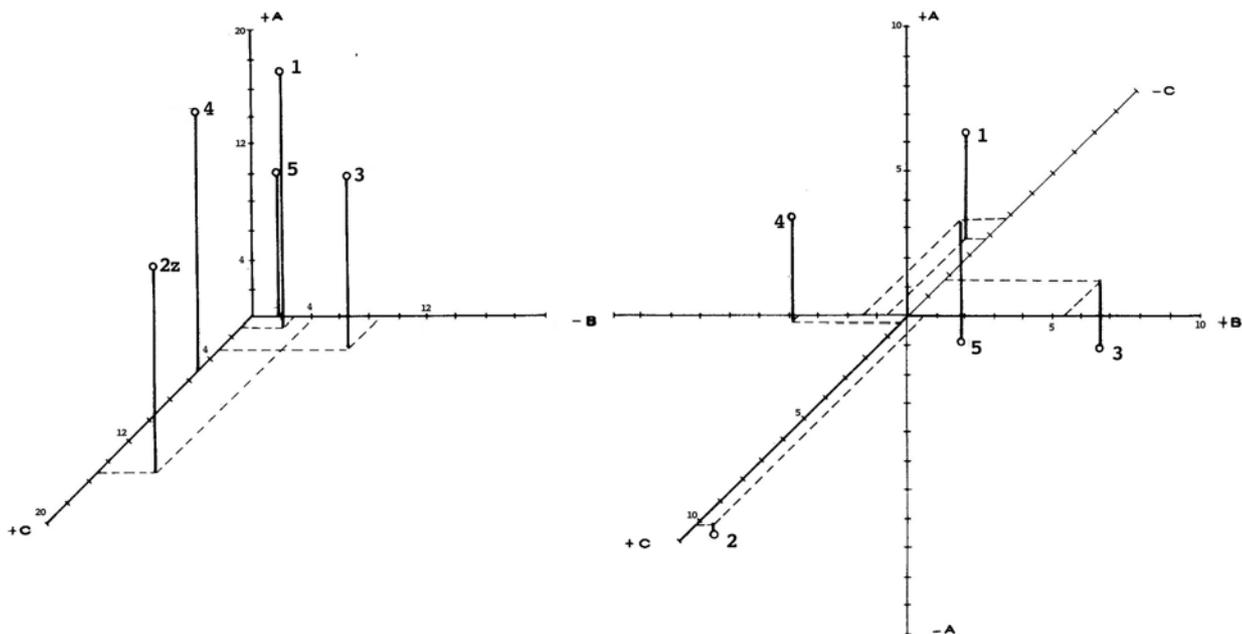
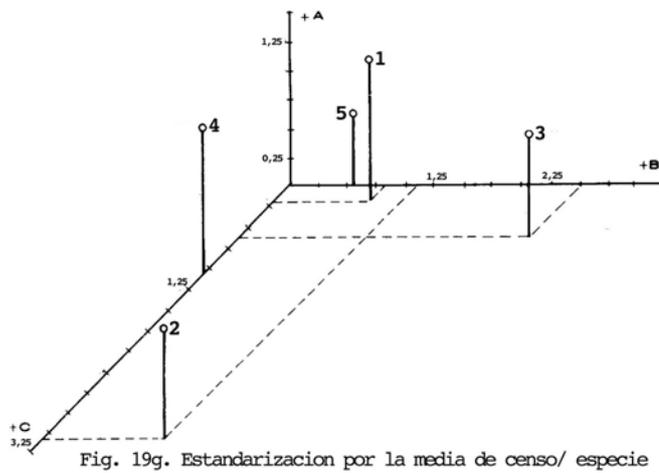
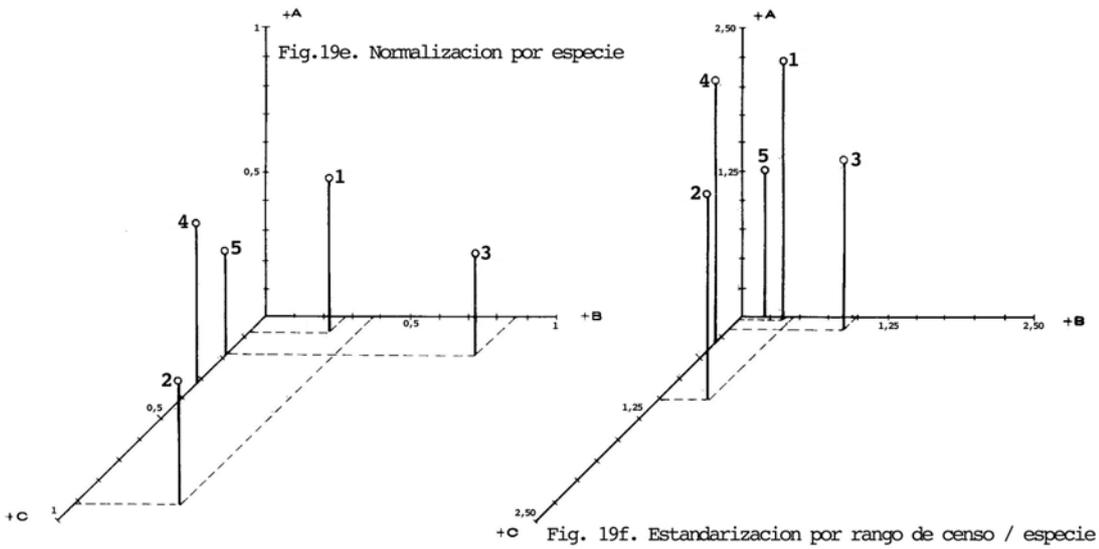
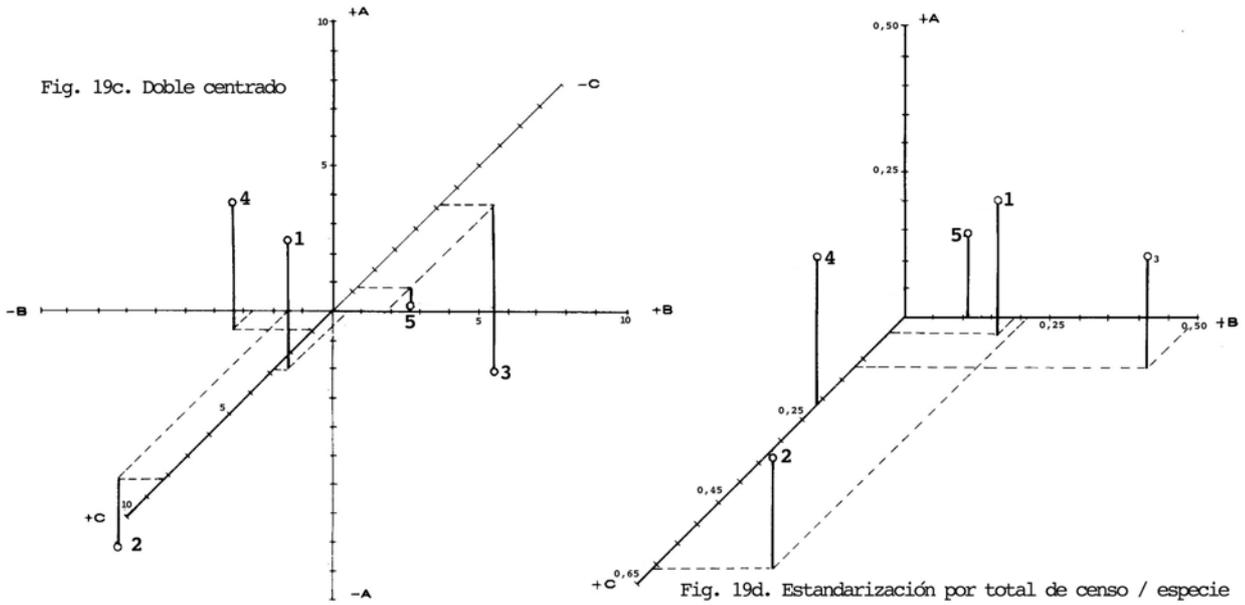


Fig. 19a.

Fig. 19b. Centrado por censo / especies

Metodología para el Estudio de la Vegetación



2. Funciones de Semejanza

La función de semejanza reduce la comparación entre dos muestras o entre dos especies a un valor

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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:

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

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

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 atributos 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				
Especie B		+	-	
	+	a	b	a + b
	-	c	d	c + d
		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				
Muestra 2		+	-	
	+	a	b	a + b
	-	c	d	c + d
		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 especie

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 suma 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;

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

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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 $X^2_{A, B}$, cuya fórmula es:

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

Entre los índices que utilizan datos cuantitativos procede mencionar:

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

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

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 ($1 = j + k$) es mayor que la simple suma de la información contenida en cada uno de los subconjuntos: $I_1 = I_j + I_k + \Delta I$.

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 Czekanowski** 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:

$$PS'_{1,2} = \sum \min(y_{i1}, y_{i2})$$

donde,

$$y_{i1} = x_{i1} / \left(\sum_{i=1}^N x_{i1} \right) \quad \text{y} \quad y_{i2} = x_{i2} / \left(\sum_{i=1}^N x_{i2} \right)$$

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:

Metodología para el Estudio de la Vegetación

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 conmensurabilidad, 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.

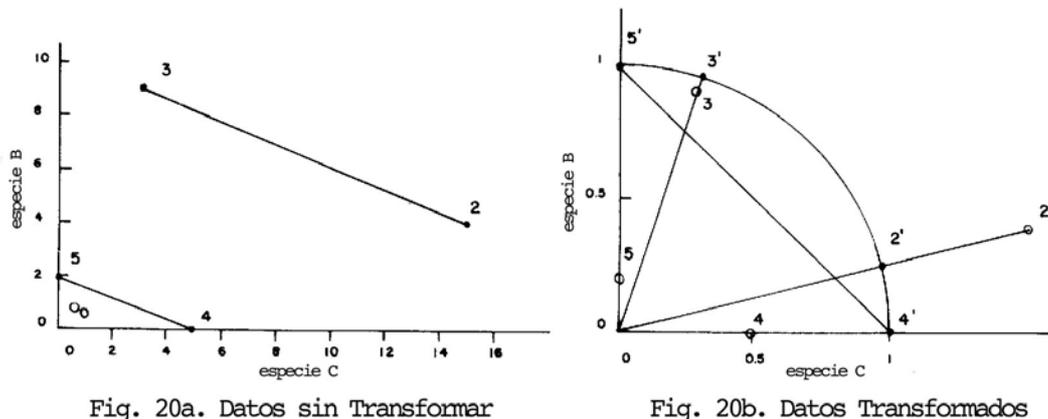


Fig. 20. Representación geométrica de la relación entre datos transformados y sin transformar en el cálculo de la distancia euclidiana. Los datos sin transformar se tomaron de la matriz de la **Tabla VIII**.

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 matemáticamente 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.

5

EL ANÁLISIS DE LOS DATOS

El análisis de los datos tiene por objetivo reducir la masa compleja de información obtenida y sistematizada según los métodos y técnicas señalados en los capítulos anteriores para facilitar su interpretación. Este propósito se logra mediante el empleo de técnicas de estructuración de los datos, que permiten aproximar al modelo o abstracción previamente formulado. El resultado es un conjunto de hipótesis cuya comprobación requiere una nueva búsqueda de datos. Es decir, estos modelos no son autosuficientes y la utilidad del análisis radica en su capacidad de generar hipótesis. Mediante aproximaciones sucesivas, en un proceso por etapas que va desde la observación hasta la formulación de hipótesis y a nuevas observaciones, se va mejorando el modelo. Cuando el proceso es llevado a cabo con éxito, se obtienen nuevas respuestas en cada etapa y generalmente también nuevas preguntas. Existe el peligro de razonamiento circular, sin embargo éste no produce nuevas respuestas, sino que confirma lo que se ha supuesto.

En el capítulo 4 (**Fig. 19**) se representó un conjunto de muestras en un espacio tridimensional, en el cual cada eje es la abundancia de una especie. Si se agregan tantos ejes como especies hay en el conjunto de muestras, se obtiene un espacio multidimensional, en el cual cada punto, producto de la intersección de las coordenadas de cada eje representa una muestra, cuya composición cualitativa y cuantitativa está dada por dichas coordenadas. Este es un espacio vegetacional o composicional, atendiendo al hecho de que las coordenadas son vectores especies o atributos vegetales. Podría imaginarse un espacio biotópico, en el cual cada eje representa un sitio muestra y los puntos corresponden a grupos de especies que coinciden en un conjunto de sitios. También puede representarse un espacio ambiental, en el cual cada eje corresponde a un factor y cada punto a la coincidencia de determinados valores de los factores ambientales. En muchos estudios de vegetación el objetivo es hallar coincidencias, asociaciones o correlaciones entre los espacios vegetacional y ambiental.

En el espacio vegetacional, el conjunto de comunidades que se estudian puede visualizarse como una nube de puntos separados entre sí por distancias equivalentes a los coeficientes de similitud, o su complemento (la distancia) entre pares de muestras. Difícilmente la nube será homogénea; lo más probable es que haya zonas de mayor concentración de puntos alternando con zonas de menor concentración. Los modelos espaciales de vegetación pueden ser de tres tipos generales: los puntos pueden formar una nube esférica, varias nubes esféricas relativamente aisladas entre sí o una nube elipsoidal.^(57, 59) En la **figura 21** se representan los tres modelos. En el primer caso, la imagen puede asociarse a la existencia de un grupo de muestras relativamente parecidas entre sí, provenientes de un tipo de comunidad. En el segundo caso, habría tantos grupos de muestras o tantas comunidades como nubes; las muestras de cada grupo son más parecidas entre sí que a las de los grupos vecinos. En el tercer caso, existe un eje de variación continua; los extremos de la nube elipsoidal pueden constituir dos comunidades diferentes, pero no hay un salto cualitativo entre ambos, sino un cambio gradual. Estas representaciones de hiperesferas o hiperelipses en un espacio multidimensional son abstracciones, a las cuales es necesario aproximarse mediante inferencia de los resultados de distintos métodos

de análisis de datos, teniendo presente que la estructura revelada por el análisis puede ser una consecuencia del tratamiento aplicado y no reflejo de la realidad.

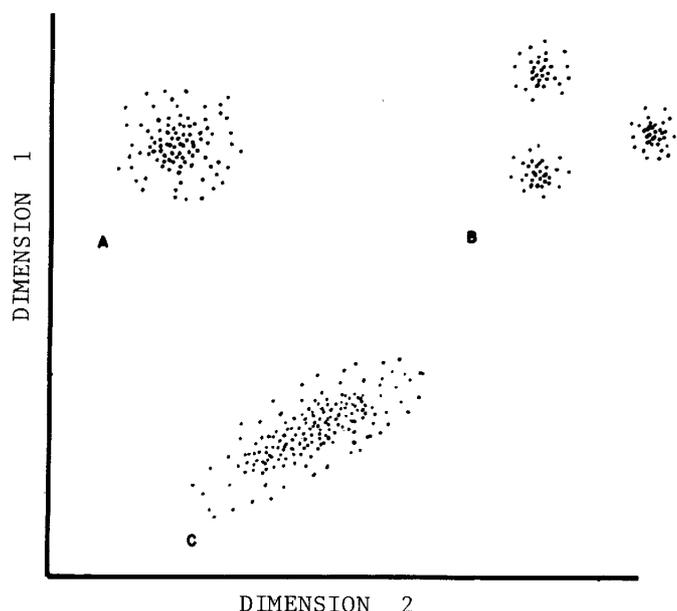


Fig. 21. Modelos geométricos de la vegetación en un espacio composicional. A: una hiperesfera; B: varias hiperesferas; C: una hiperelipse. Cada punto representa una muestra o individuo.

Las técnicas de estructuración de los datos, ya sean numéricas o no, tienen el propósito de simplificar la nube de puntos para representarla de una manera que sea comprensible e interpretable por la mente humana. La realidad que se analiza es multidimensional y el objetivo de la simplificación es reducir la dimensionalidad para hacer el sistema manejable. Los métodos informales o no numéricos prescinden de las técnicas estadísticas en las etapas de toma de decisiones, y la formación de clases, o el ordenamiento en gradientes, se basan en las observaciones, los conocimientos y los juicios del investigador. Los métodos formales o numéricos, al hacer uso de las técnicas estadísticas, minimizan el número de decisiones que quedan a criterio del investigador, si bien algunos pasos no pueden ser resueltos por la estadística, como la selección de atributos, variables, transformaciones, funciones de semejanza, etc.

En cuanto al tipo de atributos, los sistemas de descripción y abstracción pueden ser fisonómico-estructurales o florísticos, ya sea que se basen en caracteres morfológicos o funcionales de la vegetación o en las especies. Ambos enfoques pueden ser numéricos o no numéricos y utilizar variables binarias (cualitativos) o variables de abundancia (cuantitativos).

En los capítulos siguientes se examinarán algunos de los métodos y técnicas, formales e informales, fisonómico-estructurales y florísticos, utilizados con más frecuencia y algunos problemas que plantean los enfoques estadísticos y que es necesario tener en cuenta antes de proceder al estudio de la vegetación. Las técnicas formales empleadas provienen de la estadística multivariada; sin embargo, no entraremos en detalles acerca de este tema, los cuales podrán consultarse en la bibliografía adicional recomendada.

CLASIFICACIÓN Y ORDENACIÓN

Se dispone de dos procedimientos para estructurar los datos con el fin de simplificarlos: la clasificación y la ordenación. La **clasificación** consiste en dividir el sistema multidimensional en compartimientos o células, en cada uno de los cuales se ubican los puntos que presentan mayor similitud entre sí. La **ordenación** consiste en reducir el número de ejes de variación, simplificando el espacio multidimensional hasta obtener un sistema con el menor número de ejes posibles que contengan la mayor parte de la variación. Esto es, las técnicas de clasificación se basan en el agrupamiento de muestras o de especies que tienen propiedades en común; las técnicas de ordenación disponen las muestras o las especies a lo largo de ejes de variación continua. La posición de las muestras está determinada por su composición de atributos y la de las especies por su distribución en las muestras.

Parecería lógico aplicar técnicas de clasificación a conjuntos de muestras que forman nubes aisladas en un espacio multidimensional y técnicas de ordenación a muestras dispuestas en una hiperelipse. Sin embargo, la mayoría de las veces se desconoce *a priori* cuál es el modelo de la vegetación que se está estudiando, y las técnicas de estructuración se emplean precisamente para dilucidar este modelo. Si bien al aplicar las técnicas de clasificación a una vegetación que se organiza según el modelo de las hiperesferas aisladas se obtendría un sistema de clasificación natural, en el cual cada nube coincidiría con una clase, nada impide que se clasifique un continuum, ni que se ordene un conjunto de clases o grupos de comunidades discretas. Cuando se clasifica un conjunto de muestras que varían gradualmente en cuanto a su composición se logra un sistema de clasificación artificial, en el cual los límites entre las clases se establecen arbitrariamente. Este tipo de segregación en clases de un conjunto naturalmente continuo se ha llamado disección.⁽⁷⁹⁾

La hipótesis del continuum establece que "la vegetación cambia continuamente (gradualmente) y no se diferencia, excepto arbitrariamente, en entidades sociológicas (comunidades)".⁽⁹⁸⁾ Según la hipótesis organísmica, la vegetación está compuesta de "unidades discretas, bien diferenciadas e integradas que pueden ser combinadas para formar clases abstractas o tipos que reflejan entidades naturales del mundo real".⁽⁹⁸⁾ Hace algunos años, los seguidores del modelo del continuum aplicaban métodos para ordenar sus datos, en tanto que los seguidores de la hipótesis organísmica preferían clasificarlos. Hoy en día no existe esta diferencia. Si bien todavía no hay un acuerdo general respecto a cuál es la hipótesis verdadera, esto nada tiene que ver con los métodos de análisis. Se reconoce la existencia de zonas de transición o ecotonos; sin embargo, los partidarios de la hipótesis organísmica las han descartado del muestreo arguyendo que son insignificantes en superficie en relación con las comunidades no transicionales. Es indudable que existen cambios bruscos y límites netos entre comunidades debidos a cambios repentinos en algún factor o conjunto de factores ambientales, pero no es éste el tipo de discontinuidad que se prevé en la hipótesis organísmica. Queda en pie la pregunta de si aún en ausencia de cambios ambientales repentinos podría haber discontinuidad de la vegetación debida exclusivamente a la interacción entre las plantas. Esto equivale a preguntarse si las especies responden individualmente a los gradientes ambientales o si lo hacen en grupos más o menos constantes (**Fig. 22**).

Los modelos espaciales de la **figura 21** enfocados desde la óptica de las dos hipótesis podrían coincidir: las nubes hiperesféricas representando el modelo organísmico y la hiperelipse el modelo del continuum. Sin embargo,

un partidario de la primera hipótesis, enfrentado con la hiperelipse, argumentaría que se han tomado muestras en las zonas transicionales y que ellas representan "ruido"; en tanto que un seguidor de la hipótesis del continuum, en presencia de las nubes discretas, aseguraría que el muestreo ha sido deficiente.⁽¹²⁶⁾

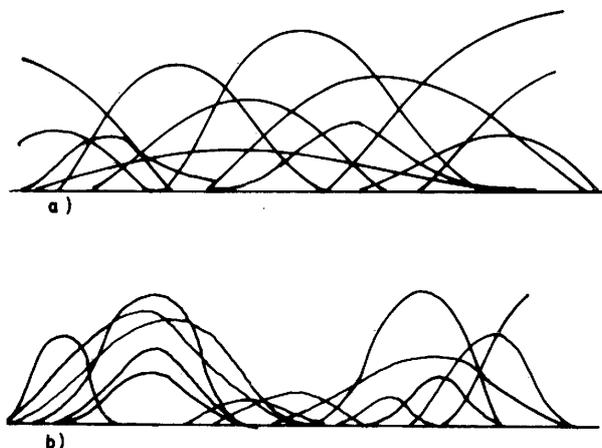


Fig. 22. Modelos de comportamiento de la vegetación en un gradiente ambiental, a) Hipótesis del continuum; b) hipótesis organísmica. Cada curva representa la distribución de la abundancia de una especie a lo largo de un gradiente ambiental.

Desde un punto de vista práctico, el tipo de análisis que se elija dependerá de la preferencia del investigador y, más aún del objetivo del estudio que de la naturaleza de la vegetación, la cual, como ya se ha señalado, suele desconocerse *a priori*. Cuando el objetivo del estudio es cartografiar o describir la vegetación, la clasificación resulta más adecuada; obviamente, es más fácil elaborar un mapa de clases que uno de gradientes. Si el objetivo es determinar relaciones entre la vegetación y el ambiente, la ordenación a menudo simplifica las interpretaciones. En general se recomienda que si los datos son muy heterogéneos conviene, primero, clasificar y, luego, ordenar cada clase por separado, lo que facilita la computación y la interpretación. También hay otros que recomiendan ordenar primero para determinar el número y la forma de los grupos y poder establecer la posición de los límites entre ellos. En este caso, se aplica una técnica rápida de ordenación que sirve como guía de la clasificación. Después de la clasificación, se puede ordenar cada clase empleando técnicas más detalladas. Los grupos a ordenar se tornan más manejables con una clasificación previa.⁽⁶¹⁾

En los capítulos siguientes se examinarán las características de los dos enfoques de estructuración de datos y algunas de las técnicas más empleadas en cada caso.

6

CLASIFICACIÓN

La clasificación consiste en agrupar las muestras o las especies según sus características. Se denominan; individuos a los objetos clasificados; características, a las propiedades que describen a los individuos y que asumen un valor o estado; población, al conjunto completo de individuos; y clases, a los grupos de individuos que tienen propiedades en común y que difieren de los individuos de las otras clases. Las técnicas de clasificación son de dos tipos; aquellas que asignan individuos a clases ya existentes y aquellas que crean las clases a partir de la información. Dado que hasta la fecha no se han establecido clases universales de la vegetación, las técnicas empleadas son del segundo tipo.

Algunas de estas técnicas permiten obtener clases de igual jerarquía, en cuyo caso la clasificación es **reticulada**. Otras técnicas estructuran las clases, de manera que algunas tienen mayor rango y cada una de ellas engloba varias de menor orden. Esta es una clasificación **jerárquica**. Con estas técnicas se puede seguir paso a paso la formación de las clases y conocer el nivel de similitud al que se agrupa cada conjunto de individuos para formarlas.

Según el procedimiento utilizado en la formación de las clases, las técnicas pueden ser divisivas o aglomerativas. Las técnicas **divisivas** comienzan con la población completa y por subdivisiones sucesivas se van formando grupos cada vez más pequeños. En cada etapa de la subdivisión se buscan las diferencias dentro de los grupos para separar subgrupos que difieren entre sí. En cambio, las técnicas **aglomerativas** comienzan con los individuos, los que se combinan por su semejanza hasta agotar las posibilidades de combinación o hasta que no queden individuos aislados. Se busca la similitud entre individuos.

Si se tiene en cuenta la cantidad de características que interviene en la formación de clases, las técnicas de clasificación son monotéticas o politéticas. Las técnicas **monotéticas**, que sólo pueden ser divisivas (las técnicas monotéticas aglomerativas resultan triviales), utilizan una sola característica en cada subdivisión. En cambio, las técnicas **politéticas** emplean una función de semejanza basada en el conjunto de características.

En los estudios de vegetación, los individuos a clasificar pueden ser muestras de vegetación o atributos (especies, formas de vida, etc.). En el primer caso, los datos que se manejan son relaciones entre muestras en una matriz directa o Q y la técnica de clasificación es **autoestructurante o normal**. En el segundo caso, la entrada ("input") es una matriz indirecta o R y la técnica es de **estructuración transpuesta**.

Al analizar la vegetación es preciso decidir acerca de las estrategias a utilizar: jerárquica o reticulada, divisiva o aglomerativa, monotética o politética, autoestructurante o de estructuración transpuesta. Existen varias alternativas que resultan de combinar distintas estrategias. Una clasificación puede ser jerárquica divisiva monotética, reticulada aglomerativa politética, etc. Sin embargo, no todas las combinaciones son posibles debido a restricciones estadísticas.^(178, 126, 61, 64, 137, 144, 141)

SISTEMAS INFORMALES DE CLASIFICACIÓN FISONÓMICO-ESTRUCTURAL

Los enfoques fisonómicos o morfofuncionales han constituido la base de la mayoría de los análisis de la vegetación y han influido en el desarrollo de las distintas escuelas o tendencias. De hecho, la descripción de la vegetación se inició con el enfoque fisonómico a comienzos del siglo pasado. Era de esperar que fuese así, puesto que la fisonomía es lo más evidente y al parecer fácil de describir.

Ya en las primeras publicaciones se reconoció la existencia de un orden en la vegetación y la necesidad de establecer unidades y categorías para su descripción y cartografía. Humboldt, en 1808,⁽¹⁶⁶⁾ reconoció la existencia de unidades fisonómico - estructurales y de grupos de especies asociadas y llamó "asociación" a las comunidades caracterizadas por especies dominantes. Grisebach, en 1838, introdujo el término "formación" y designó "formación fitogeográfica a un grupo de plantas - tales como una pradera o un bosque - que tienen un carácter fisonómico dado".⁽¹⁷⁾ Según Grisebach, dicho grupo de plantas se caracterizaba "por una sola especie que crece en grupos, por un complejo de especies dominantes pertenecientes a una misma familia o por un conjunto de especies que tienen una particularidad fisonómica común, aunque no estén taxonómicamente relacionadas".⁽²⁸⁾ Warming, en su libro "Oecology of Plants", de 1909,⁽¹⁵⁹⁾ distingue entre "asociación" y "formación". "Una asociación es una comunidad florística determinada que forma parte de una formación" y "una formación es una expresión de determinadas condiciones de vida y no se relaciona con diferencias florísticas".⁽¹⁷⁾ Raunkiaer, en 1913 y 1917,⁽¹⁶⁶⁾ consideraba que la "formación" y la "asociación" eran la misma unidad, caracterizada por la flora y por la fisonomía atendiendo a las formas de crecimiento, y biológicamente por las formas de vida. En sus investigaciones identificaba a las formaciones por las especies dominantes, aunque en su sistema de clasificación, que era jerárquico, las series de formaciones estaban caracterizadas por la forma de vida dominante. Según Clements,⁽²⁸⁾ "formación" es la comunidad correspondiente al climax de una región, es decir a la comunidad estable controlada por el clima. En este sentido, la formación podría incluir un conjunto de fisonomías distintas.

La confusión en la terminología utilizada determinó que se hiciera una revisión de la misma, la cual fue publicada por Richards y colaboradores en 1939.⁽¹³²⁾ Ellos llamaron "asociación" al conjunto de stands (unidades de muestreo) caracterizado por la dominancia de dos a muchas especies y por la flora total. Es decir, la "asociación" se define por el conjunto total de especies presentes, aunque algunas de ellas - las especies características - tienen un valor diagnóstico mayor que otras. La "formación" es el conjunto de "asociaciones" dominadas por las mismas formas de vida o formas de crecimiento, lo que indica similitud en el "hábitat esencial", sobre todo en lo que se refiere al clima regional.

Actualmente se acepta el término formación definido por caracteres fisonómicos o estructurales: las diferencias se refieren al tipo de atributo de la vegetación que es enfatizado y a la inclusión o no inclusión de factores ambientales en la definición.

Por ejemplo, Beard^(14, 15) define "formación" como una clase principal de comunidad vegetal caracterizada por su fisonomía y por el intervalo de ambientes al cual esa fisonomía es una respuesta, en un continente dado. En esta acepción, el ambiente se utiliza para caracterizar la formación. Dansereau,⁽³⁹⁾ en cambio, define la "formación" como un conjunto de comunidades - o una unidad de vegetación - caracterizado por una estructura

y una fisonomía dadas. En contraste, Fosberg⁽⁴⁷⁾ basa la definición de "formación" en las formas de crecimiento dominantes, enfatizando la textura de la hoja y caracteres efarmónicos, tales como presencia de espinas, succulencia y hábito graminoide.

La definición más clara y completa es la de Whittaker,⁽¹⁶⁸⁾ para quien la "formación" es una clase de comunidad principal reconocida por la fisonomía, en un continente dado. El conjunto de formaciones convergentes en distintos continentes es el "tipo de formación". Whittaker reconoce seis tipos de formación principales: bosque, matorral, arbustal, pastizal, arbustal semidesértico y desierto. Cada uno de ellos se caracteriza por la forma de crecimiento dominante (árbol, arbusto, herbácea), aunque en la definición de las dos últimas categorías toma en cuenta la cobertura.

En el concepto, uso y atributos utilizados para definir la formación está implícita, y raras veces explícita, la escala de estudio de la vegetación. Las definiciones amplias, de utilidad a escala cartográfica pequeña (poco detalle), resultan insuficientes en los análisis regionales o locales. Los sistemas fisonómicos de clasificación se pueden dividir en dos grandes grupos: los mundiales y los regionales o locales.

1. Sistemas de Clasificación de la Vegetación Mundial

Entre los sistemas de clasificación aplicables a estudios a nivel mundial se destaca el de Rübél, de 1930.⁽¹³⁸⁾ Este no es un sistema consistente puesto que no utiliza siempre los mismos criterios. En las primeras nueve "clases de formaciones", los parámetros que emplea para definir las unidades son la leñosidad y la forma, la textura y la periodicidad de la hoja en tanto que en el resto de las clases utiliza criterios ambientales, como el clima o el tipo de suelo.

El sistema de Rübél permite la descripción geográfica de la vegetación; sus unidades son en realidad unidades geográficas de tipos de vegetación surgidos en respuesta al clima o a las tendencias climáticas, y corresponden al clímax climático natural o a la vegetación natural potencial (aquella hacia la cual tendería la sucesión si se eliminara la acción antrópica).

El sistema de Schimper y von Faber,⁽¹³⁵⁾ por otro lado, divide la vegetación del mundo en función del clima y describe la estructura de la vegetación existente. Reconoce 15 "tipos climáticos de formaciones". Este sistema, el más difundido, define más estrictamente las unidades y, por basarse en la vegetación real, parece más adecuado.

Ambos sistemas, el estrictamente fisonómico de Rübél y el climático de Schimper y von Faber, sirvieron de base al sistema de Ellenberg y Mueller-Dombois,⁽⁴⁴⁾ que quedó plasmado en el sistema de la UNESCO.⁽¹⁵⁰⁾

La UNESCO estableció el Comité Permanente para la Clasificación y Cartografía de la Vegetación sobre una Base Mundial, cuyo objetivo era ofrecer un esquema amplio de las categorías más importantes que pueden usarse en mapas de la vegetación a escalas 1:1 000 000 o menores. También puede usarse a escalas mayores (mayor detalle) si se establecen subdivisiones.

En esta clasificación, las categorías son unidades de vegetación, incluyendo las formaciones zonales y las azonales de mayor importancia y de distribución más amplia, así como las formaciones intervenidas; es decir, es aplicable a la vegetación natural y seminatural.

Según los autores, los atributos fisonómico-estructurales no son siempre claramente identificables en relación con el hábitat. Por ello se han incluido entre las categorías y ocasionalmente en las definiciones términos que se refieren al clima, al suelo y a las formas del terreno. Es decir, si bien la clasificación es de carácter fundamentalmente fisonómico - estructural, se ha incorporado información ecológica en sus categorías.

Las unidades, que son de vegetación actual, se ordenan jerárquicamente dentro de cada una de las cinco "clases de formaciones"; éstas se diferencian por el espaciamiento y la altura de las formas de crecimiento dominantes. Las clases de formaciones son: a) bosque denso, b) bosque claro, c) matorral, d) matorral enano y e) vegetación herbácea. Las cuatro primeras se dividen en "subclases de formaciones" según la periodicidad del follaje; por ejemplo, bosque mayormente sempervirente, bosque mayormente decíduo. La categoría siguiente son los "grupos de formaciones", que se diferencian entre sí atendiendo al macroclima; por ejemplo, bosque tropical ombrófilo. Los grupos de formaciones se subdividen en "formaciones", que se distinguen por las formas de la tierra que ocupan; por ejemplo, bosque tropical ombrófilo subalpino o bosque tropical ombrófilo aluvial. Finalmente, las "subformaciones" se identifican según el tipo de hoja (aciculifoliados, latifoliados). Las formaciones y subformaciones se utilizan en la cartografía.

La clasificación de UNESCO, que ha sido publicada en cinco idiomas, junto con las claves de representación cartográfica, abarca los tipos de vegetación que pueden encontrarse en todo el mundo. Es abierta, de modo que podrían incluirse nuevos tipos si fuera necesario.⁽¹⁵⁰⁾

Fosberg⁽⁴⁷⁾ propone un sistema jerárquico de clasificación de la vegetación en el que se advierte la mayor coherencia en el uso de criterios, ya que todas sus jerarquías se definen estructural y funcionalmente. En la primera división, basada en la distribución horizontal y cobertura de la vegetación, se distinguen tres "grupos estructurales primarios": vegetación cerrada, vegetación abierta y vegetación dispersa o desértica. En cada uno de estos grupos diferencia las "clases de formación" según el hábito y la altura de las plantas. Cada una de las 31 clases de formación se divide en "grupos de formación", teniendo en cuenta la periodicidad del follaje del estrato dominante. La última categoría, la "formación", se define en función de la forma de crecimiento dominante y se destacan la textura foliar y los caracteres efarmónicos. El sistema de Fosberg, si bien es artificial y arbitrario en cuanto a la selección de los criterios, resulta útil para organizar información y para la cartografía de la vegetación. Además, por ser exclusivamente fisonómico, permite comparar patrones de vegetación con patrones de factores ambientales, sin peligro de caer en razonamientos circulares.

Los otros sistemas de análisis de la vegetación, aplicados en todo el mundo son los sistemas simbólicos de Kùchler^(84, 87) y de Dansereau.^(38, 39) En ambos, la descripción de la vegetación se expresa simbólicamente para simplificar y facilitar la transmisión de la información (véase el capítulo 2).

Kùchler,⁽⁸⁶⁾ en la versión revisada de su sistema para describir y cartografiar la vegetación, señala la importancia de establecer un sistema fisonómico sencillo y flexible. El sistema debe ser de fácil aplicación en cualquier país o región y a cualquier escala; sus resultados deben poder expresarse en una terminología clara e

inequívoca. Este sistema no requiere conocimiento taxonómico y constituye una base excelente para los estudios de fitocenología comparativa. Ha sido muy elogiado por su simplicidad y criticado por su carácter eminentemente geográfico.

Esta crítica al sistema de Kùchler fue reconocida por Dansereau,^(38, 39) quien lo tomó como base para elaborar su sistema ecológico. Dansereau no se conforma con la descripción de las unidades de vegetación y su cartografía, sino que establece una clasificación jerárquica del ambiente con la cual relaciona las comunidades vegetales. La unidad más grande, la biosfera, es aquella parte de la corteza terrestre y de la atmósfera que es favorable para el desarrollo de la vida. Dentro de la biosfera existen ambientes que difieren en cuanto a la densidad del substrato: agua salada, agua dulce y tierra. Estos tres ambientes corresponden a los tres biociclos, cada uno de los cuales, a su vez, se divide en biocoros. Un biocoro es un ambiente geográfico en el cual la precipitación es el factor de control y se expresa por la dominancia de una determinada forma de vida. Dansereau reconoce cuatro biocoros: de bosque, de sabana, de pastizal y de desierto. En cada biocoro hay distintas áreas clímax, en las que predomina el tipo de vegetación clímax controlado por el clima. Un área clímax no está totalmente ocupada por la vegetación clímax, ya que dentro del área existen distintos tipos de hábitat, en los cuales la forma de la tierra - expresada en topografía y suelo - es el factor de control. Dentro de un hábitat se distinguen distintas sinusias o capas caracterizadas por su ubicación a diferentes alturas y por factores microclimáticos particulares que dependen de la altura. En cada sinusia puede haber varios biotopos, que son los espacios más restringidos y donde los factores de control son microclimáticos o biológicos.

Biociclo, biocoro, zona clímax, hábitat, sinusia y biotopo son distintos niveles de integración del ambiente y a cada uno de ellos corresponde una unidad de vegetación de jerarquía decreciente: "clases de formación", "clase de formación", "asociación clímax" y "seres subordinados", "unión" y "microsociedad" o "agregación". Para Dansereau, la "formación" es la unidad básica de análisis y de cartografía. Reconoce diez clases de formación dentro del biociclo terrestre; bosque, parque, sabana, matorral, pradera, prado, estepa, desierto, tundra y costas. Con sus danserogramas (**Fig. 16**) y fórmulas describe las comunidades. Matos y Montoya Maquin⁽⁹⁶⁾ han revisado y comparado los sistemas de Kùchler y Dansereau.

El sistema de Dansereau guarda relación con el de Kùchler por el tipo de parámetros fisonómico - estructurales considerados y por la forma de expresión mediante símbolos. También se relaciona con el sistema de Holdridge porque al igual que éste busca establecer las asociaciones entre el clima y la vegetación. Dansereau⁽³⁸⁾ ideó una manera de expresar estas asociaciones; un diagrama bioclimático, en el cual ubica los 15 tipos de formación de Schimper y von Faber - que incluyen sus 10 clases - según su distribución en intervalos climáticos determinados por temperatura y precipitación (**Fig. 23**).

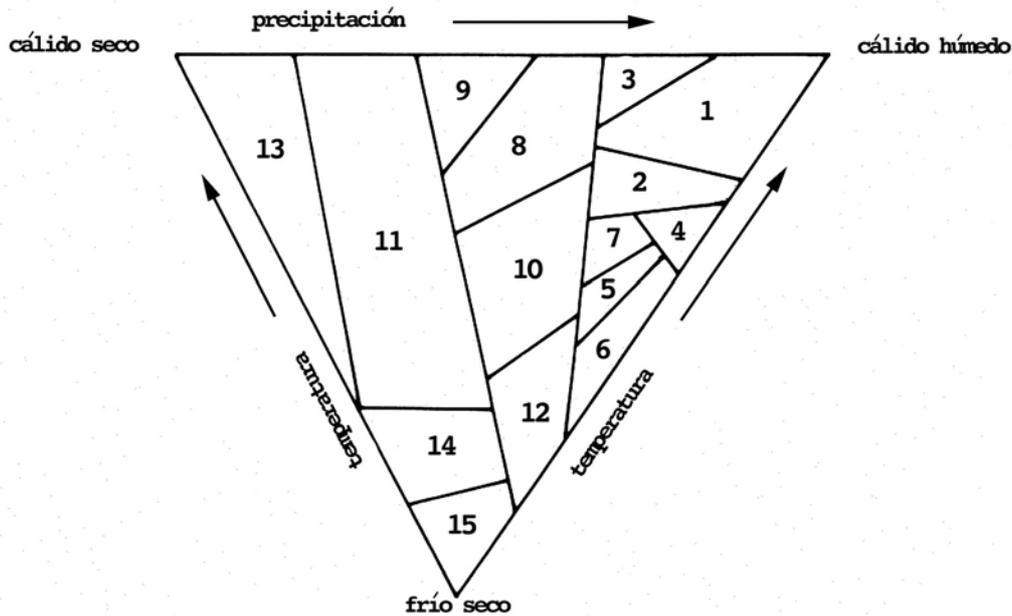


Fig. 23. Diagrama bioclimático de Dansereau. El eje horizontal representa el gradiente de precipitación, que incrementa de izquierda a derecha; los ejes verticales representan el gradiente de temperatura, que decrece hacia abajo. De este modo, el ángulo superior derecho es el extremo cálido húmedo, el ángulo superior izquierdo corresponde al extremo cálido seco y el ángulo inferior es el extremo frío seco. Los números corresponden a los tipos de formación de Schimper y von Faber⁽¹³⁵⁾.

El sistema de Holdridge "define cuantitativamente la relación que existe en el orden natural entre los factores principales del clima y la vegetación".⁽⁴⁵⁾ Holdridge introduce dos novedades; la biotemperatura como forma de expresión del calor y la progresión logarítmica de los incrementos de precipitación y de calor⁽⁷⁶⁾ (expresa estos dos factores en una escala logarítmica). La biotemperatura, según la define, es el promedio de las temperaturas de una unidad de tiempo (por ejemplo, el día) sustituyendo por cero todas las temperaturas inferiores a 0° C y superiores a 30° C. Esto es, si se dispone de la temperatura diaria, se suman todas las temperaturas entre 0° y 30° C y se divide por 30 para obtener la biotemperatura mensual.

Suponiendo que la temperatura se reduce regularmente al aumentar la latitud hacia el norte y hacia el sur del Ecuador, define las regiones latitudinales; Polar, Subpolar, Boreal, Templada Fría, Templada Subtropical y Tropical, usando como límites entre ellas las biotemperaturas de 1,5° C, 3° C, 6° C, 12° C y 24° C, respectivamente. Las regiones latitudinales corresponden a situaciones a nivel del mar. Sin embargo, a medida que aumenta la altitud también hay una disminución regular de la temperatura. Este supuesto le permite definir los pisos altitudinales; Nival, Alpino, Subalpino, Montano, Montano bajo o Premontano y Tropical, basándose en los mismos límites de biotemperaturas.

Metodología para el Estudio de la Vegetación

Los pisos altitudinales se superponen sobre las regiones latitudinales, constituyendo una imagen tridimensional de la distribución de la vegetación mundial. El número de pisos altitudinales es mínimo en los polos y aumenta hacia el Ecuador, de modo que en la región latitudinal tropical se da el máximo posible de pisos altitudinales.

La correspondencia entre los intervalos de temperatura de las regiones latitudinales y de los pisos altitudinales permite la representación bidimensional de la distribución tridimensional de la vegetación:

Regiones Latitudinales	Biotemperatura °C	Pisos Altitudinales
Polar	1,5	Nival
Subalpino	3,0	Alpino
Boreal	6,0	Subalpino
Templado frío	12,0	Montano
Templado subtropical	24,0	Montano bajo – Premontano
Tropical		Tropical

Sobre este esquema, Holdridge superpone las fajas de precipitación, que indican intervalos de precipitaciones crecientes de izquierda a derecha (**Fig. 24a**).

Holdridge define la relación de evapotranspiración potencial como la relación entre la evapotranspiración potencial anual (EPA) y la precipitación total anual (PTA). El valor de 1 para esta relación significa que la PTA es igual a la EPA; un valor mayor que 1 indica que la EPA es mayor que la PTA, lo cual determina un déficit hídrico; un valor inferior a 1 indica un régimen más húmedo. Sobre la base de la relación de evapotranspiración potencial, Holdridge define las provincias de humedad, que reflejan las relaciones entre la biotemperatura y la precipitación en todas las regiones latitudinales y pisos altitudinales.

De la superposición de las provincias de humedad con el esquema de las fajas de biotemperatura y de precipitación surgen las "zonas de vida", que son las superficies delimitadas por los ejes correspondientes a los tres parámetros considerados (**Fig. 24b**). Los triángulos intercalados, que corresponden a zonas de transición, se particionan y se asignan a las zonas de vida adyacentes, con líneas trazadas hacia los vértices de cada triángulo a partir del centro de los mismos. Esta partición de los triángulos se justifica por el hecho de que el área asignada a cada zona de vida está dentro del intervalo de variación de los límites marcados por cada eje (biotemperatura, precipitación y la relación de evapotranspiración). Cada hexágono así formado en la matriz de parámetros climáticos constituye una sola zona de vida en la región latitudinal y piso altitudinal considerados. Cada zona de vida está demarcada por límites climáticos dados por los tres parámetros; es decir la zona de vida es "un conjunto de ámbitos específicos de los factores climáticos principales. Dicha zona puede imaginarse como un grupo de asociaciones relacionadas entre sí a través de los efectos de la temperatura, la precipitación y la humedad."⁽⁷⁶⁾

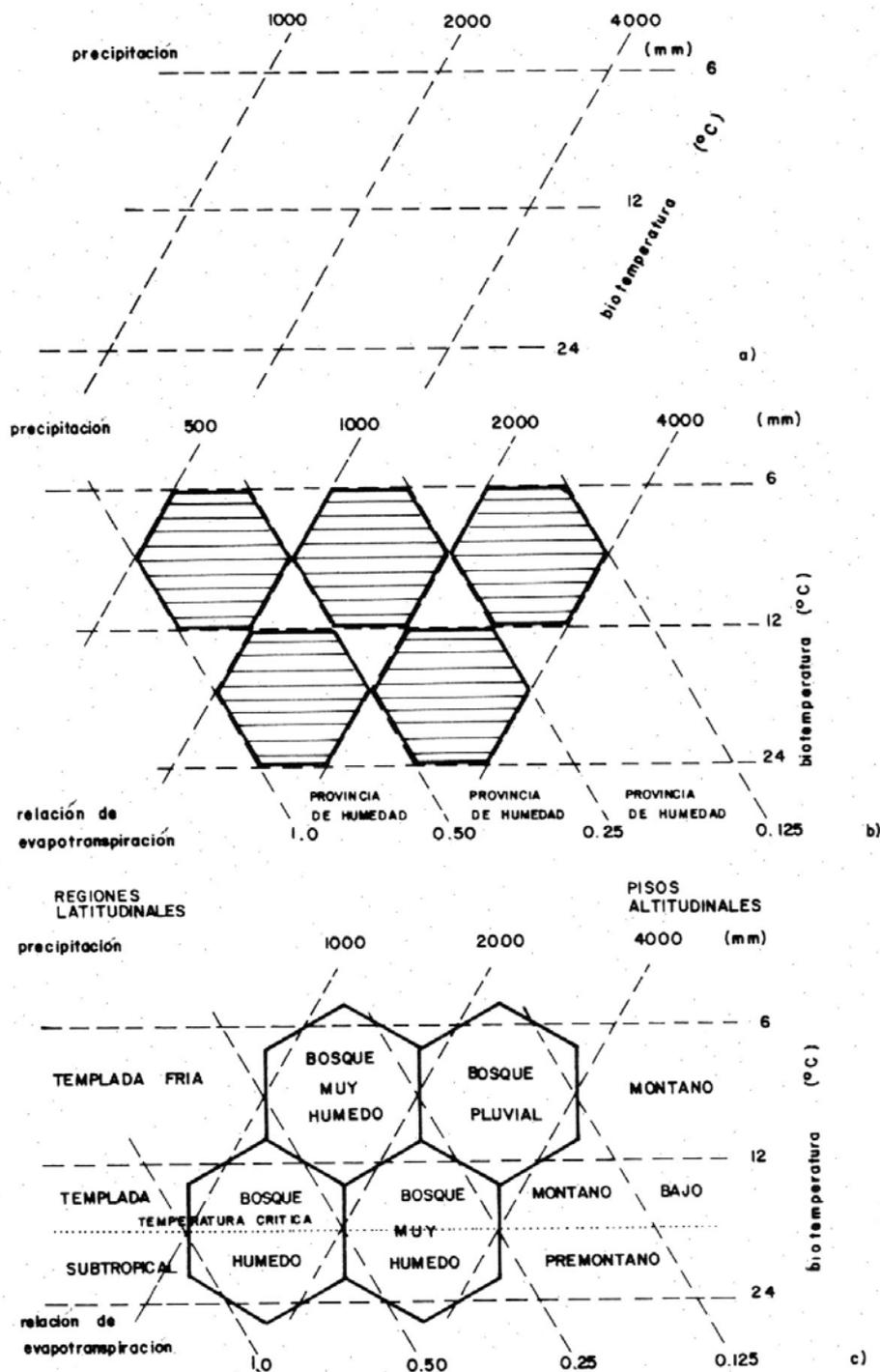


Fig. 24. Construcción del diagrama de zonas de vida de Holdridge. Explicación en el texto.

En cada zona de vida domina una formación vegetal que corresponde a la vegetación natural primaria, característica de dicha zona. La unidad de análisis es, pues, la zona de vida (Fig. 24c).

El sistema de Holdridge, a pesar de ser esquemático y arbitrario, ha sido muy usado en los países tropicales, donde, como lo señala Beard, "ha generado simpatía". No sólo ha sido empleado para interpretar

la vegetación,⁽⁴⁵⁾ sino que también la descripción de las zonas de vida se usa como información básica para caracterizar la vegetación local en trabajos referentes a la flora, el suelo, la geografía, la zonificación agroecológica, etc., a pesar de que con frecuencia las generalizaciones propuestas no se observan en el campo. Probablemente el método atraiga por su aparente sencillez y porque en muchos casos no existe otra información actualizada con un nivel de detalle comparable. Walter y Medina⁽¹⁵⁸⁾ han criticado el sistema de Holdridge y su aplicación en América Tropical, tomando como ejemplo el caso de Venezuela, y demostrado su inconsistencia, tanto por motivos teóricos como empíricos. Uno de los puntos más criticables es que la construcción de los hexágonos se basa en el cálculo de la evapotranspiración potencial a partir de la media mensual de biotemperaturas. En el trópico, la media mensual es aproximadamente constante durante todo el año, con lo cual resulta que la evapotranspiración potencial también es aproximadamente constante. Sin embargo, esto no sucede porque la ETP depende de la distribución de las lluvias, siendo máxima durante la época de sequía (déficit de saturación del aire, máximo) y mínima durante la época lluviosa (déficit de saturación del aire, mínimo).⁽¹⁵⁸⁾ El supuesto de que la secuencia de pisos altitudinales representa una repetición de las regiones latitudinales se basa en comparaciones superficiales. El clima de una región latitudinal es diferente del que prevalece en el supuestamente correspondiente piso altitudinal ubicado a una latitud diferente; la longitud del día, la declinación solar, la longitud de las estaciones y el patrón de precipitaciones generalmente difieren.⁽¹⁵⁷⁾

2. Sistemas de Clasificación de la Vegetación Regional o Local

Se puede afirmar, sin riesgo de equivocación, que hay casi tantos sistemas de clasificación regional o local como regiones o sitios han sido estudiados. Muchos de estos sistemas son adaptaciones de los sistemas mundiales. De todos ellos, los más desarrollados y más ampliamente utilizados son los de la Tradición Inglesa. Dentro de esta tradición se puede seguir una línea de desarrollo de los métodos empleados, que incluye los trabajos de Tansley y Chipp,⁽¹⁴⁷⁾ Davis y Richards,⁽⁴⁰⁾ Champion,⁽²⁷⁾ Burt - Davy,⁽²³⁾ Richards y colaboradores,⁽¹³²⁾ Beard⁽¹⁴⁾ y Gillman.⁽⁵³⁾

Los sistemas de la Tradición Inglesa fueron ideados y utilizados para describir la vegetación de las colonias inglesas y puesto que la mayor parte de estas colonias se encontraban en los trópicos, los métodos son sobre todo aplicables a la vegetación tropical.

El trabajo clásico de Tansley y Chipp,⁽¹⁴⁷⁾ "Aims and Methods in the Study of Vegetation", se centraba en la "asociación" como "la unidad mayor integrada por un conjunto definido de especies (generalmente con determinados dominantes) y un hábitat determinado". Las subunidades se identificaban a base de la terminología clementsiana. En realidad, la única diferencia notable con el sistema de Clements es que, además de los climax climáticos, reconoce climax edáficos. La asociación se identificaba por un grupo característico de formas de crecimiento y por su estructura, así como por su composición florística. Sin embargo, el término "formación" no figura en este trabajo. El sistema fue criticado por incluir el hábitat para definir la "asociación" y porque a menudo éste resultaba difícil de evaluar. Por otra parte, no establecía normas fisonómicas para comparar diferentes asociaciones. El enfoque de Tansley y Chipp se prestaba a interpretaciones muy diversas por la falta de precisión de los parámetros y definiciones utilizados. Ejemplo de ello es el trabajo de

Champion,⁽²⁷⁾ el cual constituye un enfoque personal aplicado al estudio de los bosques de la India y de Birmania.

Sólo a partir del trabajo de Davis y Richards⁽⁴⁰⁾ las clasificaciones fisonómicas locales de la tradición inglesa comienzan a formalizarse mediante la estandarización de las descripciones. Esto se logra por la aplicación de un nuevo método que consiste en preparar diagramas de perfil (véase el capítulo 2). Mientras el trabajo de Davis y Richards abre nuevas perspectivas por la aplicación de métodos más exactos, la importancia del trabajo de Burt-Davy estriba en que señala la situación caótica y arbitraria de los sistemas de clasificación y en que propone una clasificación jerárquica y estandarizada para el trópico, basada en criterios fisonómico-estructurales. Richards y colaboradores⁽¹³²⁾ fueron los encargados de concretar las ideas de Burt-Davy, sentando las bases de una clasificación formalizada definitiva que podía ser aplicada al estudio de los bosques tropicales.

Se resumirán los principios básicos del sistema de Richards y colaboradores. La descripción de la vegetación se basa en parámetros vegetacionales exclusivamente, descartando las características climáticas o edáficas. La unidad básica es la "asociación" o "consociación" (según que las especies dominantes sean varias o una, respectivamente). Esta unidad se caracteriza por la fisonomía, la estructura y la composición florística total; se reconoce que algunas especies pueden tener un valor indicador mayor que otras. Las asociaciones que presentan fisonomía y estructura similares se agrupan en "formaciones". Las formaciones reflejan el hábitat esencial, caracterizado principalmente por el clima regional. Se reconoce la existencia de formaciones edáficas o bióticas, es decir aquellos conjuntos de asociaciones que difieren de la formación climática de la región que ocupan debido a un cambio del hábitat esencial, provocado por el suelo o factores bióticos. Las formaciones climáticas se agrupan en "tipos de formación", independientemente de su localización geográfica.

Richards y colaboradores caracterizan la vegetación atendiendo a cinco parámetros estructurales y doce fisonómicos, e incorporan en la descripción parámetros climáticos, edáficos, bióticos e históricos. Los parámetros estructurales son: tipo de dosel (cerrado o abierto), espaciamiento de los árboles (uniforme o irregular con distancia entre árboles), estratificación (enumeración de los estratos), descripción de cada estrato con la altura del follaje, sociedades estratales. Los parámetros fisonómicos son: altura y distribución de las lianas y epífitas, características de los troncos, formas de vida especiales en cada estrato, periodicidad del follaje, estaciones de caída y de permanencia del follaje para los bosques deciduos, forma de la hoja (simple o compuesta), tamaño de la hoja (escala de Raunkiaer), formas de vida del sotobosque, periodicidad del sotobosque, tipo de producción y dispersión de semillas de los principales árboles, propagación vegetativa de árboles y arbustos, composición florísticas de cada estrato. Las descripciones y clasificaciones basadas en el sistema de Richards y colaboradores se han generalizado en el estudio de la vegetación tropical. La obra de Richards⁽¹³¹⁾ es clásica en su descripción de los bosques pluviales tropicales.

Beard^(14, 16) utiliza los métodos y técnicas de análisis y la nomenclatura aplicados a los bosques pluviales tropicales por Richards y colaboradores para estructurar un sistema de clasificación extendido a toda la vegetación del trópico americano. El sistema de Beard es el más difundido para esta región.

La información se presenta en "especímenes tipo", que no son otra cosa que los diagramas de perfil de

Richards y colaboradores, acompañados de descripciones tipo adaptadas de Fanshawe.⁽⁴⁶⁾ Al igual que Richards y colaboradores, Beard reconoce sus "asociaciones" como conjuntos florísticamente caracterizados y las "formaciones" como conjuntos de asociaciones similares en cuanto a estructura y fisonomía. Las formaciones se agrupan en "tipos de formaciones" a base del hábitat total - macroclima - pero de una manera particular, que difiere de la de Richards y colaboradores. Según Beard, las formaciones se relacionan entre sí y con el ambiente en términos de secuencias a lo largo de gradientes ambientales. Cada una de estas secuencias constituye una "serie de formaciones", equivalente a los tipos de formaciones de Richards en cuanto al nivel jerárquico, pero distinta en cuanto a los criterios de aglomeración. Se distinguen cinco series de formaciones: dos de ellas son climáticas y las otras tres edáficas. Las series controladas por el clima son la serie estacional y la serie montana. La "serie estacional" comprende las comunidades de tierras bajas ubicadas en un gradiente decreciente de precipitaciones que va desde el bosque pluvial tropical, a través de bosques deciduos y matorrales espinosos, hasta los desiertos. La "serie montana" corresponde a las comunidades ubicadas sobre un gradiente de alturas, desde el bosque pluvial tropical de tierras bajas, el bosque pluvial tropical montano, el matorral enano, hasta el páramo o la puna. Las series edáficas comprenden la "serie pantanosa", la "serie pantanosa estacional" y la "serie siempreverde seca". Las dos primeras se ubican sobre gradientes climáticos en suelos pantanosos y la última sobre suelos poco profundos o pavimentos rocosos. La característica esencial de este sistema es que las cinco series pueden visualizarse como divergencias en cinco direcciones distintas a partir del bosque pluvial tropical. Esta comunidad es la expresión máxima de la vegetación, producida en el ambiente más favorable. Cada una de las divergencias resulta de una reducción de la vegetación, provocada por la aparición de factores limitantes.

En síntesis, para Beard la vegetación es un continuum, en el que las formaciones no son más que unidades distinguibles, ordenadas convenientemente a lo largo de un gradiente ambiental. Las unidades de vegetación de las distintas jerarquías son una expresión del ambiente: la asociación, caracterizada por las especies dominantes, expresa un hábitat local constante; la formación, caracterizada por la fisonomía, expresa un hábitat esencial constante; la serie de formaciones expresa tipos de hábitat.⁽¹⁶⁾ Estos dos hechos permiten relacionar la vegetación con el ambiente y comparar estas relaciones en diferentes zonas y continentes.

Las formaciones y series de formaciones, según Beard,⁽¹⁶⁾ son: a) formaciones óptimas (bosque pluvial), b) formaciones estacionales (bosque siempreverde estacional, bosque semisempreverde estacional, bosque deciduo estacional, matorral espinoso, arbustal de cactáceas, desiertos), c) formaciones montanas (bosque pluvial montano bajo, bosque pluvial montano o bosque nublado, arbustal denso montano, bosque montano alto, matorral enano o bosque de musgos, páramo, tundra), d) formaciones secas siempreverdes (bosque pluvial seco, bosque siempreverde seco, matorral siempreverde seco y matorral litoral, arbustal denso siempreverde seco y arbustal denso litoral, arbustal siempreverde, vegetación de pavimento rocoso), e) formaciones estacionales de pantano (bosque estacional de pantano, matorral estacional de pantano, arbustal denso estacional de pantano, sabana), y f) formaciones de pantano (bosque de pantano y manglar, matorral de pantano, arbustal denso de pantano, pantano herbáceo).

Así como la clasificación de Beard se ha difundido en el trópico americano, el sistema de clasificación de Yangambi se ha utilizado en África desde 1956. Este sistema fue elaborado por una comisión técnica del

Consejo Científico para el África al Sur del Sahara y constituye el resultado de la aplicación de la experiencia de un conjunto de investigadores de la vegetación del África. Se ha aplicado posteriormente en algunas regiones del Asia, como, por ejemplo, en la India y en Brasil, México, etc. con las modificaciones y subdivisiones que exigen las peculiaridades locales.⁽⁵⁾

La clasificación de Yangambi comprende 21 formaciones, caracterizadas por la fisonomía de la vegetación. "Formación", para esta clasificación, es un conjunto vegetal que imprime al paisaje un aspecto particular y resulta de la agrupación de un conjunto de especies con una forma biológica dominante. Cada formación se representa mediante un diagrama tridimensional de una porción de la formación, que permite comparar los patrones estructurales. Estas representaciones, a diferencia de las de Richards, son cualitativas y no es necesario medir los parámetros de la vegetación.

Si bien el sistema es básicamente fisonómico, toma en cuenta factores ecológicos que influyen en el tipo de vegetación, al precisar las descripciones y la nomenclatura. Sin embargo, a diferencia de la clasificación de Beard, no se establecen jerarquías ni se relacionan las formaciones mediante su ordenación en un gradiente ambiental. Asimismo, se enfatizan los tipos de vegetación leñosa y se recomienda que se profundice en lo que se refiere a las formaciones de tipo herbáceo y de altura, especialmente para introducirlas en las regiones intertropicales del continente americano. Montoya-Maquín⁽¹⁰²⁾ hace una revisión completa del sistema, en la cual incluye la clave, los diagramas tridimensionales y ejemplos de su aplicación.

Las formaciones según el sistema de Yangambi son; a) bosque denso húmedo siempreverde, b) bosque denso húmedo semidecídulo, c) bosque denso seco, d) matorral, e) bosque denso húmedo de montaña, f) bosque denso seco de montaña, g) bosque de bambú, h) manglares, i) bosque pantanoso, j) bosque periódicamente inundado, k) bosque ripícola, l) bosque claro, m) sabana con bosque claro, n) sabana arbolada, o) sabana arbustiva, p) sabana herbácea, q) estepa arbórea o arbustiva, r) estepa herbácea o graminoide, s) pradera acuática, t) pradera pantanosa, y u) pradera de alta montaña.

A partir de los sistemas mencionados se han realizado otras clasificaciones a nivel local, modificando y adaptando las definiciones y criterios según las características de la zona y los objetivos del estudio. Por ejemplo, en un estudio en primera aproximación de la estructura y fisonomía de la vegetación semiárida y subhúmeda de una zona tropical (Estado Falcón, Venezuela),⁽⁹⁷⁾ se utilizó el enfoque de Fosberg, pero no su clave, y se incluyeron algunos de los criterios de Küchler. El objetivo era confeccionar un mapa de la vegetación actual que sirviera para estratificar la región con miras a estudios y acciones futuras. A partir de las descripciones de las comunidades censadas se procedió a la clasificación fisonómica jerárquica de la vegetación. Mediante la comparación visual de todos los diagramas fisonómicos (**Fig. 18**) se agruparon aquellas comunidades de estructura parecida, es decir aquellas cuyas representaciones gráficas se asemejaban. De esta manera se identificaron los "grupos estructurales", caracterizados por la estructura vertical y horizontal. La estructura vertical se refiere a la disposición de las simorfias en estratos y es un carácter fácilmente apreciable en el diagrama. La estructura horizontal se refiere a la cobertura del estrato dominante y también es fácilmente visualizada en el gráfico. Los grupos estructurales constituyen la segunda jerarquía del sistema de clasificación. Los grupos estructurales se agruparon conforme al tipo biológico dominante y que, por lo tanto,

los caracterizaba. Así quedaron delimitados los "grupos estructurales primarios", tomando en cuenta la simorfia dominante. Los grupos estructurales primarios constituyen la primera jerarquía del sistema. La tercera jerarquía de esta clasificación es la de los "tipos fisonómicos", que surgen de la división de cada grupo estructural basada en caracteres funcionales: periodicidad del follaje y presencia de espinas. La asignación de valores a los atributos funcionales se hizo según la cobertura por especie. Una vez constituidas las clases de las distintas jerarquías, se definió cada clase, tomando como intervalos y umbrales los datos de campo. Se utilizaron los criterios que mejor expresaran las diferencias entre las comunidades. Se empleó la nomenclatura aceptada a nivel internacional, descartando los nombres locales poco precisos que pueden conducir a error. Se diseñaron claves para facilitar la comprensión y el uso de la clasificación. En la **Tabla IX** se indican las categorías empleadas en la cartografía. Los resultados se consignaron en tablas fisonómicas (**Fig. 25**), en las que se representa la cobertura de todos los tipos biológicos en cada una de las comunidades censadas. En cada tabla, las muestras se agrupan de acuerdo con el tipo fisonómico y se ordenan según su grado de complejidad. Las tablas fisonómicas constituyen una presentación sintética que permite corroborar gráficamente la clasificación y apreciar las variaciones dentro de cada grupo estructural primario y entre grupos.

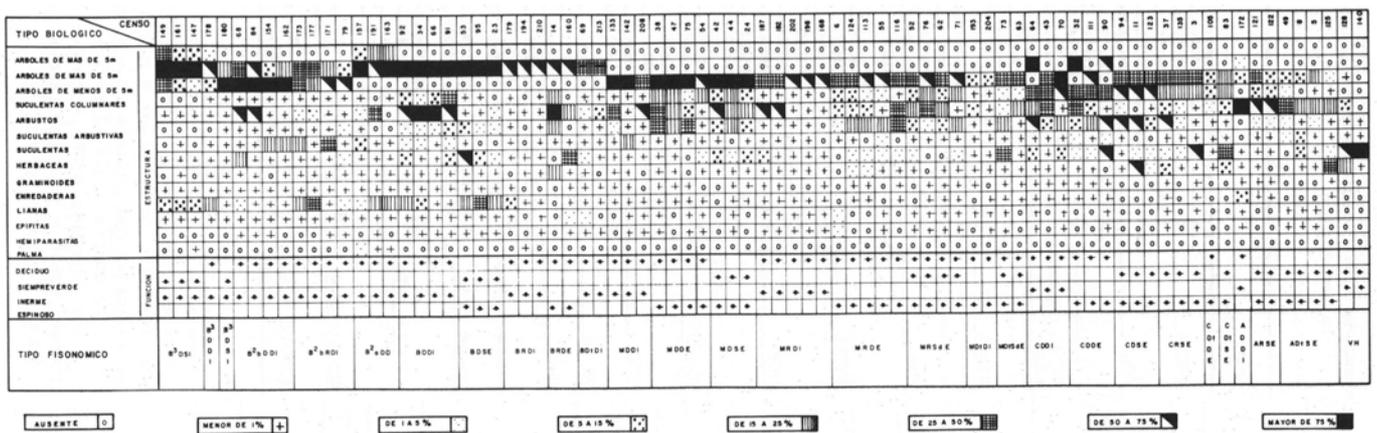


Fig. 25. Tablas Fisonómicas. Explicación en el texto. Datos provenientes del estudio de la vegetación realizado en Falcón, Venezuela.(97)

SISTEMAS INFORMALES DE CLASIFICACIÓN FLORÍSTICA

Al igual que en las clasificaciones fisonómicas, los sistemas de clasificación florística se han originado casi simultáneamente en distintas partes del mundo y han tenido una evolución paralela a partir de comienzos del siglo XIX, en la que han influido las características de la vegetación de las zonas en que se originaron. Existen varias tradiciones o escuelas que difieren en cuanto a las definiciones y jerarquizaciones de las clases, a los métodos de muestreo y a las variables empleadas en la obtención de datos y en el análisis. Whittaker^(166, 172) y Shimwell⁽¹³⁸⁾ ofrecen interesantes relatos acerca de la ecología de las escuelas fitosociológicas mundiales, así como de los principales aspectos de disidencia.

Tabla IX: Sistema de Clasificación Fisonómica de la Vegetación

Grupo Estructural Primario	Grupo Estructural			Tipo Fisonómico*	
LA VEGETACION domina el paisaje	BOSQUE	3 Estratos	denso	s-v inerme	B ³ DSI
				dec inerme	B ³ DDI
				s-dec inerme	B ³ DsDI
		2 Estratos	denso	s-v inerme	B ² bDSI
				dec inerme	B ² bDDI
				s-dec inerme	B ² bDSdI
		bajo	denso	s-v inerme	B ² bRDI
				dec inerme	B ² bRDI
				s-dec inerme	B ² bRDI
		2 Estratos	denso	s-v inerme	B ² aDDI
				dec inerme	B ² aDDI
				s-dec inerme	B ² aDDI
	MATORRAL	denso		dec inerme	BDI
				dec espinoso	BDDE
				s-v inerme	BDSI
				s-v espinoso	BDSE
				s-dec inerme	BDSdE
				s-dec espinoso	BDSdE
		ralo		dec inerme	BRDI
				dec espinoso	BRDE
				s-v inerme	BRSE
				s-v espinoso	BRSE
				dec inerme	MDDI
				dec espinoso	MDDE
denso		s-v inerme	MDSE		
		s-v espinoso	MRDI		
		s-v espinoso	MRDE		
		s-dec inerme	MRSI		
		s-dec espinoso	MRSdI		
		s-dec espinoso	MR SdE		
ralo		dec inerme	CD DI		
		dec espinoso	CDDE		
		s-v inerme	CDSE		
		s-v espinoso	CRDI		
		s-dec inerme	CRSE		
		s-dec espinoso	CRSdE		
denso		dec inerme	ADDI		
		dec inerme	ARDI		
		dec espinoso	ARDE		
		s-v inerme	ARSE		
		s-v espinoso	ARSE		
		s-v espinoso	ARSE		
EL SUSTRATO domina el paisaje	bosque dtco.	dec inerme	BDtDI		
		s-v espinoso	BDtSE		
	matorral dtco.	dec inerme	MDtDI		
		dec espinoso	MDtDE		
		s-dec espinoso	MDtSE		
	cardonal dtco.	dec espinoso	CDtDE		
		s-v espinoso	CDtSE		
	arbustal dtco.	dec inerme	ADtDI		
		s-v espinoso	ADtSE		
	VH			VH	
				VH	

La primera sigla corresponde a la inicial del grupo estructural primario; el superíndice indica el número de estratos arbóreos; la segunda sigla corresponde a la cobertura (D = denso; R = ralo; Dt = desértico); la tercera a la periodicidad del follaje (S = siempreverde; D = decíduo; Sd = semidecíduo), y la cuarta sigla al carácter estructural (E = espinoso; I = inerme). Por ejemplo: B3DSI = bosque de tres estratos denso siempreverde inerme; MRSde = matorral ralo semidecíduo espinoso; VH = vegetación herbácea. Matteucci y col. (97)

De todos estos sistemas, los originados en las Escuelas de Clements, en América del Norte, y de Zürich - Montpellier, en Europa, son los que han tenido mayor influencia en el desarrollo de la fitosociología hasta nuestros días. El sistema original de Clements ha sido abandonado, pero de él se han rescatado los tipos de dominancia para utilizarlos en la clasificación informal de la vegetación. En cuanto a la Escuela Zürich - Montpellier, el exponente más notable de ella ha sido Josías Braun - Blanquet, cuyo sistema de clasificación se ha perpetuado, con modificaciones menores, hasta nuestros días.

1. Tipos de Dominancia

La clasificación de la vegetación en tipos de dominancia se basa en la presencia de unidades dominadas por especies distintas en una formación dada. Según Clements, (28) las formaciones se dividen en asociaciones definidas por sus especies dominantes; las asociaciones difieren entre sí en respuesta a variaciones climáticas

locales dentro de la región. Recientemente, se ha preferido reservar el término "asociación" para las unidades de vegetación definidas por el conjunto de especies características, tal como se emplea en el sistema de Braun - Blanquet, y llamar "tipo de dominancia" a las unidades de vegetación, definidas según las especies dominantes, de la tradición de Clements.

El sistema de clasificación de Clements era jerárquico y se basaba en la hipótesis del monoclímax, que establece que en una región particular, en la que prevalece un clima homogéneo, todas las sucesiones conducen a un solo tipo de comunidad o clímax climático. La "formación" correspondiente al clímax se dividía en "asociaciones" caracterizadas por especies dominantes y éstas se subdividían en "consociaciones" definidas por una sola especie dominante. La jerarquía siguiente eran las "sociedades", caracterizadas por especies subdominantes de forma de crecimiento distinta a las dominantes. Todas estas clases pertenecían al clímax. Las clases correspondientes en los estados sucesionales se llamaban: formies, asocies, consocies y socies. También se reconocían proclímaxes o comunidades estabilizadas que no eran consideradas clímaxes verdaderos. En ese caso, las clases se denominaban lociación, lamiación, sociación, etc.

El sistema ha sido abandonado porque se basa en un concepto que ya no se acepta: el monoclímax, el cual ha sido reemplazado por la hipótesis del policlímax. Según esta hipótesis en una región climática puede haber varias comunidades clímax estables en equilibrio con los factores del hábitat local. Estas comunidades autoperpetuantes constituyen un paisaje clímaxico formado por un mosaico de clímaxes edáficos, topográficos o ecoclimáticos. Por otro lado, el sistema de Clements es deductivo y se basa en relaciones sucesionales hipotéticas, a menudo difíciles de comprobar.

La clasificación de la vegetación en tipos de dominancia, que es monotética y divisiva, es subjetiva. Tiene ventajas prácticas, por ser rápida y fácil de realizar; sin embargo, no constituye una base segura para interpretar patrones ambientales, ni para tomar decisiones en lo que se refiere a la identidad, la escala o el número de unidades.⁽¹⁷⁰⁾

El significado ecológico de las unidades depende de la distribución de la abundancia de la especie dominante a lo largo del gradiente ambiental. El primer problema que se plantea en dicho sistema, ya tratado en el capítulo 3, consiste en definir la dominancia. En segundo término, es necesario decidir si para definir los tipos se utilizará un dominante o un conjunto de dominantes, o si se elegirán dominantes de un estrato particular o de todos los estratos. En algunas regiones se da una especie dominante notable, pero esto no siempre ocurre y frecuentemente la dominancia es compartida. La existencia de una o de varias especies dominantes depende del tipo de distribución de la abundancia a lo largo de los gradientes ambientales (capítulo 1). Puede haber dos o más poblaciones de distribución similar; dos especies con distribución amplia y picos no coincidentes, pero con un amplio intervalo de superposición; varias poblaciones con amplios intervalos de superposición y picos desplazados. También puede haber una especie dominante de intervalo amplio con varias subdominantes que ocupan porciones diferentes del intervalo de la anterior. En el primer caso, habrá que decidir si el tipo de dominancia se define por una o por todas las especies de distribución similar. En el segundo caso, será necesario decidir si el gradiente se divide en tres tipos de dominancia distintos, en cada uno de los cuales hay una u otra especie o ambas; en dos tipos de dominancia particionando la zona de

superposición entre ambos tipos; o en un tipo de dominancia con ambas especies como codominantes. En el tercer caso, el conjunto de especies de distribución parcialmente superpuesta puede considerarse un grupo (grupo comodal) que caracteriza un tipo de dominancia, dividiéndolo en subtipos dominados por cada una de las especies del grupo; o puede subdividirse en tantos grupos como especies codominantes hay.⁽¹⁷³⁾ En la **Tabla X** se da un ejemplo de esta situación.

Tabla X. Grupo Comodal de Especies Dominantes

Especies \ Censos	Censos																					
	14	15	13	16	17	20	19	18	11	12	2	3	1	10	9	8	7	6	5	4		
9. <i>T. billbergii</i>	3	3	2	3	3	4	4	4	1	+		+		+	+	1	+	3	+	+		
8. <i>P. juliflora</i>			+	+	+	1	1	2	2	3	5	2	+	+	+	2	+	+		+		
2. <i>B. cumanensis</i>	+		+	+	+	+	+	+				3	3	4	2	+	1	+	+	3	3	
4. <i>B. arborea</i>				+	+	+	+	+	1			+	1	2	3	3	3	+		+		
7. <i>P. rhamnoides</i>	3				+	+	+								+	2	3	4	4	3		
1. <i>B. viscosa</i>			+	+					+	+	3		+	3	+	+	+	+	+	+	3	
3. <i>B. chrysantha</i>												+	+	1	+	+	+	+	3	3		
5. <i>C. linearis</i>						+	+	+	+	+	2	+	3	+				+	+			
6. <i>Phyllanthus spp.</i>	1		+	+								2				+		3	+	2		
	E								D		A		C		B							

Ejemplo de continuum, en que distintas especies dominan en distintas porciones del cenocline, el cual podría subdividirse en cinco grupos de acuerdo con la especie dominante en el estrato superior: A: *B. cumanensis* ; B: *P. rhamnoides* ; C: *B. arborea* ; D: *P. juliflora* ; E: *T. billbergii*.⁽⁹⁷⁾

Así, el tipo de dominancia no puede ser considerado como una unidad estándar, ni permite la elaboración de un sistema jerárquico formal. Es útil como una primera aproximación, para detectar patrones burdos, para estratificar una región, o para designar comunidades cuyas características se comparan.

La definición del tipo de dominancia queda al criterio del investigador y depende del objetivo del estudio y de las características generales de la vegetación. El criterio de selección de los grupos de especies dominantes se basa en la detección de unidades consistentes entre sí en los intervalos de variación ambiental y florística que abarca. Una vez definidos y delimitados los tipos de dominancia, es posible agruparlos según distintos criterios; a) por la fisonomía, en formaciones; b) por su relación entre especies, en tipos colectivos; c) por su relación sucesional, en complejos climácicos; d) por su relación ambiental, en series ecológicas formadas por un continuum de tipos de dominancia a lo largo de un gradiente complejo; o en complejos de comunidad o mosaicos si en lugar de un gradiente existe un patrón ambiental.⁽¹⁷³⁾

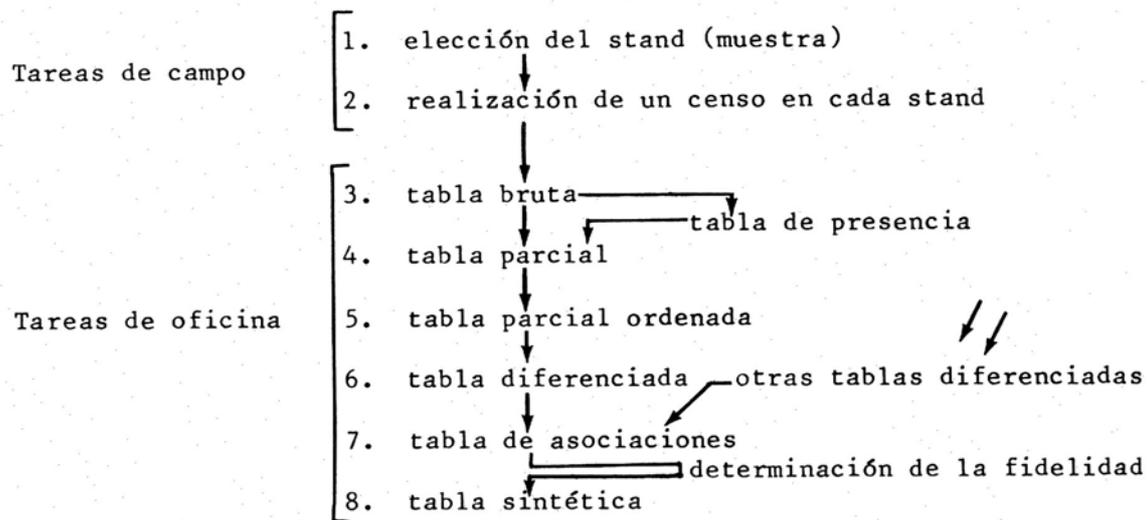
Los tipos de dominancia también pueden subdividirse atendiendo a las especies dominantes de los estratos inferiores, o a las subdominantes .

2. El Sistema de Braun-Blanquet

Este sistema se basa en la premisa de que la composición florística total de una porción de la vegetación es la que mejor expresa las relaciones entre los distintos tipos de vegetación y entre éstos y el ambiente. Las comunidades vegetales se conciben como tipos de vegetación determinados por su composición florística. Algunas de las especies de la comunidad son más sensibles que otras y expresan más claramente esas relaciones; es el caso de las *especies diagnósticas*, que comprenden las especies características, las diferenciales y las acompañantes. Las especies características son aquellas que están relativamente restringidas a los censos o muestras provenientes de un sintaxon (unidad de vegetación de una jerarquía dada) determinado y, por lo tanto, lo caracterizan e indican su ambiente; en general, definen la asociación. Las *especies diferenciales* son las que aparecen en un conjunto de los censos provenientes de un sintaxon, pero no en otro conjunto del mismo; se emplean para definir sintaxones inferiores y en general distinguen subasociaciones dentro de una asociación. Las *especies acompañantes* no son ni características ni diferenciales, pero aparecen en una proporción elevada de los censos de un sintaxon. Las especies características corresponden a los grados 3, 4 y 5 de fidelidad y las especies acompañantes al grado 2 de fidelidad (véase el capítulo 3). Las especies diagnósticas sirven para organizar las comunidades en una clasificación jerárquica, donde cada jerarquía corresponde a un sintaxon (análogo a taxon en la taxonomía). La asociación es la unidad básica o sintaxon fundamental (análogo a la especie). Los sintaxones están definidos por las especies diagnósticas.

El objetivo principal del estudio de las comunidades es la búsqueda de una unidad comparable a la especie. Así, para Braun-Blanquet⁽¹⁹⁾ la "asociación" es una unidad abstracta que puede estudiarse y describirse a partir de una muestra de individuos (censos), de la misma manera que la especie se describe a partir de una muestra de individuos (organismos).

Los métodos y técnicas ideados para aplicar el sistema son relativamente sencillos, aunque engorrosos. No requieren el uso de computadoras, aunque recientemente se han diseñado programas para computadoras que facilitan mucho la manipulación de las tablas, permitiendo manejar un número mayor de censos.^(105, 106, 77,151,153,155) Los pasos seguidos se resumen en el esquema siguiente:



Las tareas de campo comienzan con la elección de una zona uniforme o stand, en el cual se ubica la unidad de muestreo. Es requisito esencial que el stand sea uniforme u homogéneo en cuanto a las características florísticas, fisonómicas y ambientales. Esta fase es totalmente subjetiva. Cuanto mejor se conozca la región y más clara sea la estratificación o subdivisión inicial, mayor es la probabilidad de que la elección del stand sea correcta. La selección del tamaño de la unidad de muestreo se basa en el concepto de área mínima (capítulo 1).

En la unidad de muestreo ubicada en el stand seleccionado se realiza un censo que consiste básicamente en anotar la lista completa de especies presentes y en adjudicar a cada una un valor estimado de su abundancia y de su sociabilidad. Al evaluar la abundancia, que se hace visualmente, se utiliza una escala de cobertura - abundancia de cinco puntos (**Tabla XI**). El término abundancia en este caso se refiere a la densidad de los individuos de una especie en una muestra dada. Es decir, la escala abarca tanto la cobertura como la densidad, en los intervalos de baja cobertura. La sociabilidad es una expresión del patrón espacial horizontal de la especie y es una medida de agregación de los individuos de una especie. Se distinguen cinco clases; 1) solitarias, 2) agrupadas en penachos o grupos densos pequeños, 3) en manchones o cojines pequeños, 4) en manchones grandes o colonias pequeñas, y 5) en colonias o poblaciones puras. A partir del conjunto de censos se elabora una **tabla bruta** (**Tabla XII**). En ella se van incorporando los censos a medida que se los registra en el campo o, si la tabla se prepara una vez concluida la recolección de datos, se adopta algún criterio que simplifique la tarea y ahorre tiempo. Por ejemplo, se colocan próximos los censos que parecen más similares en cuanto a las especies dominantes, a la presencia o ausencia de determinadas especies, o a algún factor ambiental. Simultáneamente las especies se agrupan según su forma de vida o bien según la similitud de distribución estimada *a priori* a consecuencia de la experiencia adquirida durante el relevamiento.

En la **tabla de presencia** se ordenan las especies por orden decreciente de presencia. La elaboración de esta tabla es optativa y depende del volumen de información a analizar. Si el número de especies y de censos no es muy grande puede obviarse esta etapa. En la tabla bruta o en la tabla de presencia, se observará que algunos grupos de especies se encuentran juntos en los mismos censos y que algunos de esos grupos son excluyentes entre sí. Se subrayan de manera diferente los grupos excluyentes; las asociaciones positivas entre

especies son tan importantes para el análisis como las asociaciones negativas. Estos grupos asociados excluyentes son las especies diagnósticas tentativas.

Tabla XI: Escala de Cobertura - Abundancia de Braun - Blanquet

r	uno o pocos individuos.
+	menos de 5% de cobertura y ocasional.
1	abundante, pero con cobertura muy baja; o menos abundante y con mayor cobertura, pero ésta siempre menor que 5%.
2	muy abundante y menos de 5% de cobertura; o menos abundante y 5 a 25% de cobertura.
3	25 a 50% de cobertura, independientemente del número de individuos.
4	50 a 75% de cobertura, independientemente del número de individuos.
5	75 a 100% de cobertura, independientemente del número de individuos.

Las coberturas se estiman como porcentaje de la superficie de la unidad muestral.

A partir de la tabla con el subrayado mencionado se elabora la *tabla parcial*, de la cual se eliminan todas las especies cuya presencia es muy alta o muy baja, ya que éstas proveen poca información. En general, se eligen como umbrales de presencia 60 y 5% descartándose las especies con valores mayores de 60% o menores de 5%. En esta tabla se ordenan las especies, ubicando en un mismo grupo las asociadas positivamente. En la siguiente tabla parcial, se ordenan los censos colocando juntos aquellos que contienen el mismo grupo de especies asociadas. Este ordenamiento requiere la elaboración de varias tablas parciales con arreglos sucesivos, hasta que quedan delimitados los tipos de comunidades, cada uno de los cuales se caracteriza por un grupo distinto de especies diagnósticas y está formado por un grupo determinado de censos.

En la tabla diferenciada se transcribe la tabla parcial y se agrega el resto de las especies que habían sido descartadas en la tabla parcial transitoriamente para facilitar la manipulación de los datos (**Tabla XIII**). Esta tabla constituye una hipótesis de trabajo, que se verifica por tres vías; corroboración con otros conjuntos de censos de la misma región, representación cartográfica de los tipos de comunidad y coincidencia entre los tipos de comunidad y los patrones ambientales. El hallazgo de esta coincidencia confirma empíricamente la existencia real de las comunidades y permite asignar un valor indicador al grupo ecológico que caracteriza a cada una de ellas.

Tabla XII. Tabla Bruta Especies / Censos

ESPECIES	CENSOS																														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	
1 <i>Acacia aff glomerosa</i>					+	2	1	+																						1	
2 <i>Acacia macracantha</i>														1					+											+	
3 <i>Acacia tamarindifolia</i>									+	+																					
4 <i>Acacia tortuosa</i>	3										3	2	1		+	1	+		+	+		1	+		+				+		
5 <i>Achatocarpus nigricans</i>					+		+							+	+	1						1								+	
6 <i>Apoplanesia cryptopetala</i>						4	1	3	3	+																					
7 <i>Aspidosperma cuspa</i>					+		+	+		+																				+	
8 <i>Aspidosperma ulei</i>					3		+	+																						+	
9 <i>Bauhinia guianensis</i>					+	+	+		+											+	+	+						+	+	+	
10 <i>Belencita nemorosa</i>					+		+	+																		+					
11 <i>Bourreria cumanaensis</i>	+	1	2	+	1				+	+	+				+				1						+	+				+	
12 <i>Bulnesia arborea</i>	+	2	2	3		+	+	+	+	+	3		1					+	1	1				+	+	3				+	
13 <i>Bumelia obtusifolia</i>	1									+							+						+	+				+			
14 <i>Bursera karsteniana</i>										+				+									+	+		1				+	
15 <i>Bursera simarouba</i>							+	+	+													+	+						+	+	+
16 <i>Bursera tomentosa</i>									+												+										
17 <i>Caesalpinia coriaria</i>	+	+	+	2						+	3	1	2					4	2	1				1	2	3					
18 <i>Caesalpinia mollis</i>										+				+							+										
19 <i>Calliandra tergemina</i>						+	+	1		+												+									
20 <i>Capparis flexuosa</i>														1							+							+	+		
21 <i>Capparis hastata</i>						+	+	+	+					3	2	4					+	1	+				3	+	+	2	+
22 <i>Capparis indica</i>					+			+	+													+								+	
23 <i>Capparis linearis</i>												1								1				+						+	
24 <i>Capparis odoratissima</i>	+	2	2	1					+	+	2	1	+		1	1	1	2	2		+	+	+	1		+		+	+	+	
25 <i>Capparis pachaca</i>							+	+		+						+					+	+						+	+		
26 <i>Capparis tenuisiliqua</i>					+	1	+	+		+					2						1	2				1	+	+	1		
27 <i>Capparis verrucosa</i>					+	1	+	+		+					+						+							+	+	+	+
28 <i>Casearia tremula</i>					+			+																							
29 <i>Casearia zyzyphoides</i>					+																+	+						+	+		
30 <i>Cassia emarginata</i>											+							+	+						+			+			
31 <i>Castela erecta</i>	4	3	3	1								3	4	1				2	3	2				3							
32 <i>Cercidium praecox</i>	+	3	2	2								3	3	2					3	3				1		+					
33 <i>Cephalocereus moritzianus</i>					+	+	+		+	+					+	+	+				+	+				+			+		
34 <i>Cnidoscolus urens</i>	+	1	+	+		+	+	+	+		+	+						+	1	+				+				+		+	
35 <i>Coccoloba spp.</i>						+	+	+	+						2		+				+	1								+	1
36 <i>Croton heliaster</i>	1								+						4							4	4		1	+	2			5	
37 <i>Diphysa carthagenensis</i>												+												+							
38 <i>Eugenia spp.</i>						+	+	3	+					1	+	+				1	1							+	2		
39 <i>Geoffroea spinosa</i>													+	2	2													+		2	
40 <i>Guapira ferruginea</i>						+	+	2	+	+																			+		
41 <i>Guapira spp.</i>						+	+	+	+						1	+					+	+	+				+	+	+	+	
42 <i>Gyrocarpus americanus</i>					+		+	+																							
43 <i>Haematoxylon brasiletto</i>	2	1											+								+				2	1					
44 <i>Helietta pleeana</i>					1	+	1	+			3																	+	+		+
45 <i>Humboldtella arborea</i>					+	+	+	+		+											+		+								2
46 <i>Ipomoea carnea</i>	+	3	1	5			+	+		+	3	2				+		2		4				+	3					+	
47 <i>Jacquinia caracasana</i>	1									+			+										+	+						+	
48 <i>Jacquinia revoluta</i>							+								+								+	+			+				
49 <i>Jatropha gossypifolia</i>			+	+							+	+	+		+	+	+						+	+		+	+				
50 <i>Lonchocarpus atropurpureus</i>						+	+	+		+																					+
51 <i>Machaerium spp.</i>					1	1	+	2		+												1						5	3	+	+
52 <i>Machaonia ottonis</i>									1	+																					
53 <i>Malpighia pinnatifolia</i>										+				+		+							3			+		1		+	+
54 <i>Maytenus spp.</i>						+	+	+	+						+	+					+	3	1				+	+	1	+	
55 <i>Mimosa arenosa</i>	+	1	1	2								2	2						2	2				+	+	+	+	+			
56 <i>Morisonia americana</i>					+		+									+	+						+				2	+	+		
57 <i>Paullinia pinnata</i>														+	+						+	+	+						+	+	
58 <i>Pereskia guamacho</i>		2	2	+		+	+			3	2							+	1	+						3	1				
59 <i>Phyllanthus botryanthus</i>					+		+			+																					
60 <i>Phyllostylon rhamnoides</i>					+	+	+	+		+										+	+										
61 <i>Pilocarpus spp.</i>							5	+		4																			+		1
62 <i>Pithecellobium unguis-cati</i>	1	2	1	2	+		+			1	2	1	2	+	4	2	+	1				+	+	1		3	3				
63 <i>Platymiscium diadelphum</i>					+	+	+	+								+							+	+				+			+

Tabla XII . (continua)...

Metodología para el Estudio de la Vegetación

ESPECIES	CENSOS																														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	
64 <i>Plumeria pudica</i>					+	+	+	+	+	+				+							+	+								+	
65 <i>Prosopis juliflora</i>	+	3	4	4					+		4	3	1		+	+	4	3	3				1	2	2				+	+	
66 <i>Pseudobombax septenatum</i>					+	+	+	+														+		+						+	+
67 <i>Randia gaumeri</i>														+	2	+					1	+					1			+	+
68 <i>Ritterocereus spp.</i>	+	3	2		+				+		4	3	4		+		3	2	2		+		+	2	4				+	+	
69 <i>Ruprechtia ramiflora</i>				+	2											+	+													1	
70 <i>Ruprechtia sp.</i>															+						+	+									
71 <i>Seguiera americana</i>					+	+										+					+								+	+	
72 <i>Simira klugii</i>					+	+	+	1								4					+									1	
73 <i>Tabebuia billbergii</i>		1			+	+	+	+			3						+		1					4	+			+	1		
74 <i>Tabebuia chrysea</i>					1																										
75 <i>Talisia olivaeformis</i>					+	+	+	+		+						+						+	+					+	+	+	
76 <i>Ximenia americana</i>										+											+	+									
77 <i>Zanthoxylum monophyllum</i>									+	+					+																
78 <i>Zanthoxylum pterota</i>															+	+															
79 <i>Ziziphus saeri</i>															+	+												+		+	

Treinta censos provenientes de un estudio de la vegetación realizado en el Estado Falcón, Venezuela,⁽⁹⁷⁾ que comprenden climas semiáridos a subhúmedos y altitudes de 15 a 1000 m. Se incluyen las especies de plantas leñosas (árboles, arbustos y lianas) en orden alfabético. La abundancia se evaluó mediante una escala de coberturas de Baun - Blanquet modificada (Tabla VI). En el censo N° 10 aparecen once especies que sólo se registraron allí: *Bauhinia emarginata*; *Caesalpinia granadillo*; *Amyris ignea*; *Lonchocarpus violaceus*; *Calliandra minutifolia*; *Calliandra aff magdalenae*; *Abutilon sp.*; *Helicteres baruensis*; *Adelia ricinella*; *Acacia aff paniculata*; *Bauhinia cumanensis*.

Tabla XIII. Tabla Diferenciada

ESPECIES	CENSOS																														
	13	23	1	3	4	18	12	2	19	17	11	24	25	5	28	9	30	6	7	8	21	20	22	29	27	16	15	14	26	10	
17 <i>Caesalpinia coriaria</i>	2	1	+	+	2	2	1	+	1	4	3	2	3																	+	
55 <i>Mimosa arenosa</i>	2	+	+	1	2	2	2	1	2			+	+																		
32 <i>Cercidium praecox</i>	2	1	+	2	2	3	3	3	3		3		+																		
31 <i>Castela erecta</i>	1	3	4	3	1	3	4	3	2	2	3																				
49 <i>Jatropha gossypifolia</i>	+	+		+	+		+		+	+	+	+														+	+				
68 <i>Ritterocereus spp.</i>	4	+	+	2		2	3	3	2	3	4	2	4	+	+	+					+										
11 <i>Bourreria cumanensis</i>			+	2	+		+	1	1		+	+	+			+	1													+	
46 <i>Ipomoea carnea</i>		+	+	1	5		2	3	4	2	3	3				+			+	+							+			+	
58 <i>Pereskia guamacho</i>					2	1	2	2	+	+	3	3	1	+						+	+									+	
34 <i>Cnidioscolus urens</i>			+	+	+	1	+	1	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+											
73 <i>Tabebuia billbergii</i>								1	1	+	3	4	+	+	+	1	+	+	+												
60 <i>Phyllostylon rhamnoides</i>						+					+			+						+	+	+								+	
40 <i>Guapira ferruginea</i>														+	+		+	+	2											+	
1 <i>Acacia aff glomerosa</i>														+		1	2	1	+												
8 <i>Aspidosperma ulei</i>														3		+	+	+													
7 <i>Aspidosperma cuspa</i>														+		+	+	+												+	
6 <i>Apoplanesia cryptopetala</i>																3		4	1	3										+	
61 <i>Pilocarpus spp.</i>															+		1		5	+										4	
42 <i>Gyrocarpus americanus</i>					+									+	+			+	+												
44 <i>Helietta pleeana</i>														1	+	+	+	1	+					+						3	
45 <i>Humboldtiella arborea</i>														+		2	+	+	+		+	+								+	
66 <i>Pseudobombax septenatum</i>											+			+		+	+	+	+			+	+							+	
72 <i>Simira klugii</i>														+		1	+	+	1			+			4					+	
51 <i>Machaerium spp.</i>											1	3		+	1	+	2				1		+	5						+	
27 <i>Capparis verrucosa</i>											+	+		+	1	+	+			+			+	+	+	+				+	
75 <i>Talisia olivaeformis</i>											+	+		+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+				+	
15 <i>Bursera simarouba</i>														+	+	+	+	+	+		+	+	+							+	
63 <i>Platymiscium diadelphum</i>																+	+	+	+	+	+	+	+		+	+				+	
64 <i>Plumeria pudica</i>														+	+	+	+	+	+		+	+	+					+		+	
54 <i>Maytenus spp.</i>															+	+	+	+	+		3	+	1	1	+	+	+	+		+	
9 <i>Bauhinia guianensis</i>														+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		+	
26 <i>Capparis tenuisiliqua</i>														+	+		1	+	+		1		2	1	+		2		1	+	
21 <i>Capparis hastata</i>														+	+	+	+	+	+		1	+	+	2	+	4	2	3	3	+	
41 <i>Guapira spp.</i>															+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	1		+	+	
33 <i>Cephalocereus moritzianus</i>														+	+		+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
38 <i>Eugenia spp.</i>														2	3			+	+			1	1	+	+	+	+	1		+	
56 <i>Morisonia americana</i>														+	+			+			+	+	+	+	+	+	+	+	2	+	
25 <i>Capparis pachaca</i>																					+	+	+	+	+	+	+	+		+	
57 <i>Paullinia pinnata</i>																+					+	+	+	+	+	+	+	+		+	

Tabla XIII. (continua)...

Metodología para el Estudio de la Vegetación

ESPECIES	CENSOS																				III _a													
	13	23	1	3	4	18	12	2	19	17	11	24	25	5	28	9	30	6	7	8		21	20	22	29	27	16	15	14	26	10			
48 <i>Jacquinia revoluta</i>																					+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
36 <i>Croton heliaster</i>												1	+									4	4	5			4	2	+					
53 <i>Malpighia pinnatifolia</i>																						+	3	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
67 <i>Randia gaumeri</i>																							1	+	+	+	2	+	1					
78 <i>Zanthoxylum pterota</i>																						4	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
24 <i>Capparis odoratissima</i>	+	+		2	1	2	1		2	1	2	1			+	+						+	+	+		1	1	+	+	+	+			
62 <i>Pithecellobium unguis-cati</i>	2	1		1	2	1	1			+	2		3	+								+	+			2	4	+	3	1				
12 <i>Bulnesia arborea</i>	1	+		2	3	1			1	+	3	+	3			+	+	+	+	+													+	
65 <i>Prosopis juliflora</i>	1	1		4	4	3	3		3	4	4	2	2		+	+								+	+	+	+							
4 <i>Acacia tortuosa</i>	1	1					+	2		1	3	+										+	+	+		+	+	+						
35 <i>Coccoloba spp.</i>																+	1	+	+				+	1	+	+	2	+					+	
47 <i>Jacquinia caracasana</i>	+	+																						+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
5 <i>Achatocarpus nigricans</i>														+		+	+							1		1	+	+	+	+	+	+	+	
69 <i>Ruprechtia ramiflora</i>					+	2			+	+	+														1	+								
13 <i>Bumelia obtusifolia</i>		+							+			+		+																				+
14 <i>Bursera karsteniana</i>												1										+	+	+			+	+						+
43 <i>Haematoxylon brasiletto</i>	+	2		1					+		1																							
71 <i>Segueria americana</i>													+		+	+									+	+	+							
39 <i>Geoffroea spinosa</i>							+																		2	2	2	+						
19 <i>Calliandra tergemina</i>																							+	+	1									+
22 <i>Capparis indica</i>														+	+	+									+									
29 <i>Casearia zyzyphoides</i>														+									+	+	+	+								
30 <i>Cassia emarginata</i>						+				+	+	+																					+	
50 <i>Lonchocarpus atropurpureus</i>														+				+	+	+														+
10 <i>Belencita nemorosa</i>													+	+																				+
20 <i>Capparis flexuosa</i>														+										+		+		1						
52 <i>Machaonia ottonis</i>																1								3					1	+				+
2 <i>Acacia macracantha</i>															+									+			1							
18 <i>Caesalpinia mollis</i>										+																		1	+					+
23 <i>Capparis linearis</i>		+					1	1																										
76 <i>Ximena americana</i>																							+	+										+
59 <i>Phyllanthus botryanthus</i>														+									+											+
70 <i>Ruprechtia sp.</i>																							+	+										+
77 <i>Zanthoxylum monophyllum</i>																																		+
16 <i>Bursera tomentosa</i>									+						+																			+
28 <i>Casearia tremula</i>														+																				+
37 <i>Diphysa carthagenensis</i>		+					+																											
3 <i>Acacia tamarindifolia</i>																																		+
74 <i>Tabebuia chrysea</i>													1																					
79 <i>Ziziphus saeri</i>		2																																

Se obtuvo a partir de la **Tabla XII** por reagrupamiento de los censos (explicación en el texto). Los diferentes colores separan las tres comunidades resultantes. Comunidad A: Pertenece a terrenos bajos (20 a 200 m) de las zonas semiáridas. Comunidad B: Bosques del Sistema Montañoso (180 a 1000 m) en zona de clima subhúmedo. Comunidad C: terrenos bajos (15 a 350 m) relativamente planos en la zona subhúmeda. Las líneas horizontales separan los grupos de especies diferenciales: Ia: Especies exclusivas de la Comunidad A; Ib: Especies selectivas de la Comunidad A; IIa: Especies exclusivas de la Comunidad B; IIb: Especies selectivas de la Comunidad B; IIIb: Especies selectivas de la Comunidad C; IIIa: Especies exclusivas de la Comunidad C. El censo 10 a parece al final de la tabla; por su alta riqueza específica no se agrupa con ninguna de las comunidades detectadas y es probable que se agrupe con otros censos al ampliarse el área de estudio.

Todo el procedimiento se aplica en otras regiones florísticamente similares y el conjunto de tablas diferenciadas así obtenidas se compara entre sí dando lugar a la **tabla de asociaciones**. Si los mismos tipos de comunidad se repiten en los distintos relevamientos, pueden asignarse a ellos categoría de asociación. La fase siguiente consiste en determinar la fidelidad de las especies (capítulo 3). Esto sólo puede hacerse una vez que se dispone de un buen número de censos ordenados en muchas tablas diferenciadas. Los valores de fidelidad se utilizan para diferenciar las asociaciones y para agruparlas en las jerarquías superiores. Las asociaciones se agrupan en Alianzas, éstas en Órdenes y los Órdenes se agrupan en Clases. Las Alianzas y los Ordenes tienen especies características y diferenciales propias; las Clases se distinguen por las especies características solamente.

Tabla XIV. Tabla Sintética

E s p e c i e s		Comunidad A	Comunidad B	Comunidad C
17	<i>Caesalpinia coriaria</i>	V		
55	<i>Mimosa arenosa</i>	V		
32	<i>Cercidium praecox</i>	V		
31	<i>Castela erecta</i>	V		
49	<i>Jatropha gossypifolia</i>	IV		II
68	<i>Ritterocereus spp</i>	V	III	II
11	<i>Bourreria cumanensis</i>	IV	III	II
46	<i>Ipomoea carnea</i>	IV	III	I
58	<i>Pereskia guamacho</i>	IV	III	
34	<i>Cnidioscolus urens</i>	IV	V	
73	<i>Tabebuia billbergii</i>	III	V	
60	<i>Phyllostylon rhamnoides</i>	I	III	
40	<i>Guapira ferruginea</i>		IV	
1	<i>Acacia aff glomerosa</i>		IV	
8	<i>Aspidosperma ulei</i>		III	
7	<i>Aspidosperma cuspa</i>		III	
6	<i>Apoplanesia cryptopetala</i>		III	
61	<i>Pilocarpus spp</i>		III	
42	<i>Gyrocarpus americanus</i>	I	III	
44	<i>Hellipta pleeana</i>		V	I
45	<i>Humboldtiella arborea</i>		IV	II
66	<i>Pseudobombax septenatum</i>	I	IV	II
72	<i>Simira klugii</i>		IV	II
51	<i>Machaerium spp</i>		V	II
27	<i>Capparis verrucosa</i>		V	III
75	<i>Talisia olivaeformis</i>		V	III
15	<i>Bursera simarouba</i>		IV	II
63	<i>Platymiscium diadelphum</i>		IV	III
64	<i>Plumeria pudica</i>		IV	III
54	<i>Maytenus spp</i>		V	IV
9	<i>Bauhinia guianensis</i>		IV	IV
26	<i>Capparis tenuisiliqua</i>		IV	III
21	<i>Capparis hastata</i>		IV	V
41	<i>Guapira spp</i>		III	V
33	<i>Cephalocereus moritzianus</i>		III	IV
38	<i>Eugenia spp</i>		III	IV
56	<i>Morisonia americana</i>		III	III
25	<i>Capparis pachaea</i>		II	III
57	<i>Paullinia pinnata</i>		I	IV
48	<i>Jacquinia revoluta</i>		I	III
36	<i>Croton heliaster</i>		II	III
53	<i>Malpighia punicifolia</i>			IV
67	<i>Randia gaumeri</i>			IV
78	<i>Zanthoxylum pterota</i>			III

A modo de ejemplo se presenta la **Tabla Sintética** calculada a partir de los datos de la **Tabla XIII**; sin embargo, la **Tabla Sintética** debe obtenerse a partir de la tabla de asociaciones provenientes de un conjunto de tablas diferenciadas (explicación en el texto).

La **tabla sintética** (o sintaxonómica o romana) resume la jerarquización (**Tabla XIV**). En ella se reemplazan los conjuntos de censos de cada asociación por una sola columna para cada uno, en la cual se expresa el porcentaje de presencia de cada especie según una escala de cinco puntos; I = especies presentes en 1 a 20% de los censos de la comunidad; II = especies presentes en 21 a 40% de los censos; III = especies presentes en 41 a 60% de los censos; IV = especies presentes en 61 a 80% de los censos; V = especies presentes en 81 a 100% de los censos. Esta tabla permite evaluar la fidelidad de las especies a cada comunidad. Las asociaciones se dividen en subasociaciones, variantes y facies. Las dos primeras categorías se caracterizan por sus especies diferenciales y las facies, por la marcada dominancia de una especie dada, si bien no poseen especies características ni diferenciales propias.

El sistema de clasificación de Braun - Blanquet es politético, aglomerativo y jerárquico. Ha sido criticado por ser subjetivo, por exigir demasiado tiempo para la manipulación de las tablas, por conceder excesiva importancia a la fidelidad para obtener asociaciones y por carecer de fundamento teórico. A esta última crítica

Braun - Blanquet respondió que la justificación del sistema debe ser esencialmente práctica: funciona y ha demostrado ser útil. En cuanto a la crítica acerca de la fidelidad, Braun – Blanquet⁽²⁰⁾ sostiene que la asociación es una abstracción basada en la totalidad de un conjunto de censos semejantes en cuanto a su composición florística, pero que se caracteriza no sólo florísticamente sino también ecológica, geográfica y dinámicamente. La fidelidad, junto con la constancia, se utiliza como criterio para distinguir asociaciones entre sí, una vez que han sido identificadas y comprobadas. En cuanto al tiempo requerido para la manipulación de las tablas, éste ha sido superado con el empleo de programas de computadora. Otra crítica; no se explicita la forma cómo se utiliza la información acerca del hábitat para establecer jerarquías superiores.

A pesar de las críticas, éste ha sido el sistema florístico más utilizado, aún en la actualidad. Si bien el método ha sido clasificado entre los informales por no emplear técnicas estadísticas, no lo es en el sentido de que cada etapa está lo suficientemente especificada como para que pueda ser repetido sin dificultad; esto es, dos investigadores que trabajan en zonas similares o en la misma zona pueden obtener resultados similares. En este aspecto, el método de Braun - Blanquet se diferencia de los demás métodos informales. Moore,⁽¹⁰⁴⁾ Sprangers,⁽¹⁴⁵⁾ y Werger⁽¹⁶¹⁾ proveen una extensa bibliografía relacionada con la aplicabilidad, ventajas y desventajas de este sistema de clasificación.

SISTEMAS FORMALES DE CLASIFICACIÓN

En ninguno de los métodos descritos hasta ahora se han usado las matrices de semejanza para determinar las clases. Los sistemas formales, en cambio, parten de la matriz de semejanza e identifican las clases mediante una serie de computaciones. En general, estos métodos requieren el empleo de una computadora cuando el número de individuos y de atributos es superior al que se puede manejar manualmente con las técnicas estadísticas pertinentes. Se describirán algunos de los métodos de uso más frecuente, valiéndose de ejemplos sencillos y de datos provenientes de las 10 primeras muestras de la **Tabla XII**.

1. Métodos Aglomerativos

Las estrategias básicas de aglomeración son tres. En la del **vecino más cercano** se constituyen las clases juntando de a pares las muestras cuyos índices de similitud son mayores; es decir cada individuo se compara con todos los de los grupos que se van formando. En la estrategia del **centroide**, los individuos de un grupo se reemplazan por una muestra promedio, o centroide, y cada individuo que se agrega se compara con esta muestra hipotética. La tercera estrategia consiste en minimizar el **promedio del coeficiente de distancia**, calculando los coeficientes de distancia para todos los pares posibles.

- **Aglomeración de unión promedio.** Este método, propuesto por Sokal y Michener⁽¹⁴³⁾ provee una clasificación politética, aglomerativa y jerárquica, partiendo de una matriz Q o directa; es decir, se basa en la similitud entre muestras. Se comienza calculando los coeficientes de similitud entre todos los pares de muestras, utilizando para ello cualquiera de las funciones conocidas. Si hay M muestras, es necesario calcular $M(M-1)/2$ coeficientes. La matriz secundaria de coeficientes de comunidad de Sørensen, para los 10 primeros censos de la **Tabla bruta XII** es:

Metodología para el Estudio de la Vegetación

$$s \cdot 10^{-2} = \begin{bmatrix} 100 & 77 & 81 & 69 & 13 & 14 & 11 & 15 & 28 & 21 \\ 77 & 100 & 83 & 83 & 23 & 15 & 12 & 24 & 30 & 18 \\ 81 & 83 & 100 & 87 & 13 & 14 & 11 & 16 & 29 & 21 \\ 69 & 83 & 87 & 100 & 17 & 14 & 19 & 24 & 24 & 21 \\ 13 & 23 & 13 & 17 & 100 & 53 & 65 & 55 & 8 & 39 \\ 14 & 15 & 14 & 14 & 53 & 100 & 74 & 67 & 39 & 56 \\ 11 & 12 & 11 & 19 & 65 & 74 & 100 & 86 & 42 & 61 \\ 15 & 24 & 16 & 24 & 55 & 67 & 86 & 100 & 29 & 62 \\ 28 & 30 & 29 & 24 & 8 & 39 & 42 & 29 & 100 & 40 \\ 21 & 18 & 21 & 21 & 39 & 56 & 61 & 62 & 40 & 100 \end{bmatrix}$$

Se busca en la matriz el valor mayor. En nuestro caso, éste es $S_{3,4} = 0,87$. Las muestras 3 y 4 serán las primeras en fusionarse.

El siguiente paso consiste en computar una matriz de semejanzas reducidas, en la cual las columnas y las filas 3 y 4 se reemplazan por coeficientes promedio entre las muestras 3 y 4 fusionadas y el resto de las muestras. Estos nuevos valores se ubican en el lugar de la muestra 3, y la columna y fila 4 desaparecen de la matriz. El coeficiente promedio $S_{(3+4),j}$, se obtiene mediante la ecuación:

$$S_{(3+4),j} = \left[\frac{N_3}{(N_3 + N_4)} \right] S_{3,j} + \left[\frac{N_4}{(N_3 + N_4)} \right] S_{4,j} + \left[\frac{N_3 N_4}{(N_3 + N_4)^2} \right] (1 - S_{3,4})$$

donde N_3 es el número de muestras en el grupo 3, N_4 es el número de muestras en el grupo 4 y $S_{3,j}$ y $S_{4,j}$ son los índices de similitud entre el censo 3 y el resto de los censos y entre el censo 4 y el resto de los censos, respectivamente. En nuestro ejemplo $N_3 = N_4 = 1$. El cálculo de los promedios entre la muestra 1 y el nuevo grupo y entre la muestra 2 y el nuevo grupo es:

$$S_{(3+4),1} = 1/2 (0,81) + 1/2 (0,69) + 1/2 (0,13) = 0,78$$

$$S_{(3+4),2} = 1/2 (0,83) + 1/2 (0,83) + 1/2 (0,13) = 0,86$$

Por el mismo procedimiento se calculan los promedios $S_{(3+4),5}$, $S_{(3+4),6}$, $S_{(3+4),7}$, $S_{(3+4),8}$, $S_{(3+4),9}$ y $S_{(3+4),10}$. La primera matriz reducida resulta:

$$s^* \cdot 10^{-2} = \begin{bmatrix} 100 & 77 & 78 & - & 13 & 14 & 11 & 15 & 28 & 21 \\ 77 & 100 & 86 & - & 23 & 15 & 12 & 24 & 30 & 18 \\ 78 & 86 & 100 & - & 18 & 10 & 18 & 23 & 30 & 24 \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \\ 13 & 23 & 18 & - & 100 & 53 & 65 & 55 & 8 & 39 \\ 14 & 15 & 10 & - & 53 & 100 & 74 & 67 & 39 & 56 \\ 11 & 12 & 18 & - & 65 & 74 & 100 & 86 & 42 & 61 \\ 15 & 24 & 23 & - & 55 & 67 & 86 & 100 & 29 & 62 \\ 28 & 30 & 30 & - & 8 & 39 & 42 & 29 & 100 & 40 \\ 21 & 18 & 24 & - & 39 & 56 & 61 & 62 & 40 & 100 \end{bmatrix}$$

N 1 1 2 0 1 1 1 1 1

donde N_i en la última fila, indica el número de individuos en cada grupo.

Se reinicia el ciclo buscando el coeficiente de mayor valor. En nuestro ejemplo, éste es $S_{7,8}^* = 0,86$; es decir las muestras 7 y 8 constituirán el segundo grupo. Los coeficientes promedio se calculan de la misma manera que en el caso anterior y la segunda matriz reducida se construye reemplazando la columna y la fila 7

por los nuevos valores y descartando la 8:

$$s^{2*} \cdot 10^{-2} = \begin{bmatrix} 100 & 77 & 78 & - & 13 & 14 & 17 & - & 28 & 21 \\ 77 & 100 & 86 & - & 23 & 15 & 22 & - & 30 & 18 \\ 78 & 86 & 100 & - & 18 & 10 & 25 & - & 30 & 24 \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \\ 13 & 23 & 18 & - & 100 & 53 & 64 & - & 8 & 39 \\ 14 & 15 & 10 & - & 53 & 100 & 75 & - & 39 & 56 \\ 17 & 22 & 25 & - & 64 & 75 & 100 & - & 40 & 66 \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \\ 28 & 30 & 30 & - & 8 & 39 & 40 & - & 100 & 40 \\ 21 & 18 & 24 & - & 39 & 56 & 66 & - & 40 & 100 \end{bmatrix}$$

N 1 1 2 0 1 1 2 0 1 1

En la segunda matriz reducida, el valor máximo es $S_{2,3}^{2*} = 0,86$; por lo tanto los grupos 2 y 3 serán los próximos a fusionarse. Con la misma ecuación se calculan los coeficientes promedio, pero ahora la fusión tiene lugar entre un grupo de un individuo y uno de dos, de modo que los promedios son:

$$S_{(2+3),1} = 1/3 (0,77) + 2/3 (0,78) + 2/9 (1-0,86) = 0,80$$

$$S_{(2+3),5} = 1/3 (0,23) + 2/3 (0,18) + 2/9 (1-0,86) = 0,23$$

De igual modo se calculan los promedios $S_{(2+3),6}$, $S_{(2+3),7}$, $S_{(2+3),9}$ y $S_{(2+3),10}$. La tercera matriz reducida es:

$$s^{3*} \cdot 10^{-2} = \begin{bmatrix} 100 & 80 & - & - & 13 & 14 & 17 & - & 28 & 21 \\ 80 & 100 & - & - & 23 & 15 & 27 & - & 33 & 25 \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \\ 13 & 23 & - & - & 100 & 53 & 64 & - & 8 & 39 \\ 14 & 15 & - & - & 53 & 100 & 75 & - & 39 & 56 \\ 17 & 27 & - & - & 64 & 75 & 100 & - & 40 & 66 \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \\ 28 & 33 & - & - & 8 & 39 & 40 & - & 100 & 40 \\ 21 & 25 & - & - & 39 & 56 & 66 & - & 40 & 100 \end{bmatrix}$$

N 1 3 0 0 1 1 2 0 1 1

En el cuarto ciclo la fusión será entre los grupos 1 y 2 porque el S mayor es el $S_{1,2}^{3*} = 0,80$. La ecuación para el cálculo de los coeficientes promedio es:

$$S_{(1+2),5} = 1/4 (0,13) + 1/4 (0,23) + 3/16 (1-0,80) = 0,25$$

De igual modo se calculan los promedios $S_{(1+2),6}$, $S_{(1+2),7}$, $S_{(1+2),9}$ y $S_{(1+2),10}$.

La cuarta matriz reducida es:

Metodología para el Estudio de la Vegetación

$$S^{4*} \cdot 10^{-2} = \begin{bmatrix} 100 & - & - & - & 25 & 19 & 29 & - & 36 & 30 \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \\ 25 & - & - & - & 100 & 53 & 64 & - & 8 & 39 \\ 19 & - & - & - & 53 & 100 & 75 & - & 39 & 56 \\ 29 & - & - & - & 64 & 75 & 100 & - & 40 & 66 \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \\ 36 & - & - & - & 8 & 39 & 40 & - & 100 & 40 \\ 30 & - & - & - & 39 & 56 & 66 & - & 40 & 100 \end{bmatrix}$$

N 4 0 0 0 1 1 2 0 1 1

El valor mayor en la cuarta matriz es $S^{4*}_{6,7} = 0,75$; por lo tanto, se fusionan en este ciclo los grupos 6 y 7 de uno y de dos individuos, respectivamente. Los promedios tendrán la forma:

$$S_{(6+7),1} = 1/3 (0,19) + 1/3 (0,29) + 2/9 (1-0,75) = 0,32$$

De igual manera se calculan $S_{(6+7),5}$, $S_{(6+7),9}$ y $S_{(6+7),10}$. La quinta matriz reducida es entonces:

$$S^{5*} \cdot 10^{-2} = \begin{bmatrix} 100 & - & - & - & 25 & 32 & - & - & 36 & 30 \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \\ 25 & - & - & - & 100 & 66 & - & - & 8 & 39 \\ 32 & - & - & - & 66 & 100 & - & - & 46 & 69 \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \\ 36 & - & - & - & 8 & 46 & - & - & 100 & 40 \\ 30 & - & - & - & 39 & 69 & - & - & 40 & 100 \end{bmatrix}$$

N 4 0 0 0 1 3 0 0 1 1

En el siguiente ciclo se unen los grupos 6 y 10 de tres y de un individuo, respectivamente, porque $S^{5*}_{6,10} = 0,69$ es el coeficiente de mayor valor en la matriz anterior. Los promedios entre el nuevo grupo (6+10) y los grupos 1, 5 y 9 se calculan;

$$S_{(6+10),1} = 3/4 (0,32) + 3/4 (0,30) + 3/16 (1-0,69) = 0,38$$

La sexta matriz reducida resulta:

$$S^{6*} \cdot 10^{-2} = \begin{bmatrix} 100 & - & - & - & 25 & 38 & - & - & 36 & - \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \\ 25 & - & - & - & 100 & 65 & - & - & 8 & - \\ 38 & - & - & - & 65 & 100 & - & - & 50 & - \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \\ 36 & - & - & - & 8 & 50 & - & - & 100 & - \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \end{bmatrix}$$

N 4 0 0 0 1 4 0 0 1 0

Al final del sexto ciclo han quedado cuatro grupos; dos de cuatro individuos cada uno y dos de un individuo. En el siguiente ciclo se unen los grupos 5 y 6, puesto que $S^{6*}_{5,6} = 0,65$, es el valor mayor de la sexta matriz

Metodología para el Estudio de la Vegetación

reducida. Se calculan los coeficientes promedios:

$$S_{(5+6),1} = 1/5 (0,25) + 4/5 (0,38) + 4/25 (1-0,65) = 0,41$$

$$S_{(5+6),9} = 1/5 (0,08) + 4/5 (0,50) + 4/25 (1-0,65) = 0,48$$

La séptima matriz resulta:

$$S^{7*} \cdot 10^{-2} = \begin{bmatrix} 100 & - & - & - & 41 & - & - & - & 36 & - \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \\ 41 & - & - & - & 100 & - & - & - & 48 & - \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \\ 36 & - & - & - & 48 & - & - & - & 100 & - \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \end{bmatrix}$$

N 4 0 0 0 5 0 0 0 1 0

En el octavo ciclo se fusionan los grupos 5 y 9, cuyo $S^{7*}_{5,9} = 0,48$. Es necesario calcular sólo un promedio:

$$S_{(5+9),1} = 5/6 (0,41) + 1/6 (0,36) + 5/36 (1-0,48) = 0,47$$

En el noveno ciclo se unen los únicos dos grupos restantes: 1 y 5 siendo el coeficiente de fusión $S^{8*}_{1,5} = 0,47$.

El procedimiento ha proseguido en ciclos hasta completarse la fusión de todas las muestras. El resumen de los resultados se sintetiza en una tabla como la siguiente:

Ciclo	Muestras	Coefficiente de	Número de
1	3,4	0,87	2
2	7,8	0,86	2
3	2,3,4	0,86	3
4	1,2,3,4	0,80	4
5	6,7,8	0,75	3
6	6,7,8,10	0,69	4
7	5,6,7,8,10	0,65	5
8	5,6,7,8,10,9	0,48	6
9	1,2,3,4,5,6,7,8,10,9	0,47	10

Estos resultados pueden ser graficados en un dendrograma, como se muestra en la **figura 26**, en el cual se representa la secuencia de las fusiones en un esquema dendrítico. Las líneas horizontales representan nodos o grupos intermedios formados por la fusión de los grupos o nodos inferiores. En las ordenadas se representan los coeficientes de fusión, de modo que la altura de cada nodo es proporcional a su coeficiente de

similitud de fusión y refleja el grado de heterogeneidad de los grupos intermedios, aunque dicho coeficiente no es en realidad una medida de la heterogeneidad del conjunto de individuos que constituyen el nodo. En nuestro ejemplo, el conjunto (3+4) es más homogéneo que el conjunto o nodo (7+8); el nodo (1+2+3+4) es más homogéneo que el nodo (6+7+8+10) y que el nodo (5+6+7+8+10); esto equivale a decir que los individuos 1, 2, 3 y 4 son más semejantes entre sí que los individuos 5, 6, 7, 8 y 10. Sin embargo, el dendrograma no es una clasificación, sino sólo una secuencia de fusiones. La clasificación se obtiene cuando se establece un criterio de cese de las fusiones; este paso final es subjetivo. En nuestra ejemplo se podría escoger un coeficiente de similitud de 0,5 como límite de las fusiones, lo que implica que similitudes inferiores no son suficientes para justificar la fusión. Con este criterio se obtienen tres clases finales: una formada por las muestras 1, 2, 3 y 4; otra, por las muestras 5, 6, 7, 8 y 10, y la tercera, por la muestra 9. Si el criterio de cese de las fusiones fuese $S = 0,7$ se obtendrían cinco clases.

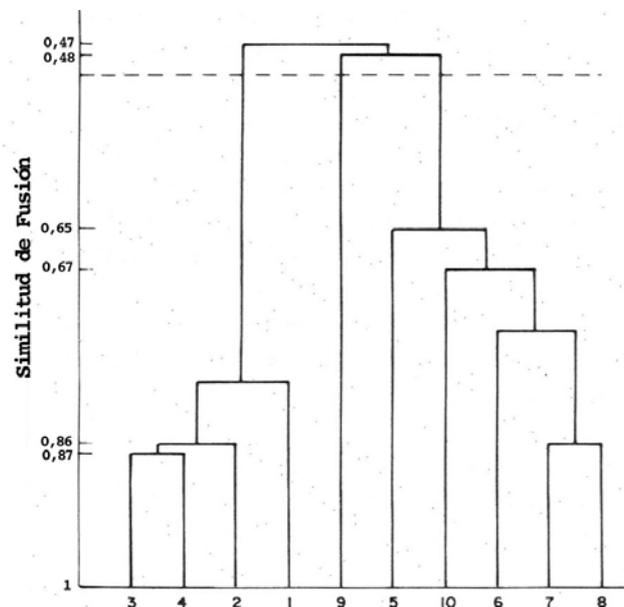


Fig. 26. Dendrograma de la aglomeración por unión promedio. Explicación en el texto.

- **Análisis de Información.** En vez de computar un coeficiente de similitud promedio entre el nuevo grupo formado por el par fusionado y el resto de los individuos, en otro conjunto de métodos se propone que las muestras que se fusionan sean sumadas atributo a atributo para constituir un individuo sintético o centroide. En este caso, se eliminan los dos individuos o grupos fusionados, así como los coeficientes correspondientes y se reemplazan por el individuo sintético y los coeficiente entre este centroide y el resto de los individuos o grupos. El procedimiento en ciclos tiene las mismas fases que el anterior:

- 1) se buscan los individuos con S mayor entre sí;
- 2) se fusionan los individuos, sumando los atributos uno a uno para obtener el individuo sintético;
- 3) se calculan los coeficientes entre el individuo sintético y el resto de individuos y se construye la matriz reducida, y
- 4) si aún quedan individuos aislados, se recomienza el ciclo a partir de la fase primera.

Metodología para el Estudio de la Vegetación

Una vez ubicados todos los individuos se habrán calculado $(M - 1)^2$ coeficientes, siendo M el número de muestras. Williams y colaboradores⁽¹⁸²⁾ ensayaron este método con cinco coeficientes distintos de similitud (coeficiente de correlación, distancia euclidiana, distancia euclidiana corregida, complemento del coeficiente de Sørensen $(b+c)/(2a+b+c)$ y coeficiente de información). Comprobaron que el coeficiente de información (I) era el que hacía posible una clasificación más eficiente y adecuada a la realidad. Con el índice I, el criterio de fusión se basa en el incremento de la cantidad de información (ΔI) obtenido al fusionar dos grupos. Se había señalado ya (capítulo 4) que si los individuos o grupos que se fusionan son idénticos, $\Delta I = 0$; cuanto más parecidos son dos grupos, menor es el incremento de información; por lo tanto, en cada ciclo se fusionan aquellos individuos con los que resulta el menor incremento de I.

En cada ciclo es necesario calcular el I y el ΔI , tal como se indicó en el capítulo 4. Los índices de información, computados para los 10 primeros individuos de la **Tabla XII**, son:

$$I = \begin{bmatrix} 0 & 10 & 8 & 14 & 57 & 53 & 68 & 62 & 36 & 56 \\ 10 & 0 & 7 & 7 & 47 & 46 & 58 & 53 & 32 & 60 \\ 8 & 7 & 0 & 6 & 54 & 50 & 65 & 60 & 33 & 61 \\ 14 & 7 & 6 & 0 & 51 & 50 & 60 & 54 & 36 & 61 \\ 57 & 47 & 54 & 51 & 0 & 37 & 28 & 33 & 57 & 60 \\ 53 & 46 & 50 & 50 & 37 & 0 & 24 & 29 & 39 & 40 \\ 68 & 58 & 65 & 60 & 28 & 24 & 0 & 14 & 44 & 43 \\ 62 & 53 & 60 & 54 & 33 & 29 & 14 & 0 & 54 & 39 \\ 36 & 32 & 33 & 36 & 57 & 39 & 44 & 54 & 0 & 50 \\ 56 & 60 & 61 & 61 & 60 & 40 & 43 & 39 & 50 & 0 \end{bmatrix}$$

En este caso, el $I_{j+k} = \Delta I$, porque j y k tienen un individuo cada uno y, por lo tanto, $I_j = I_k = 0$, es decir;

$$\Delta I = I_{j+k} - I_j - I_k = I_{j+k} - 0 - 0$$

De la matriz secundaria se deduce que el incremento menor resulta de la fusión de las muestras 3 y 4 ($I_{3+4} = 6$).

En el ciclo siguiente se calculan los coeficientes de información entre el nuevo individuo (3+4) y el resto de los individuos. Por ejemplo:

$$I_{1,(3+4)} = 21 \cdot 2 \cdot \ln 3 - (11 \cdot 3 \cdot \ln 3 + 10 \cdot 2 \cdot \ln 2) = 19$$

$$I_{2,(3+4)} = 18 \cdot 3 \cdot \ln 3 - (11 \cdot 3 \cdot \ln 3 + 7 \cdot 2 \cdot \ln 2) = 13$$

De igual manera se computan los otros coeficientes de información. Los correspondientes incrementos se calculan a partir de la ecuación:

$$\Delta I = I_{(3+4),j} - I_{(3+4)} - I_j, \text{ para } j = 1, 2, 5, 6, 7, 8, 9, 10$$

Por ejemplo:

$$\begin{aligned} \Delta I_{1,(3+4)} &= 19 - 6 - 0 = 13 \\ \Delta I_{2,(3+4)} &= 13 - 6 - 0 = 7 \\ &\cdot \quad \cdot \quad \cdot \quad \cdot \quad \cdot \\ &\cdot \quad \cdot \quad \cdot \quad \cdot \quad \cdot \\ &\cdot \quad \cdot \quad \cdot \quad \cdot \quad \cdot \\ \Delta I_{10,(3+4)} &= 88 - 6 - 0 = 82 \end{aligned}$$

No es necesario calcular el resto de los incrementos, puesto que no han variado.

Se observará que en este método, para computar los I en cada ciclo es preciso retornar a la matriz primaria. En el caso anterior (aglomeración por unión promedio), el promedio de los coeficientes de similitud entre el grupo nuevo y cada una de las muestras, se calculaba a partir de la matriz secundaria reducida proveniente del ciclo anterior. A diferencia de los demás coeficientes, el coeficiente de información es aditivo y I es una medida de la heterogeneidad del grupo formado. La síntesis de los resultados obtenidos con este método jerárquico, aglomerativo, politético, autoestructurante, aplicado a nuestro ejemplo es:

Ciclo	Muestras Fusionadas	I	ΔI
1	3+4	6	6
2	3+4+2	13	7
3	3+4+2+1	27	14
4	7+8	14	14
5	7+8+6	44	30
6	7+8+6+5	88	44
7	9+10	50	50
8	7+8+6+5+9+10	210	72
9	3+4+2+1+7+8+6+5+9+10	400	163

Estos valores se grafican en el dendrograma de la **figura 27**, en el cual las ordenadas representan la heterogeneidad I en el gráfico de la izquierda (**Fig. 27a**) y el incremento ΔI en el gráfico de la derecha (**Fig. 27b**). El primero permite interpretar los resultados a base de la información o heterogeneidad de los nodos y el segundo hace que los resultados sean comparables con los de los métodos basados sobre los otros coeficientes, los cuales por no ser aditivos no dan una verdadera medida de la heterogeneidad.

- **Método de la suma de los cuadrados, de Orloci.** Este método propuesto por Orloci,⁽¹¹⁸⁾ es aglomerativo, politético y jerárquico.

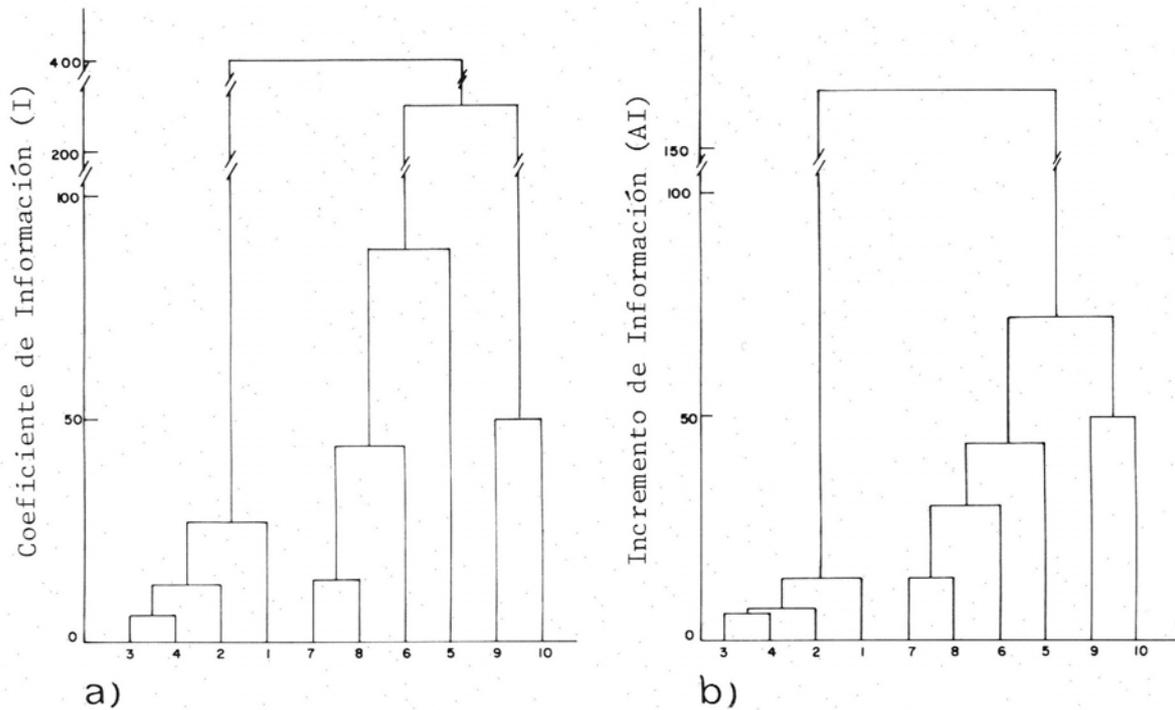


Fig. 27. Dendrogramas del análisis de información. Explicación en el texto.

Emplea como función de semejanza la distancia euclidiana o la distancia euclidiana corregida, computada a partir de una matriz primaria de datos cuantitativos. Se basa en la minimización de la dispersión intragrupo, o sea de la suma de los cuadrados de las distancias. En cada ciclo de aglomeración es necesario calcular dicha dispersión en todos los grupos que es posible formar y escoger como candidato aquel cuya dispersión intragrupo sea la menor. Esta dispersión se calcula a partir de la distancia euclidiana $d_{j,k}$ entre todos los pares de muestras del grupo:

$$Q_n = (1/n) \left(\sum_T d_{j,k}^2 \right)$$

donde n es el número de muestras en el grupo y la sumación abarca todos los pares posibles contados una sola vez cada uno (T). La cantidad a minimizar es:

$$Q_{uv} - (Q_u + Q_v)$$

donde Q_{uv} es el incremento de dispersión intragrupo ocurrido al formarse el nuevo grupo uv, y Q_u y Q_v son las dispersiones intragrupo de los grupos u y v, respectivamente.

En nuestro ejemplo, con las diez primeras muestras de la **Tabla XII**, la matriz secundaria de distancias euclidianas corregidas, elevadas al cuadrado es;

Metodología para el Estudio de la Vegetación

$$D^2 = \begin{bmatrix} 0 & 1,25 & 1,22 & 1,87 & 1,99 & 1,99 & 1,99 & 1,99 & 1,99 & 1,98 \\ 1,25 & 0 & 0,42 & 0,62 & 1,96 & 1,98 & 1,99 & 1,89 & 1,96 & 1,95 \\ 1,22 & 0,42 & 0 & 0,96 & 1,98 & 1,96 & 2,0 & 1,99 & 1,95 & 1,97 \\ 1,87 & 0,62 & 0,96 & 0 & 1,98 & 1,99 & 1,98 & 1,95 & 1,97 & 1,95 \\ 1,99 & 1,96 & 1,98 & 1,98 & 0 & 1,96 & 1,96 & 1,82 & 2,0 & 1,86 \\ 1,99 & 1,98 & 1,96 & 1,99 & 1,96 & 0 & 1,97 & 0,44 & 0,66 & 1,96 \\ 1,99 & 1,99 & 2,0 & 1,98 & 1,96 & 1,97 & 0 & 1,85 & 1,92 & 0,21 \\ 1,99 & 1,89 & 1,99 & 1,95 & 1,82 & 0,44 & 1,85 & 0 & 0,84 & 1,90 \\ 1,99 & 1,96 & 1,95 & 1,97 & 2,0 & 0,66 & 1,92 & 0,84 & 0 & 1,96 \\ 1,98 & 1,95 & 1,97 & 1,95 & 1,86 & 1,96 & 0,21 & 1,90 & 1,96 & 0 \end{bmatrix}$$

El primer ciclo comienza con la selección del par de muestras cuya distancia euclidiana cuadrada sea la menor; en nuestra caso, las muestras 7 y 10. La dispersión intragrupo del nuevo grupo 7,10 es:

$$Q_{7+10} = Q_{7,10} = 1/2 (0,21) = 0,11$$

La muestra 10 desaparece de la matriz al quedar fusionada en el grupo 7. Para determinar cuál será la segunda fusión, es necesario minimizar la cantidad;

$$Q_{7,j} = Q_{(7+j)} - (Q_7 + Q_j)$$

donde $Q_j = 0$ ya que todos los j son muestras individuales. Luego se calcula el incremento de la dispersión intragrupo para el posible nuevo grupo (7, 10, 1):

$$Q = 1/n (d^2_{1,7} + d^2_{1,10} + d^2_{7,10}) - (0 + 1/n d^2_{7,10})$$

$$Q_{1,7} = 1/3 (1,99 + 1,98 + 0,21) - 0,11 = 1,28$$

De la misma manera, se calculan $Q_{2,7}$, $Q_{3,7}$, $Q_{4,7}$, $Q_{5,7}$, $Q_{6,7}$, $Q_{8,7}$, $Q_{9,7}$. Las otras fusiones posibles son entre el resto de muestras de a pares: (1+2), (1+3), etc. El incremento de la dispersión intragrupo para cada par es:

$$Q_{j,k} = (1/2) \cdot d^2_{j,k}$$

puesto que existe una sola distancia entre cada par.

La matriz reducida de los incrementos de las dispersiones intragrupo de todos los grupos posibles es:

$$Q_{j,k} = \begin{bmatrix} 0 & 0,6 & 0,6 & 0,9 & 1,0 & 1,0 & 1,28 & 1,0 & 1,0 & - \\ 0,6 & 0 & 0,21 & 0,3 & 1,0 & 1,0 & 1,27 & 0,9 & 1,0 & - \\ 0,6 & 0,21 & 0 & 0,5 & 1,0 & 1,0 & 1,28 & 1,0 & 1,0 & - \\ 0,9 & 0,3 & 0,5 & 0 & 1,0 & 1,0 & 1,27 & 1,0 & 1,0 & - \\ 1,0 & 1,0 & 1,0 & 1,0 & 0 & 1,0 & 1,23 & 0,9 & 1,0 & - \\ 1,0 & 1,0 & 1,0 & 1,0 & 1,0 & 0 & 1,27 & 0,22 & 0,33 & - \\ 1,28 & 1,27 & 1,28 & 1,27 & 1,23 & 1,27 & 0 & 1,21 & 1,25 & - \\ 1,0 & 0,9 & 1,0 & 1,0 & 0,9 & 0,22 & 1,21 & 0 & 0,4 & - \\ 1,0 & 1,0 & 1,0 & 1,0 & 1,0 & 0,33 & 1,25 & 0,4 & 0 & - \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \end{bmatrix}$$

donde n es el número de individuos en cada grupo.

Metodología para el Estudio de la Vegetación

El segundo ciclo se inicia con la selección del nuevo grupo, aquel cuyo $Q_{j,k}$ sea el menor; en nuestro ejemplo, la segunda fusión tiene lugar entre las muestras 2 y 3, puesto que $Q_{2,3} = 0,21$, es el valor menor de la matriz secundaria reducida obtenida en el ciclo anterior. Siguiendo el mismo procedimiento que en el ciclo anterior, se computan los valores de $Q_{1,2}$, $Q_{4,2}$, $Q_{5,2}$, $Q_{6,2}$, $Q_{7,2}$, $Q_{8,2}$, y $Q_{9,2}$. A modo de ejemplo, calcularemos $Q_{1,2}$ y $Q_{7,2}$.

$$Q_{1,2} = Q_{(1+2)} - (Q_1 + Q_2) = 1/n (d^2_{1,2} + d^2_{1,3} + d^2_{2,3}) - 0 - (1/n) d^2_{2,3} = 1/3 (1,25 + 1,22 + 0,42) + 1/2 (0,42) = 0,75$$

$$Q_{7,2} = 1/4 (d^2_{2,7} + d^2_{2,10} + d^2_{3,7} + d^2_{3,10} + d^2_{2,3} + d^2_{7,10}) - 1/2 (d^2_{7,10}) - 1/2 (d^2_{2,3}) = 1/4 (1,99 + 1,95 + 2,0 + 1,97 + 0,42 + 0,21) - (0,11 + 0,21) = 1,82$$

La segunda matriz reducida resulta:

$$Q_{j,k} = \begin{bmatrix} 0 & 0,75 & - & 0,9 & 1,0 & 1,0 & 1,28 & 1,0 & 1,0 & - \\ 0,75 & 0 & - & 0,46 & 1,24 & 1,24 & 1,82 & 1,22 & 1,23 & - \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \\ 0,9 & 0,46 & - & 0 & 0,99 & 1,0 & 1,27 & 1,00 & 0,99 & - \\ 1,0 & 1,24 & - & 0,99 & 0 & 1,0 & 1,23 & 0,9 & 1,0 & - \\ 1,0 & 1,24 & - & 1,0 & 1,0 & 0 & 1,27 & 0,22 & 0,33 & - \\ 1,28 & 1,82 & - & 1,27 & 1,23 & 1,27 & 0 & 1,21 & 1,25 & - \\ 1,0 & 1,22 & - & 1,0 & 0,9 & 0,22 & 1,21 & 0 & 0,4 & - \\ 1,0 & 1,23 & - & 0,99 & 1,0 & 0,33 & 1,25 & 0,4 & 0 & - \\ - & - & - & - & - & - & - & - & - & - \end{bmatrix}$$

n 1 2 0 1 1 1 2 1 1 0

En el tercer ciclo, la fusión se realiza entre los grupos 6 y 8, cuyo $Q_{6,8} = 0,22$ es el valor menor de la matriz anterior. Se repiten las fases del ciclo anterior.

El proceso continúa hasta haber fusionado todas las muestras y grupos. En el último ciclo se forma el grupo de todas las muestras $(1+2+3+4+5+6+7+8+9+10) = S$. La dispersión intragrupo del conjunto total es:

$$Q_S = 1/10 (1,25 + 1,22 + 1,87 + 1,99 + 1,99 + 1,99 + 1,99 + 1,99 + 1,98 + 0,42 + 0,62 + 1,96 + 1,98 + 1,99 + 1,89 + 1,96 + 1,95 + 0,96 + 1,98 + 1,96 + 2,0 + 1,99 + 1,95 + 1,97 + 1,98 + 1,99 + 1,98 + 1,95 + 1,97 + 1,95 + 1,96 + 1,96 + 1,82 + 2,0 + 1,86 + 1,97 + 0,44 + 0,66 + 1,96 + 1,85 + 1,92 + 0,21 + 0,84 + 1,90 + 1,96) = 7,7$$

El resumen de los resultados es:

Ciclo	Grupo Formado	Q_{i+k}	Q_{i+k}/n	I
1	(7+10)	0.11	0.06	0.01
2	(2+3)	0.21	0.105	0.03
3	(6+8)	0.22	0.110	0.03
4	(6+8+9)	0.66	0.22	0.08
5	(2+3+4)	0.67	0.22	0.09
6	(1+2+3+4)	1.59	0.397	0.21
7	(5+7+10)	1.34	0.446	0.17
8	(5+7+10+6+8+9)	3.89	0.648	0.50
9	(1+2+3+4+5+6+10+6+8+9)	7.7	0.77	1.00

donde Q/n es la dispersión promedio por individuo e I es la relación entre la dispersión intragrupo de cada nodo y la dispersión intragrupo del conjunto total de muestras:

$$I = Q_{(j+k)} / Q_s$$

I es una medida de la heterogeneidad intragrupo. En la **Figura 28** se muestran los dendrogramas correspondientes

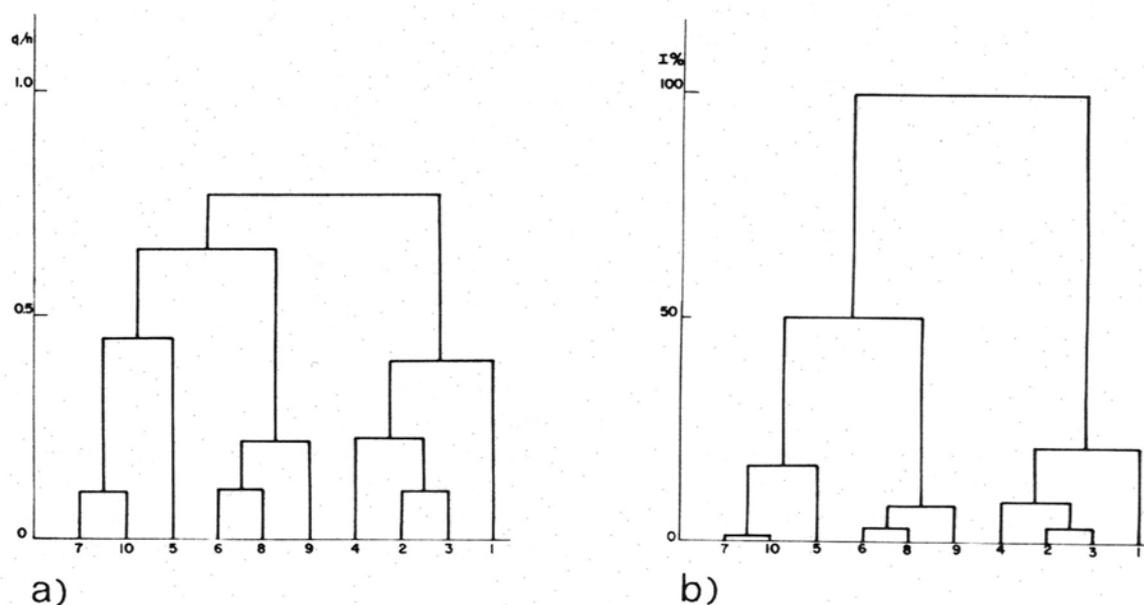


Fig. 28. Dendrogramas del método de la suma de cuadrados de Orloci. Explicación en el texto.

2. Métodos Divisivos

La mayoría de los métodos divisivos consiste en comprobar la siguiente hipótesis nula: el conjunto de muestras proviene de una población, cuyos atributos están distribuidos de una manera determinada. El conjunto se divide si se rechaza la hipótesis nula. La subdivisión continua hasta que se obtiene un grupo proveniente de una población; esto equivale a subdividir el conjunto de muestras hasta conseguir grupos homogéneos mediante algún criterio de homogeneidad.

- **Análisis de Asociación.** Goodall⁽⁵⁶⁾ propuso un método divisivo monotético, basado en la premisa de que en una muestra homogénea no existe correlación (ni asociaciones) entre especies; por lo tanto, el criterio de división establece que dentro de las clases constituidas el número de correlaciones interespecíficas debe ser el menor posible. El procedimiento consiste en elaborar tablas de contingencia de 2x2 para todos los pares posibles de especies y en comprobar mediante un test de X^2 (**ji-cuadrado**) si existe asociación interespecífica en el conjunto de muestras. Si la respuesta es negativa, el conjunto es homogéneo y no se divide; si la respuesta es afirmativa, de entre las especies que exhiben asociación positiva, se escoge como especie crítica aquella que aparece en el mayor número de muestras. Se divide el conjunto de muestras en dos

Metodología para el Estudio de la Vegetación

grupos; uno formado por todas las muestras que contienen la especie crítica y otro por todas las muestras que no contienen dicha especie. Se reinicia el ciclo, calculando los χ^2 de todos los pares de especies del grupo formado por las muestras que contienen la especie crítica. Este grupo se divide en función de una segunda especie crítica, y así sucesivamente, hasta que el número de asociaciones positivas significativas se reduce por debajo de un valor aceptable. Todos los grupos carentes de especies críticas se juntan y se reinicia el proceso a partir del cálculo del χ^2 para todos los pares de especies. Cuando se ha completado la división, todas las clases se combinan de a dos y se verifica si existen asociaciones positivas significativas; en ausencia de éstas, los grupos se dejan unidos, constituyendo una clase terminal.

Este método, que es computacionalmente muy extenso, fue modificado por Williams y Lambert^(179, 180) quienes propusieron otro tipo de análisis de asociación de uso frecuente. Al igual que en el método de Goodall, se calculan los índices de asociación entre todos los pares de especies. Los índices de asociación utilizados por estos autores han sido X^2 , X^2 con la corrección de Yates, y ϕ (capítulo 3); este último ha resultado el más adecuado. Como especie crítica se escoge aquella cuya asociación es mayor con todas las especies restantes, para lo cual se obtiene la suma de ϕ para todas las especies y se escoge como especie crítica aquella cuya suma sea mayor. Las subdivisiones se detienen cuando el valor máximo de asociación en un grupo es menor que un valor fijo escogido de antemano. Este método es jerárquico, es decir los grupos no se recombinan.

Tabla XV. Matriz Primaria de Datos Empleada para el Análisis de Asociación.

ESPECIES	CENSOS																													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
1. <i>Ritterocereus spp.</i>	+	+	+		+				+		+	+	+		+		+	+	+		+	+	+		+	+	+		+	
2. <i>C. hastata</i>						+	+	+		+				+	+	+				+	+	+				+	+	+	+	+
3. <i>C. urens</i>	+	+	+	+		+	+	+	+		+	+					+	+	+					+				+	+	
4. <i>I. carnea</i>	+	+	+	+			+	+		+	+	+			+		+		+				+	+					+	
5. <i>B. cumanensis</i>	+	+	+	+	+	+				+	+	+				+			+					+		+			+	
6. <i>C. coriaria</i>	+	+	+	+						+	+	+	+				+	+	+				+	+	+				+	
7. <i>Maytenus spp.</i>						+	+	+		+				+		+			+	+	+					+	+	+	+	
8. <i>Guapira spp.</i>						+			+	+					+	+			+	+	+					+	+		+	
9. <i>A. tortuosa</i>	+									+	+	+		+		+	+		+	+	+		+	+		+			+	
10. <i>B. guianensis</i>					+		+	+		+					+				+	+	+					+	+	+	+	
11. <i>C. tenuisiliqua</i>					+	+	+	+		+					+				+	+			+	+		+	+	+	+	
12. <i>C. moritzianus</i>					+	+	+		+	+				+	+	+				+	+		+	+		+			+	
13. <i>P. guamacho</i>		+		+		+	+		+	+		+					+	+	+					+	+				+	
14. <i>T. billbergii</i>		+			+	+	+	+		+							+	+					+	+				+	+	

Los datos corresponden a las catorce especies más constantes de la **Tabla XII**, excluyendo aquellas de constancia mayor que 60%. Las variables de abundancia se transforman en variables binarias.

Para ilustrar la aplicación de este método, tomemos las 14 especies más constantes de la **Tabla XV** descartando aquellas en que la constancia es superior a 60%, y consideremos solamente la presencia o la ausencia de estas especies en el conjunto de 30 muestras. En la **Tabla XV** se muestra la matriz primaria, a partir de la cual se elabora la matriz secundaria de asociaciones entre todos los pares posibles de especies, calculando los valores de ϕ :

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

$$\sum_{i=1}^{14} |\phi_i| \rightarrow \quad 6,9 \quad 8,7 \quad 7,0 \quad 7,0 \quad 5,1 \quad 8,6 \quad 8,3 \quad 8,2 \quad 5,0 \quad 7,8 \quad 7,5 \quad 7,9 \quad 7,6 \quad 5,6$$

Donde la última fila corresponde a las sumas de los valores absolutos de ϕ para cada especie. La especie crítica es la número 2, *Capparis hastata*. Se forman dos grupos; uno de 15 muestras conteniendo *Capparis hastata* y otro de 15 muestras en que no aparece esta especie. En ambos grupos, los test de χ^2 demuestran la existencia de asociaciones interespecíficas.

El siguiente paso consiste en computar las matrices de ϕ para ambos grupos y en determinar la sumación de ϕ para cada especie en ambos grupos a fin de escoger una especie crítica en cada uno de ellos. El proceso se continúa hasta que el valor máximo de asociación en los grupos sea un valor mínimo escogido de antemano, o hasta que no hay más asociaciones interespecíficas en los grupos resultantes, o hasta que el número de muestras en los grupos alcanza un valor mínimo, escogido de antemano.^(179, 180, 80, 101) En la **figura 29** se muestra el dendrograma correspondiente.

El método de Williams y Lambert es más eficiente que el de Goodall porque tiene en cuenta las asociaciones positivas y negativas, y no sólo las positivas. Además este método, que es inverso porque parte de una matriz de asociaciones entre especies, puede convertirse en uno directo, analizando una matriz secundaria de correlaciones entre muestras. En este caso, se escoge la muestra que tenga mayor grado de asociación (o de correlación) con el resto, calculado a base de la composición de atributos; luego, las especies se subdividen según estén presentes o ausentes en esta muestra crítica. El resultado final es un conjunto de grupos de especies con afinidades ecológicas. Mediante la búsqueda de coincidencias entre los grupos de muestras obtenidas por análisis directo o normal, y los grupos de especies derivados del análisis inverso de la misma matriz primaria, es posible obtener una tercera variante del análisis de asociación: el **Análisis nodal**.^(181, 90)

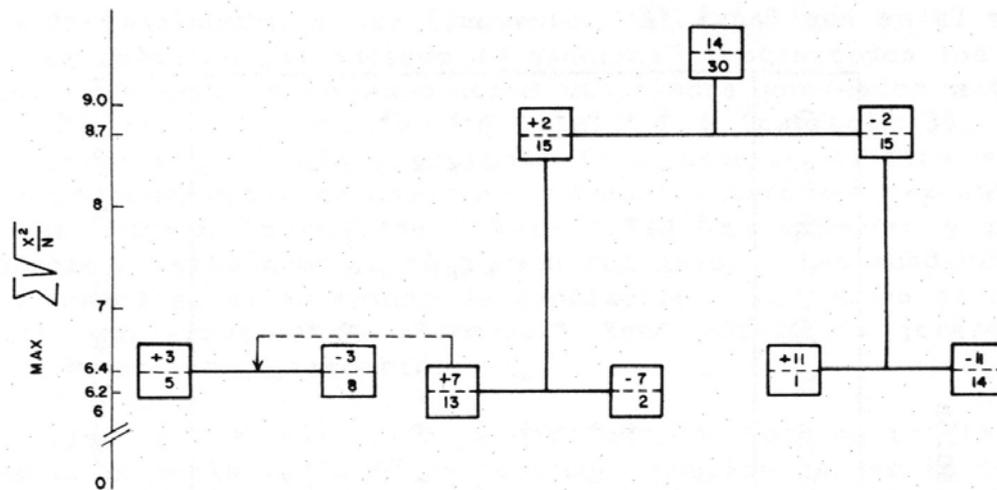


Fig. 29. Dendrograma del método de análisis de asociación. Explicación en el texto.

- **Método de Edwards y Cavalli-Sforza.** Los métodos divisivos antes mencionados, al igual que otras variantes, son monotéticos: se basan en un solo carácter o atributo en cada subdivisión. Sin embargo, existen métodos divisivos politéticos que requieren tanta labor de computación que sólo son adecuados para el tratamiento de un número muy reducido de datos.

Uno de los métodos divisivos politéticos es el propuesto por Edwards y Cavalli-Sforza,⁽⁴²⁾ que parte de una matriz secundaria de distancias cuadradas entre muestras y considera todas las subdivisiones posibles, para escoger aquella que es óptima. De la subdivisión óptima resultan grupos cuya dispersión intragrupo es mínima. Para esto hay que computar dicha dispersión para todas las divisiones posibles ($2^{(n-1)} - 1$). Para dividir un conjunto de 15 muestras en los grupos es necesario probar $2^{14} - 1 = 16\ 383$ particiones posibles. Se estima que para dividir un conjunto de 30 ó 40 individuos se requerirían varios miles de años empleando la computadora más rápida disponible hasta la fecha.⁽¹²¹⁾

Existen otros métodos divisivos politéticos basados en otras funciones de semejanza, como coeficientes de disimilitud⁽⁹⁵⁾ o contenido de información,^(91, 119) que son igualmente extensos desde el punto de vista computacional.

CONCLUSIONES

Se han presentado sólo algunos ejemplos de la vasta cantidad de métodos y técnicas existentes. No es posible establecer *a priori* la bondad de ningún método en particular. El éxito de la clasificación se mide en función de su utilidad para cumplir con el objetivo establecido. Hay la tendencia a creer que las clasificaciones numéricas son mejores que las no numéricas, pero no es así en todas las situaciones. La clasificación numérica será ventajosa sobre la no numérica si resulta más rápida y más objetiva y si identifica la discontinuidad natural de manera más consistente.⁽⁶¹⁾

Aún si no existiera discontinuidad natural, se pueden distinguir clases con un método de clasificación. Esto puede ser útil si el objetivo es la representación cartográfica de la vegetación u ordenar datos; sin embargo no es adecuado si sólo se procura obtener un modelo realista de la vegetación. Es recomendable aplicar varios métodos al mismo conjunto de datos; si con todos ellos se obtienen grupos relativamente consistentes, se podrá decir que los grupos son naturales.

Los requisitos de un sistema de clasificación son estabilidad, robustez, capacidad de predicción y objetividad. La clasificación es estable cuando no es alterada de manera significativa por la inclusión de nuevos individuos. La robustez significa que la clasificación no ha de ser modificada por ligeros cambios de los datos. La capacidad de predicción se refiere a la posibilidad de predecir las propiedades o el estado de los individuos que no han sido incluidos en la clasificación y se relaciona con la estabilidad. Cuanto más estable es una clasificación, mayor es su capacidad de predicción. La objetividad implica obtención de los mismos resultados al repetir el análisis a partir de la matriz primaria. Si la totalidad y cada una de las fases del análisis están clara y explícitamente especificadas, la clasificación es objetiva. Hill y colaboradores⁽⁷⁵⁾ proponen una serie de condiciones que deben cumplir las clasificaciones para ser eficaces: a) el método debe permitir la clasificación de datos vegetacionales heterogéneos, b) las clases resultantes deben ser interpretables en términos ecológicos, c) la clasificación debe ser abierta para poder incluir nuevos individuos en las clases ya formadas sin necesidad de volver a realizar todas las computaciones y d) el método no debe inducir a error en la asignación de individuos.

En los métodos aglomerativos, la distorsión incrementa hacia las jerarquías superiores; lo contrario ocurre con los métodos divisivos. En estudios de extensas zonas de vegetación heterogénea, las jerarquías superiores son las que interesan. Por ello, conviene aplicar métodos divisivos no sólo para disminuir la distorsión, sino también porque la computación puede interrumpirse cuando se ha alcanzado la homogeneidad intragrupo deseada. Con el método aglomerativo, es necesario manejar el conjunto de datos desde el comienzo; si la clasificación es errónea al principio, los errores perdurarán durante todo el procedimiento; la probabilidad de un error de clasificación es mayor en las muestras individuales que en el conjunto total de muestras ya que en aquéllas el error de muestreo tiene más peso que en éstas.

7

ORDENACIÓN

A diferencia de la clasificación, que permite establecer clases discretas, con los métodos de ordenación se obtienen secuencias o gradientes al disponer los individuos (muestras o atributos) a lo largo de ejes de variación continua. Retornando al modelo de la hiperelipse en un espacio vegetacional o composicional, la ordenación trata de reducir el número de dimensiones, expresando la variación de la vegetación en unos pocos ejes, en los cuales se recupera la máxima cantidad de información posible. La ordenación reviste dos formas distintas que es necesario reconocer porque involucran decisiones diferentes en cuanto a las técnicas matemáticas y a la interpretación de los resultados. La ordenación puede utilizarse como una herramienta matemática para reducir la dimensionalidad en un espacio vegetacional, en el cual las relaciones y tendencias se determinan a partir de los datos vegetacionales y se refieren a los individuos ordenados. Este es el tipo de ordenación *taxométrica*. La ordenación también puede utilizarse para encontrar relaciones entre las variaciones de la vegetación y los gradientes o patrones ambientales; es decir relacionar el espacio vegetacional con el espacio ambiental. Esta es la forma de ordenación *ecológica*.⁽¹⁷⁴⁾

Al igual que las técnicas de clasificación, las técnicas de ordenación ofrecen muchas alternativas en cuanto al procedimiento para establecer los ejes y disponer los individuos a lo largo de los ejes y en cuanto a las funciones de semejanza. Todas estas alternativas constituyen criterios de clasificación de las diversas técnicas de ordenación.⁽¹⁷⁴⁾

La primera gran división de las técnicas comprende el análisis directo y el análisis indirecto, según que los ejes de ordenación sean externos o internos. El análisis directo busca el ordenamiento de los individuos (muestras o atributos) sobre ejes que expresan variaciones ambientales conocidas y aceptadas. El análisis indirecto busca la obtención de ejes a partir de los datos vegetacionales; estos ejes internos, que representan direcciones principales de variación pueden expresar gradientes ambientales o no, según el enfoque de ordenación que se aplique. Al igual que en la clasificación, se puede partir de una matriz Q o de una matriz R. Examinaremos tres conjuntos de técnicas informales y formales que se emplean corrientemente; a) técnicas de ordenación, que permiten estructurar los datos provenientes de una matriz primaria especies / muestras; b) técnicas que requieren la computación de matrices de semejanza y c) técnicas basadas en la computación de valores y vectores característicos.

ANÁLISIS BASADOS EN LA MATRIZ PRIMARIA

Las relaciones entre las poblaciones específicas y los gradientes ambientales se caracterizan por un conjunto de peculiaridades que dificultan su estudio: son complejas, no lineales, predominantemente continuas y no monotónicas. Estas características no interfieren con el análisis directo porque la disposición de los

individuos se basa en índices o gradientes ambientales aceptados, que sirven de patrón para la ordenación, la cual permite observar el tipo de respuesta de las poblaciones específicas a las variaciones ambientales.⁽¹⁷⁴⁾

El **método de los promedios ponderados**, que es directo e informal, reviste dos modalidades: una, en la cual las posiciones sobre el gradiente están definidas por valores o índices ambientales, y otra en la cual las posiciones se definen en función de los índices de ponderación. En el primer caso, la variación ambiental puede expresarse en algún índice o valor; por ejemplo, la altitud es un índice de variación compleja, las condiciones de humedad, la acidez del suelo, los niveles de nutrientes, la salinidad son algunos de los factores ambientales utilizados para expresar un gradiente ambiental complejo. El empleo de determinado factor no implica que éste es el único posible o el determinante; los gradientes ambientales son complejos y cada conjunto de factores varía simultáneamente. Cuando no es posible emplear un índice para indicar dichas posiciones, se recurre a los índices de ponderación, que expresan la posición de las muestras en un gradiente de comunidad o cenocline.

En ambos casos se toman muestras de la vegetación a lo largo de transectas simples o compuestas; es decir ubicando una unidad muestral en cada posición o varias unidades muestrales para obtener promedios de las variables de abundancia en cada posición. La distribución de la abundancia de las especies se grafica a lo largo del gradiente. Si el gradiente está definido por índices ambientales, cada especie es ponderada según el valor ambiental en el cual su abundancia es máxima. Si no hay índices ambientales, el gradiente se divide en porciones iguales que, en general, se numeran del 1 al 10, desde un extremo del gradiente ambiental hasta el otro, y a cada especie se le asigna un índice o peso que corresponde al de la ubicación relativa de su pico de distribución. El conjunto de especies con índice o peso dentro de un intervalo dado constituye un grupo ecológico. La ubicación de las muestras de vegetación a lo largo de los gradientes se obtiene agrupando las especies de cada muestra en los grupos ecológicos y multiplicando el número de individuos de cada grupo ecológico por el índice de posición de dicho grupo, luego se suman todos los productos así obtenidos para cada comunidad y se divide la suma por el número total de individuos en la muestra. El valor así obtenido es un promedio ponderado para la comunidad, que indica la posición relativa de la muestra en el cenocline o en el gradiente ambiental.

Esta técnica propuesta por Whittaker⁽¹⁶⁷⁾ en 1948 ha sido criticada por involucrar un razonamiento circular, porque la distribución de las especies es utilizada para ordenar muestras con miras al estudio de la distribución de las especies. Sin embargo, el autor señala; "la circularidad no invalida el método cuando la ordenación se basa en relaciones graduales de las especies, correctamente observadas, y es utilizado para refinar el arreglo de las muestras; los resultados también podrían obtenerse mediante la medición ambiental."

Otro tipo de análisis informal, pero en este caso indirecto, es el **análisis de continuum o método de las dominantes principales**, propuesto por Curtis y McIntosh⁽³⁶⁾ y basado en las especies dominantes. Consiste en clasificar las muestras de vegetación de la zona de estudio conforme a su especie dominante principal para obtener tipos de dominancia caracterizados cada uno por una especie dominante distinta. En cada tipo de dominancia se calcula la constancia y el promedio de abundancia de todas las especies dominantes y la especie dominante es la que tiene mayor constancia y mayor abundancia promedio. Las especies y los tipos de

dominancia se ordenan en una tabla, de manera tal que; a) los valores para cada especie (fila o renglón) disminuyen gradualmente a partir de su intersección con la muestra (columna) correspondiente a su tipo de dominancia, y b) en cada columna los valores disminuyan gradualmente a partir de la intersección de la columna con la especie dominante de la muestra considerada. En la **Tabla XVI** se da un ejemplo de tabla ordenada de dominantes principales. Si se grafica la abundancia promedio de cada especie en función de la posición relativa de las muestras tal como aparecen en la tabla ordenada, se obtienen curvas en forma de campana, en las que los picos de cada especie dominante corresponden a la posición del tipo de dominancia en el cual cada una es dominante. El cenocline así obtenido puede subdividirse, asignando valores de 1 a 10 consecutivos desde un extremo al otro del gradiente composicional. En los primeros estudios,^(36, 22) los extremos del cenocline correspondían a las comunidades extremas de una sucesión vegetal (comunidades iniciales y terminales o climax), y por ello, el valor asignado a cada porción del gradiente se llamó; "número de adaptación al climax". Sin embargo, en trabajos posteriores, en que las variaciones de la vegetación son debidas a gradientes ambientales y no corresponden necesariamente a estadios de una sucesión, se propuso dar a este valor el nombre de "número de continuum".⁽³⁾ Los valores altos de este número indican adaptación a las condiciones prevalecientes en el extremo derecho del gradiente y los valores bajos, adaptación a las condiciones del extremo izquierdo, tal como se ubican en el gráfico de distribución de abundancia en función de la posición de las muestras.

Tabla XVI: Tabla Ordenada de Dominantes Principales

Especies		Tipos de Dominancia				
		Pj	Tb	Bc	Ba	Pr
Pj	%C	100	80	75	75	33
	%A	42	3,5	2,4	2,9	0,3
Tb	%C	44	100	90	90	60
	%A	2,5	12,5	9,3	6	5,5
Bc	%C	37	80	100	100	60
	%A	1,8	9	25	8,6	7,2
Ba	%C	34	60	75	100	75
	%A	1,7	6,3	6,5	18	8,5
Pr	%C	0	60	25	75	100
	%A	0	6,8	5,1	7,9	29

Pj: *P. juliflora* ; Tb: *T. billbergii* ; Bc: *B. cumanensis*; Ba: *B. arborea*; Pr: *P. rhamnoides*;
 %C: porcentaje de constancia; %A: porcentaje de cobertura (explicación en el texto).

El número de continuum se utiliza para ponderar el valor de abundancia de las especies de cada muestra. Al igual que en la técnica de los promedios ponderados de Whittaker, la suma de los productos entre el valor de abundancia y el número de continuum de cada especie para cada muestra da un índice de posición relativa de ella en el gradiente denominado "índice de continuum". De esta manera es posible ubicar una muestra en un gradiente a base de todas sus especies. Si se grafica el valor de abundancia promedio de cada especie en función del índice de continuum, se obtiene un gráfico en el que aparecen sucesiones de curvas de forma de campana; en el caso de las dominantes, este gráfico coincide con el anterior.

En algunos casos hay dos gradientes notables que pueden expresarse con índices o promedios ponderados. En esta situación, es posible representar las variaciones de la vegetación en un gráfico bidimensional, en el cual cada eje representa uno de los gradientes. Las muestras se ubican en el gráfico según su posición respecto a ambos gradientes. Luego se pueden trazar líneas para separar los distintos tipos de comunidad a fin de obtener patrones de vegetación en relación con los patrones ambientales.

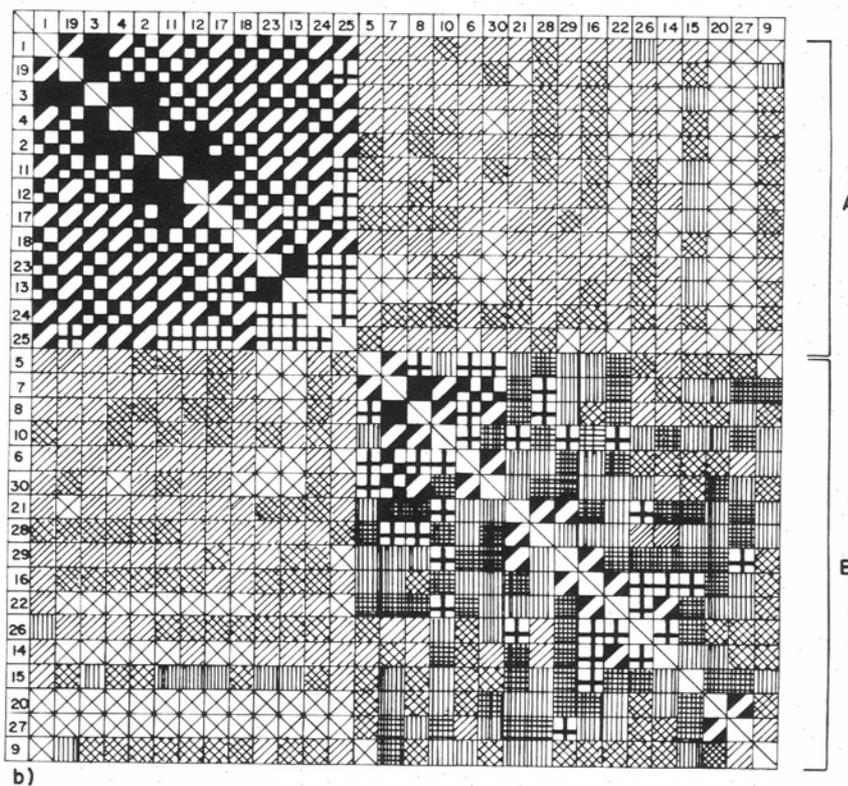
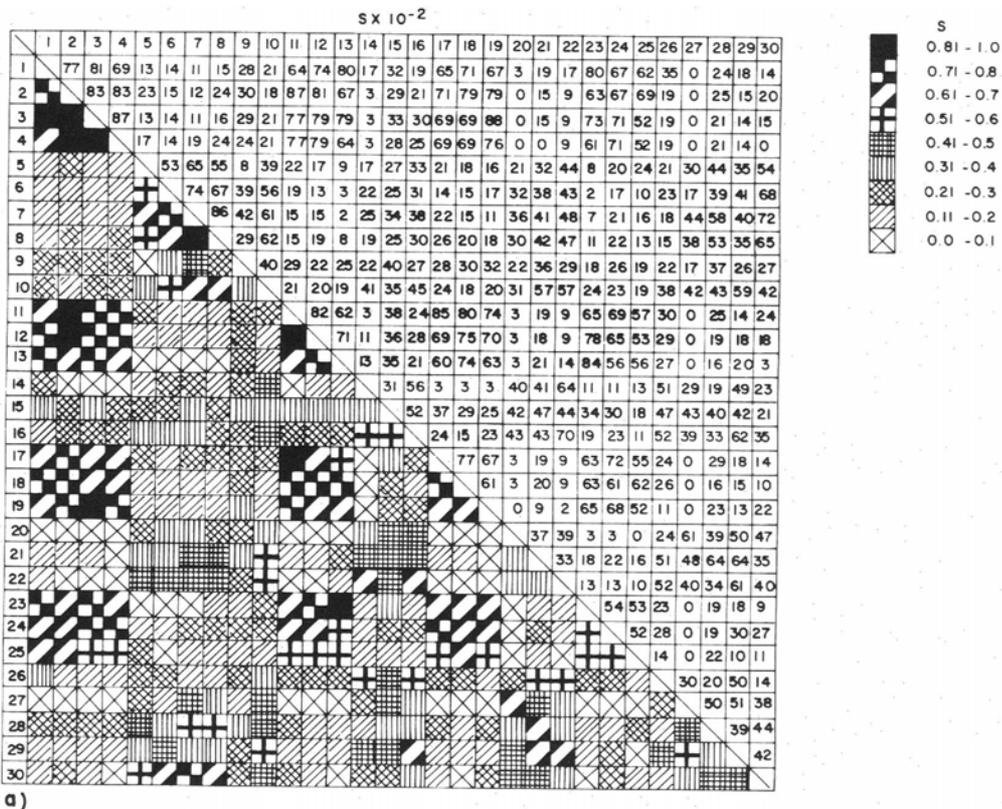
MÉTODOS BASADOS EN LA MATRIZ DE SEMEJANZA

El método más sencillo consiste en ordenar una matriz secundaria de semejanza. Este procedimiento fue utilizado por primera vez por Czekanowsky en 1909⁽⁶¹⁾ y lleva el nombre del autor. Una vez calculados los coeficientes de similitud (S) entre todos los pares de muestras, se reordenan las muestras en la matriz mediante inspección visual, de manera que la mayor parte de los coeficientes mayores queden próximos a la diagonal principal. Para ello, se coloca en el primer puesto una muestra extrema y al lado de ésta se coloca la muestra cuyo S con la primera muestra es mayor. En el tercer puesto se ubica la muestra cuyo S es mayor con la muestra ubicada en segundo lugar, y así sucesivamente. Puede ser necesario reordenar la matriz varias veces. Los números se reemplazan por símbolos, en los cuales el grado de sombreado es proporcional al S. De esta manera se obtiene un *diagrama enrejado*, en el cual las muestras forman grupos dentro de los cuales los valores de similitud son mayores. Si las muestras provienen de un cenocline, es posible colocar los valores mayores a lo largo de la diagonal, pero no se forman grupos sino que los coeficientes van disminuyendo gradualmente a medida que se alejan de la diagonal.

Si se parte de una matriz de coeficientes de asociación o correlación entre especies, son las especies las que se ordenan para ubicar los valores mayores próximos a la diagonal. Un grupo de muestras relacionadas por altos coeficientes de similitud constituye un tipo de comunidad y un grupo de especies asociadas o correlacionadas constituyen un grupo ecológico. En la **Tabla XVII** se presenta un ejemplo en el cual se ordena la matriz secundaria de coeficientes de comunidad de Sørensen (S), calculados a partir de los datos de la **Tabla XII**.

Este método puede ser directo o indirecto. En el ejemplo de la **Tabla XVII**, el método es indirecto, puesto que las muestras se ordenan conforme a las relaciones mutuas; también podrían ordenarse en función de gradientes ambientales. El procedimiento es subjetivo e informal.^(61, 99, 65)

Tabla XVII. Ordenación de la Matriz Secundaria.



Si la matriz de semejanzas es relativamente pequeña, pueden construirse diagramas espaciales en los cuales los individuos (muestras o atributos) afines se colocan unos cerca de otros y los individuos disímiles alejados. Las **constelaciones** o **plexos** así formados reflejan gráficamente y sintéticamente las relaciones entre los individuos y la separación entre ellos es proporcional a su similitud relativa. Es difícil elaborar estos plexos en un plano, por lo cual a menudo se preparan modelos tridimensionales o dibujos en perspectiva. A medida que el número de individuos aumenta, se hace más difícil construir la constelación y, especialmente, interpretar la figura obtenida en términos ecológicos. Para resolver este problema se recomienda un procedimiento que consiste en agrupar las muestras en tipos de comunidades y en obtener una muestra promedio para cada tipo; luego se calculan los coeficientes de similitud entre todos los pares de muestras promedio para obtener una matriz de segundo orden a partir de la cual se construye un plexo de segundo orden. Este plexo constituye un patrón de tipos de comunidad.

Los plexos representan hiperespacios composicionales. En algunas situaciones pueden poner en evidencia relaciones entre las comunidades o las especies y el ambiente.⁽⁹⁹⁾

La **ordenación polar** y el **análisis de factores**, dos métodos formales, parten de la matriz secundaria de semejanzas. La ordenación polar es el método más empleado porque es relativamente sencillo y puede realizarse manualmente. El análisis de factores, en cambio, requiere mucha computación y no puede realizarse si no se cuenta con la infraestructura adecuada. La ordenación polar comprende mayor número de etapas en las cuales interviene la decisión subjetiva del investigador. Mientras que este método proyecta las muestras del hiperespacio composicional a uno o dos ejes que expresan el mayor grado de variación vegetacional o ambiental, el análisis de factores busca ejes nuevos que representan la respuesta de conjunto de especies a las variaciones ambientales, eliminando las variaciones debidas a respuestas individuales.

La **ordenación polar**, diseñada por Bray y Curtis,⁽²¹⁾ se basa en una matriz secundaria de porcentajes de distancias (PD) calculados a partir de datos doblemente transformados: primero, cada valor en porcentaje del valor máximo para cada especie y, luego, en porcentaje del total de cada muestra. La técnica consiste en ubicar todas las muestras sobre un eje en función del porcentaje de distancia entre cada una de ellas y dos muestras escogidas como puntos de referencia extremos del eje. La selección de las muestras de referencia representa una fase subjetiva porque el investigador debe emplear su criterio. Bray y Curtis⁽²¹⁾ han propuesto que se empleen como puntos extremos del eje las dos muestras cuyo PD es mayor; otro criterio ha sido seleccionar como un extremo la muestra cuya suma total de PD es mayor, escogiendo como el otro extremo aquella cuyo PD con la anterior es mayor. No siempre estos criterios permiten una ordenación interpretable ecológicamente por lo cual se ha sugerido que se usen como extremos aquellas muestras que ocupan sitios opuestos en relación con los factores del hábitat, o que han parecido extremas al investigador por sus características composicionales.

Una vez escogidos los extremos se computan los valores de ordenación de todas las muestras con respecto a los extremos. En la **figura 30** se presenta el procedimiento gráfico para proyectar las muestras al eje. La distancia L corresponde al porcentaje de disimilitud entre las muestras extremas; las distancias D_1 y D_2

Metodología para el Estudio de la Vegetación

corresponden a los porcentajes de disimilitud entre la muestra que se quiere proyectar y cada uno de los extremos del eje. A partir del extremo izquierdo se traza un arco de radio igual a D_1 y con centro en el extremo derecho se traza otro arco con radio D_2 . A partir del punto en que se intersecan los dos arcos se traza una línea perpendicular al eje. La distancia e corresponde a la distancia vertical de la muestra al eje y x expresa la posición de la muestra proyectada sobre el eje, es decir la distancia entre el origen y la muestra proyectada. Estos valores se computan a partir del teorema de Pitágoras mediante las ecuaciones:

$$x = (L^2 + D_1^2 - D_2^2) / 2L \quad (1)$$

$$e = \sqrt{(D_1^2 - x^2)} \quad (2)$$

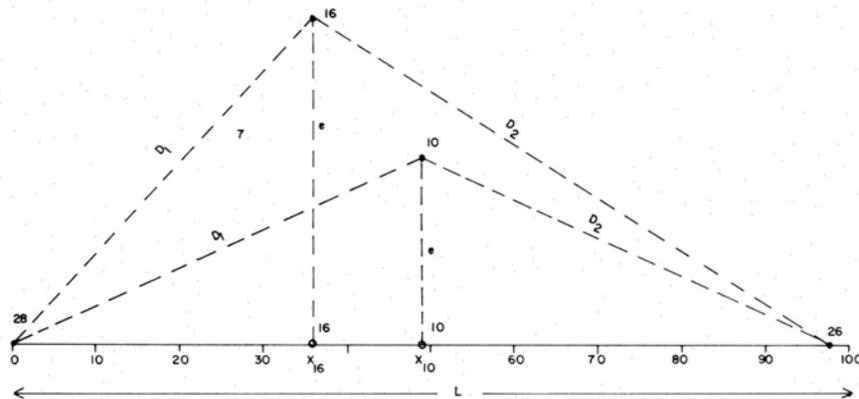


Fig. 30. Procedimiento gráfico para proyectar las muestras sobre un eje polar. Explicación en el texto.

A partir de los datos de la **Tabla XII**, efectuando la doble transformación propuesta por Bray y Curtis,⁽²¹⁾ se computan los porcentajes de disimilitud y se obtiene la siguiente matriz secundaria para el grupo de muestras correspondientes a la zona subhúmeda separadas del conjunto por el método de Czekanowski (grupo A de la **Tabla XVII**):

Muestras:	7	8	10	6	30	28	29	21	16	22	14	26	15	20	27
	0	26	49	57	49	69	70	65	79	65	89	94	88	84	83
	26	0	48	64	57	76	74	62	82	74	91	96	95	87	85
	49	48	0	70	71	80	66	61	72	58	73	80	88	94	88
	57	64	70	0	58	81	69	73	79	69	85	90	84	90	87
	49	57	71	58	0	72	65	70	67	68	91	93	91	73	84
	69	76	80	81	72	0	76	81	79	80	96	98	80	76	84
	70	74	66	69	65	76	0	36	53	37	60	76	78	71	79
PD =	65	62	61	73	70	81	36	0	64	47	68	71	78	75	73
	79	82	72	79	67	79	53	64	0	53	67	69	68	85	85
	65	74	58	69	68	80	37	47	53	0	58	75	84	84	85
	89	91	73	85	91	96	60	68	67	58	0	66	89	86	95
	94	96	80	90	93	98	76	71	69	75	66	0	69	84	97
	88	95	88	84	91	80	78	78	68	84	89	69	0	80	87
	84	87	94	90	73	76	71	75	85	84	86	84	80	0	71
	83	85	88	87	84	84	79	73	85	85	95	97	87	71	0
\overline{PD} =	69	73	71	75	72	81	65	66	72	67	80	83	83	81	85

Metodología para el Estudio de la Vegetación

La última fila (\overline{PD}) corresponde a los valores promedio para cada muestra. Siguiendo el criterio de Bray y Curtis,⁽²¹⁾ se escogen las muestras 26 y 28 como extremos por ser su PD = 98 el mayor de la matriz. Si se hubiese utilizado como criterio del primer extremo la muestra cuyo promedio es el mayor, se podría haber escogido la muestra 27 como origen y 26 como el segundo extremo. Aplicando las ecuaciones (1) y (2), se obtienen los valores de x y e:

	$PD_{28,j}$	$PD_{j,26}$	$(PD_{28,j})^2$	$(PD_{j,26})^2$	x	x^2	e	
7	69	94	4761	8836	28,2	795,8	63	
8	76	96	5776	9216	31,5	989,1	69	
10	80	80	6400	6400	49	2401	63	
6	81	90	6561	8100	41,2	1693,2	70	
30	72	93	5184	8649	31,3	981	65	
28	-	-	-	-	0	-	0	
29	76	76	5776	5776	49	2401	58	
21	81	71	6561	5041	56,8	3221,1	58	
16	79	69	6241	4761	56,6	3198	55	
22	80	75	6400	5625	53	2804,1	60	
14	96	66	9216	4356	73,8	5445,8	61	
26	98	-	-	-	98	-	0	→ L
15	80	69	6400	4761	57,4	3290,4	56	
20	76	84	5776	7056	42,5	1803,7	63	
27	84	97	7056	9409	37	1368,6	75	

Si se grafican las muestras a lo largo del eje, representando los valores de x, se ve que hay pares de muestras que a pesar de tener valores elevados de PD aparecen juntas, como, por ejemplo, los pares 8 - 27, 30 - 8, 21 - 15, 6 - 20, 20 - 10. Es conveniente obtener un segundo eje de ordenación que permita separar estos pares de muestras. El procedimiento para proyectar las muestras en el segundo eje (y) es igual al anterior. Las muestras escogidas como extremos del segundo eje deben satisfacer algunas condiciones; a) deben estar ubicadas en la parte central del eje x, b) de los pares de muestras vecinas, debe ser el que tenga el mayor PD, y c) deben tener valores altos de e, aunque no necesariamente los valores mayores. En nuestro ejemplo, el par 6-20 cumple las condiciones, por lo tanto se escogen como extremos del eje (y), perpendicular al eje (x). Aplicando la ecuación (1), se obtienen los valores de (y), que señalan la ubicación de las muestras a lo largo del segundo eje con respecto a las muestras 6 y 20. En la **figura 31** se muestran los resultados de la ordenación polar en un plano formado por los ejes x (28 - 26) e y (6 - 20).

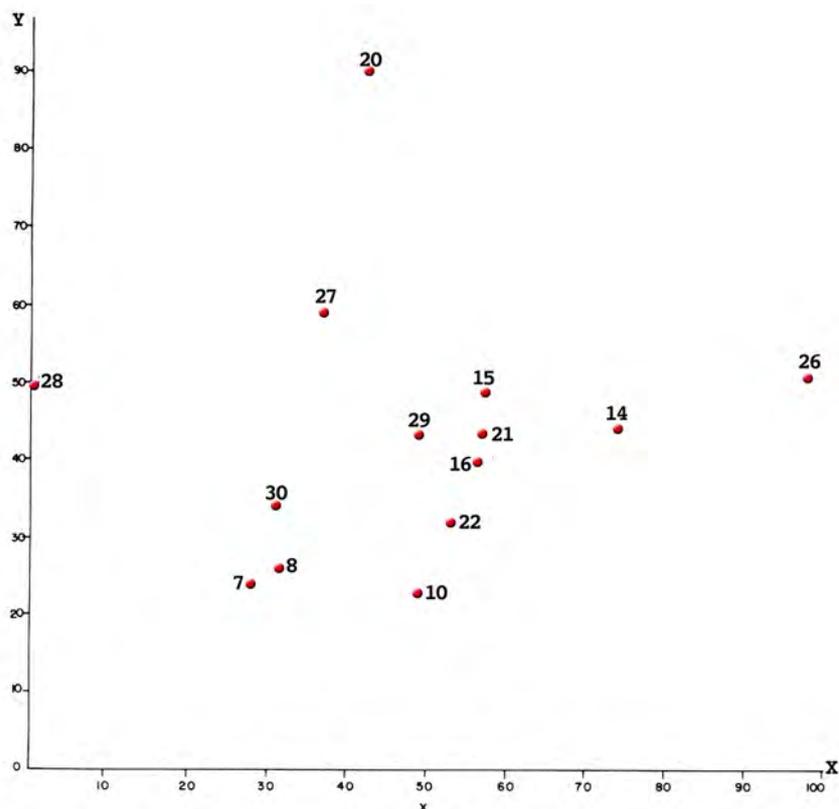


Fig. 31. Resultado de la ordenación polar en un plano. Explicación en el texto. Los datos provienen de un estudio de la vegetación realizado en Falcón, Venezuela.(97)

Puede resultar necesario computar un tercer eje si se observa que muestras con un PD relativamente alto todavía aparecen juntas en el gráfico. En general bastan dos ejes para representar la variación entre las muestras. Los extremos del tercer eje se escogen con criterios semejantes a los utilizados para seleccionar el segundo eje, de entre los pares de muestras en el centro del gráfico. Es posible comparar, mediante un test estadístico, las distancias reales entre las muestras en el gráfico y los PD correspondientes para comprobar si la ordenación refleja las distancias expresadas por los PD. Si la respuesta es positiva no es necesario extraer más ejes; si es negativa hay que extraer más ejes u otros ejes.

En los casos de ordenación polar directa; es decir, si las muestras extremas se escogen en función de un gradiente ambiental, no se requiere calcular la matriz secundaria completa, sino que basta calcular los PD de todas las muestras con las escogidas como extremos del eje de ordenación. Esto simplifica considerablemente la computación. La ordenación polar de Bray y Curtis tiene variantes que difieren en los criterios de selección de las muestras de referencia, en la transformación de los datos y en la función de semejanza empleada.(116, 82, 151, 50). La modificación propuesta por van der Maarel(151) ha sido llamada por el autor ordenación de ejes principales y permite lograr resultados similares a los obtenidos con el método de ordenación de componentes principales. A diferencia de aquél puede aplicarse manualmente con una calculadora de mesa. La función de semejanza empleada tiene en cuenta un componente de similitud y otro de disimilitud.

$$C_{M1,2} = \frac{2 \sum_{i=1}^n \min(x_{i1}, x_{i2}) - \left[\sum_{i=1}^n (x_{i1} + x_{i2}) - 2 \sum_{i=1}^n \min(x_{i1}, x_{i2}) \right]}{\sum_{i=1}^n (x_{i1} + x_{i2})}$$

$$C_{M1,2} = \frac{4 \sum_{i=1}^n \min(x_{i1}, x_{i2})}{\sum_{i=1}^n (x_{i1} + x_{i2})} - 1 = 2C_S - 1$$

donde n = número de especies, siendo C_S el coeficiente de comunidad de Sørensen. El C_M varía entre -1 y 1. La distancia entre pares de muestras es D_M = 1 - C_M = 2(1 - C_S). Tal como en el análisis de componentes principales, los ejes deben expresar la mayor parte posible de la variación total, es decir las muestras de referencia deben presentar diferencias máximas con el resto. El criterio de selección de las muestras de referencia es, pues, es máximo de correlación negativa con las restantes.

Para simplificar los cálculos, se computa la tendencia a correlación negativa (TCN) entre pares de muestras, sumando las diferencias absolutas entre los pares de valores de las columnas correspondientes de la matriz de C_{M_i}; es decir $\sum (C_{Mj,1} - C_{Mj,2})$, donde j representa las muestras de las filas y 1 y 2 son las columnas correspondientes a las muestras 1 y 2. El autor⁽¹⁵¹⁾ describe un procedimiento que permite abreviar los cálculos y evita la necesidad de computar los TCN para todos los pares posibles. Un valor alto de TCN sugiere una fuerte correlación negativa, por lo tanto, las muestras de referencia son aquellas cuyo TCN es máximo. Las muestras se ubican con el procedimiento de Bray y Curtis.⁽²¹⁾

El **análisis de factores** supone que en una población estadística existen dos tipos de variaciones: la que proviene de la respuesta al ambiente de cada individuo por separado y la que proviene de las respuestas conjuntas de grupos de individuos. Este análisis trata de descubrir este último tipo de variaciones y de eliminar el primero ante el supuesto **a priori** de que la población se estructura a causa de factores subyacentes. La técnica busca los ejes de variación de los factores subyacentes. En este contexto, el término "factor" tiene una connotación estadística y constituye una expresión de la correlación entre las variables que se examinan; no se refiere a factores ambientales necesariamente. Aunque puede ser posible interpretar los factores obtenidos en función de gradientes ambientales, estos factores son completamente fitosociológicos en naturaleza, siendo expresiones de la correlación entre especies.⁽⁶⁵⁾

El análisis de factores parte de una matriz R de correlación o de asociación entre especies, que se calcula a partir de la matriz primaria X = (x_{ij}). La abundancia x_{ij}, de la especie i en la muestra j está dada por:

$$x_{ij} = a_{i1} F_{1j} + a_{i2} F_{2j} + a_{i3} F_{3j} + \dots + a_{im} F_{mj} + a_i S_{ij}$$

donde F_{1j}, F_{2j}, etc. son los valores de los factores comunes en la muestra j, m es el número total de muestras, S_{ij} es el valor del factor específico para la especie i y a_{i1}, a_{i2}, etc. son coeficientes característicos de la especie i, y reflejan el grado al cual la especie está determinada por cada factor común. Si las variables están centradas y estandarizadas (media = 0, desviación estándar = 1) para cada especie y si los factores F_{ij}, son

independientes entre sí, el coeficiente de correlación entre las especies h e i es:

$$r_{hi} = a_{h1}a_{i1} + a_{h2}a_{i2} + a_{h3}a_{i3} + \dots + a_{hm}a_{im}$$

Se trata de resolver la matriz para obtener los valores de los coeficientes a_{ij} . Las soluciones son infinitas y mediante computación se puede obtener una solución óptima; es decir el valor mayor de a_{ij} , para cada especie en cada factor. Los valores de a_{ij} representan las coordenadas de las especies en un espacio en el cual los ejes son los factores obtenidos.

Dagnelie⁽³⁷⁾ explica los detalles del método de análisis de factores. Este método no se emplea con mucha frecuencia por diversos motivos. Por una parte, requiere mucha computación, por la otra los datos fitosociológicos no satisfacen los supuestos en los que se basa el método; éste exige que los factores sean independientes y que la respuesta de las especies sea lineal. Todo ello hace que los resultados obtenidos sean difíciles de interpretar.

MÉTODOS BASADOS SOBRE EL CÁLCULO DE RAÍCES LATENTES Y SUS VECTORES CARACTERÍSTICOS

En esta categoría se distinguen varios métodos. Los más frecuentemente utilizados son el análisis de componentes principales y el método de los promedios recíprocos. El cálculo de los vectores característicos permite derivar ejes sobre los cuales se proyectan los individuos.

Hasta ahora hemos representado los individuos en un espacio multidimensional mediante puntos cuyas posiciones están dadas por las coordenadas del sistema. Otra manera de representarlos consiste en señalar la ubicación de los puntos mediante vectores desde el origen de coordenadas hasta el punto. En la **figura 32** se ilustra la representación de dos muestras (A y B) en un sistema de dos coordenadas (especies 1 y 2). La estructura de datos puede describirse en función de los ángulos entre los vectores. Cuanto menor sea el ángulo entre dos vectores, más parecidas son las muestras entre sí; cuanto mayor sea el ángulo, más disímiles son las muestras entre sí. Resulta conveniente expresar los ángulos por sus cosenos porque éstos son equivalentes a los coeficientes de correlación entre las muestras, siempre que los datos estén centrados; es decir que la media de las especies sea igual a cero. Esto se puede demostrar respecto a las muestras A y B de la figura 32. La distancia entre las muestras (\overline{AB}) es:

$$\overline{AB} = (x_{1A} - x_{1B})^2 + (x_{2A} - x_{2B})^2 \tag{1}$$

por el Teorema de Pitágoras aplicado al triángulo ABC.

Pero, según la ley de los cosenos:

$$\overline{AB}^2 = \overline{OA}^2 + \overline{OB}^2 - 2 \cdot \overline{OA} \cdot \overline{OB} \cos \alpha \tag{2}$$

$$\overline{OA}^2 = x_{2A}^2 + x_{1A}^2 \quad \text{y} \quad \overline{OB}^2 = x_{2B}^2 + x_{1B}^2 \tag{3}$$

Reemplazando en la ecuación (2) por (1) y (3) y simplificando se obtiene:

$$\frac{x_{1A}x_{1B} + x_{2A}x_{2B}}{(x_{2A}^2 + x_{1A}^2)(x_{2B}^2 + x_{1B}^2)} = \cos \alpha$$

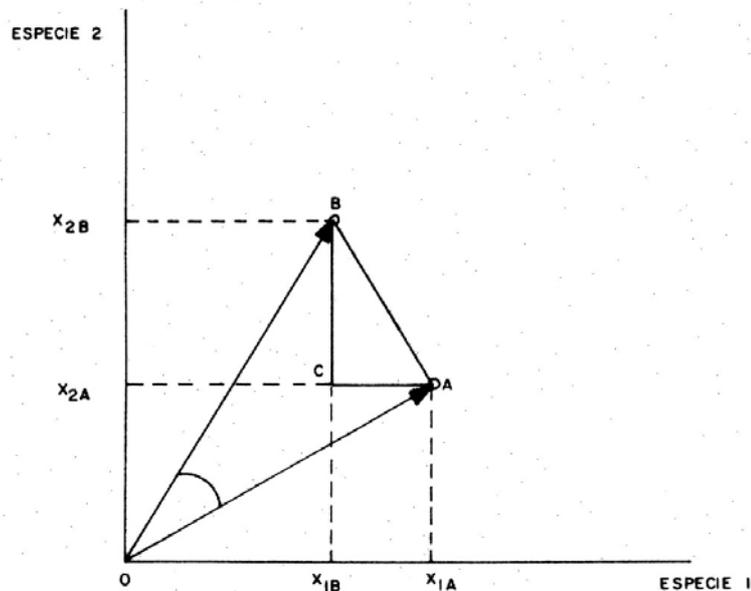


Fig. 32. Representación vectorial de las muestras en un espacio composicional; A y B = muestras, OA = vector de la muestra A y OB = vector de la muestra B. Explicación en el texto.

donde el primer término es la correlación entre A y B para el sistema de dos especies. Generalizando para $i = n$ especies:

$$r_{AB} = \cos \alpha = \frac{\sum_{i=1}^n X_{iA} X_{iB}}{\sqrt{\sum_{i=1}^n X_{iA}^2 \sum_{i=1}^n X_{iB}^2}}$$

De este modo, la representación de las muestras en un espacio composicional mediante puntos es análoga a la matriz primaria especies / muestras y la representación mediante vectores es análoga a una matriz de correlaciones entre muestras.

En un espacio multidimensional es prácticamente imposible visualizar e interpretar las relaciones entre las muestras. El **análisis de componentes principales** tiene por objeto representar las relaciones entre las muestras en un espacio reducido, de menor número de dimensiones, para facilitar su interpretación. Esencialmente constituye una representación diferente de los datos; los ejes no representan ya la abundancia de las especies, sino combinaciones lineales de la abundancia de cada especie. Podrían obtenerse tantos ejes complejos como ejes simples del sistema original. La virtud del análisis de componentes principales radica en que los ejes derivados se obtienen de manera tal que el primero representa la mayor variación posible y los siguientes la mayor variación residual posible, de modo que el primer eje recupera la mayor cantidad de estructura y ésta va disminuyendo gradualmente en los ejes subsiguientes. Así, es posible basar el estudio en los primeros 2 o 3 ejes y descartar el resto.⁽⁶⁶⁾

En la **figura 33** se representa gráficamente el funcionamiento del método de análisis de componentes principales en un sistema simplificado de dos especies. Los ejes sp_1 y sp_2 representan el sistema de

Metodología para el Estudio de la Vegetación

coordenadas de la matriz primaria y los ejes x_1 y x_2 representan los ejes del sistema luego de la transformación (centrado). Estos ejes pasan por el centroide del grupo; los ejes y_1 e y_2 representan los nuevos ejes obtenidos por análisis de componentes principales. Se trata de que el primer eje y_1 represente la mayor variación posible, lo que equivale a decir que el primer eje debe ser paralelo a la dirección principal o eje mayor de la nube hiperelipsoidal. Esto determina que la distorsión de la proyección ortogonal de las muestras sobre este eje sea mínima. En consecuencia, el requisito esencial es que la suma de los cuadrados de los valores y_1 sea máxima, situación en la cual la distorsión es mínima y la varianza es máxima. El análisis de componentes principales tiene por objeto determinar el ángulo θ del eje y_1 que cumpla con el requisito:

$$\sum_{j=1}^m y_{1j}^2 = \text{máximo}$$

donde m es el número de muestras. A partir de este ángulo θ se determina la posición de las muestras sobre el nuevo eje y_1 . Para demostrar esto consideremos los triángulos OAB y OAC, donde \overline{OA} es el vector de la muestra A; $\overline{AB} = y_{2A}$ y $\overline{AC} = x_{2A}$. Se ve que:

$$\overline{OA}^2 = x_{1A}^2 + x_{2A}^2 \quad \text{y} \quad \overline{OA}^2 = y_{1A}^2 + y_{2A}^2$$

es decir que:

$$x_{1A}^2 + x_{2A}^2 = y_{1A}^2 + y_{2A}^2$$

generalizando para m muestras:

$$\sum_{j=1}^m x_{1j}^2 + \sum_{j=1}^m x_{2j}^2 = \sum_{j=1}^m y_{1j}^2 + \sum_{j=1}^m y_{2j}^2 \quad (4)$$

Dado que el origen de coordenadas está en el centroide, las medias $\overline{x_1}$, $\overline{y_1}$, e $\overline{y_2}$ son iguales a 0; por lo tanto:

$$\text{varianza } (x_1) = 1/m \sum_{j=1}^m x_{1j}^2$$

$$\text{varianza } (x_2) = 1/m \sum_{j=1}^m x_{2j}^2$$

$$\text{varianza } (y_1) = 1/m \sum_{j=1}^m y_{1j}^2$$

$$\text{varianza } (y_2) = 1/m \sum_{j=1}^m y_{2j}^2$$

Entonces, reemplazando en (4)

$$\text{var}(x_1) + \text{var}(x_2) = \text{var}(y_1) + \text{var}(y_2)$$

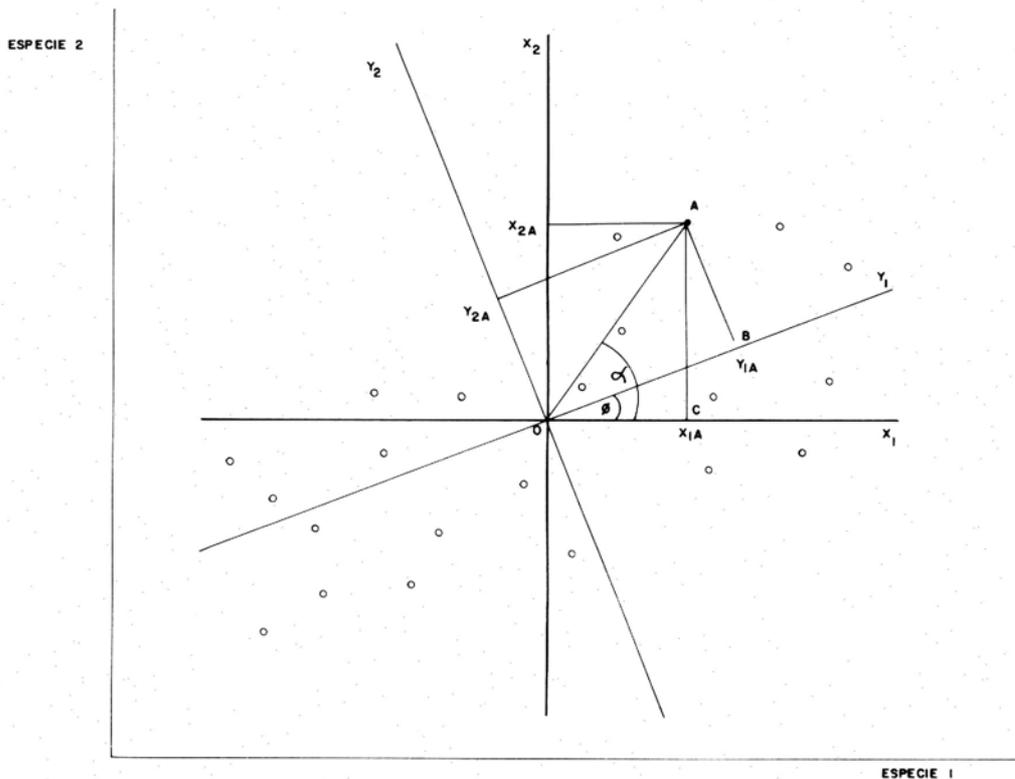


Fig. 33. Rotación de ejes en el análisis de componentes principales. Explicación en el texto.

Volviendo a la **figura 33**, se ve que:

$$y_{1A} = OA \cdot \cos(\alpha - \theta) \quad y_{2A} = OA \cdot \sin(\alpha - \theta) \quad (5)$$

$$y \quad OA = x_{1A} / \cos \alpha = x_{2A} / \sin \alpha$$

reemplazando en (5) y recordando que:

$$\cos(\alpha - \theta) = \cos \alpha \cdot \cos \theta - \sin \alpha \cdot \sin \theta$$

$$\sin(\alpha - \theta) = \sin \alpha \cdot \cos \theta - \cos \alpha \cdot \sin \theta$$

generalizando para m muestras:

$$y_{1j} = x_{1j} \cos \theta + x_{2j} \sin \theta$$

$$y_{2j} = -x_{1j} \sin \theta + x_{2j} \cos \theta \quad \text{para } j = 1, 2, \dots, m$$

Expresado en forma de matriz:

$$\begin{bmatrix} y_{1j} \\ y_{2j} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \cos\theta & \text{sen}\theta \\ -\text{sen}\theta & \cos\theta \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_{1j} \\ x_{2j} \end{bmatrix}$$

donde los vectores $(x_{1j}, x_{2j})'$ e $(y_{1j}, y_{2j})'$ representan la matriz primaria de datos y la matriz transformada, respectivamente, siendo el factor de transformación la matriz **U**:

$$\begin{aligned} \mathbf{Y} &= \begin{bmatrix} y_{11} & y_{12} & y_{13} & \dots & y_{1j} \\ y_{21} & y_{22} & y_{23} & \dots & y_{2j} \end{bmatrix} = \\ &= \mathbf{UX} = \begin{bmatrix} \cos\theta & \text{sen}\theta \\ -\text{sen}\theta & \cos\theta \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_{11} & x_{12} & x_{13} & \dots & x_{1j} \\ x_{21} & x_{22} & x_{23} & \dots & x_{2j} \end{bmatrix} \end{aligned}$$

La multiplicación de una matriz primaria por su transpuesta da una matriz de covarianzas, en la cual la diagonal contiene las varianzas:

$$\mathbf{XX}' = \begin{bmatrix} \text{var}(x_1) & \text{cov}(x_1x_2) \\ \text{cov}(x_1x_2) & \text{var}(x_2) \end{bmatrix} = \frac{1}{m} \begin{bmatrix} \sum_{j=1}^m x_{1j}^2 & \sum_{j=1}^m x_{1j} x_{2j} \\ \sum_{j=1}^m x_{1j} x_{2j} & \sum_{j=1}^m x_{2j}^2 \end{bmatrix}$$

entonces, multiplicando por sus transpuestas queda:

$$\mathbf{YY}' = \mathbf{UXX}'\mathbf{U}'$$

$$\frac{1}{m} \begin{bmatrix} \text{var}(y_1) & \text{cov}(y_1y_2) \\ \text{cov}(y_1y_2) & \text{var}(y_2) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \cos\theta & \text{sen}\theta \\ -\text{sen}\theta & \cos\theta \end{bmatrix} \frac{1}{m} \begin{bmatrix} \sum_{j=1}^m x_{1j}^2 & \sum_{j=1}^m x_{1j} x_{2j} \\ \sum_{j=1}^m x_{1j} x_{2j} & \sum_{j=1}^m x_{2j}^2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \cos\theta & -\text{sen}\theta \\ \text{sen}\theta & \cos\theta \end{bmatrix}$$

Se había dicho que el requisito era que la varianza en y_1 debía ser máxima; es decir su primer derivada debe ser cero. Pero la primer derivada de la $\text{var}(y_1)$ es igual a la $\text{cov}(y_1, y_2)$, como se demuestra a partir de la relación de las matrices $\mathbf{YY}' = \mathbf{UXX}'\mathbf{U}'$

$$\text{var}(y_1) = \cos^2\theta \sum_{j=1}^m x_{1j}^2 + \text{sen}^2\theta \sum_{j=1}^m x_{2j}^2 + 2\text{sen}\theta\cos\theta \sum_{j=1}^m x_{1j}x_{2j}$$

$$\frac{d}{d\theta}[\text{var}(y_1)] = \cos\theta \text{sen}\theta \sum_{j=1}^m (-x_{1j}^2 + x_{2j}^2) + \cos^2\theta - \text{sen}^2\theta - 2\text{sen}\theta\cos\theta \sum_{j=1}^m x_{1j}x_{2j} = \text{cov}(y_1y_2)$$

quiere decir que cuando la varianza es máxima,

$$\mathbf{UXX}'\mathbf{U}' = \begin{bmatrix} \sum_{j=1}^m y_1^2 & 0 \\ 0 & \sum_{j=1}^m y_2^2 \end{bmatrix} = \Lambda$$

La diagonal de la matriz Λ contiene las raíces latentes (λ) de la matriz de covarianza; es decir $\text{var}(y_i) = \lambda_i$ y las filas de la matriz \mathbf{U} representan los vectores característicos correspondientes. En otras palabras resolviendo las raíces latentes de la matriz secundaria de covarianzas es posible calcular el ángulo θ a partir de la ecuación;

$$\text{var}(x_1) \cos \theta + \text{cov}(x_1 x_2) \sin \theta = \lambda_1 \cos \theta$$

y las coordenadas de las muestras en el nuevo sistema de ejes estarán dadas por:

$$y_{1j} = x_{1j} \cos \theta + x_{2j} \sin \theta \quad y_{2j} = -x_{1j} \sin \theta + x_{2j} \cos \theta$$

Una vez obtenido el primer eje, se obtiene el segundo con la condición de que debe ser ortogonal con respecto al primero, es decir independiente, y debe representar la mayor cantidad de varianza residual posible. Los ejes sucesivos deben ser ortogonales con respecto a todos los anteriores. En nuestro ejemplo, el número de especies y , por lo tanto, el de ejes es $i = 2$. Para $i = s$, en un espacio multidimensional es necesario resolver la ecuación matricial $\mathbf{UXX}'\mathbf{U}' = \Lambda$, donde \mathbf{XX}' es la matriz $s \cdot s$ de covarianza entre todos los pares de especies (es decir, una matriz \mathbf{R}), y Λ es la matriz diagonal cuyos elementos son las raíces latentes $\lambda_i = \text{var}(y_i)$ para $i = 1, 2, \dots, s$.

El análisis descrito, denominado de tipo R porque parte de una matriz \mathbf{R} , es el de aplicación más frecuente. También es posible el análisis a partir de una matriz \mathbf{Q} . En este caso, la matriz de datos centrados se transpone y se multiplica la matriz transpuesta por la matriz directa ($\mathbf{Q} = \mathbf{X}'\mathbf{X}$). La matriz \mathbf{Q} obtenida permite comparar muestras de a pares: los elementos de la diagonal $\left(\sum_{i=1}^n x_{ij}^2 \right)$ constituyen las varianzas de todas las especies en cada muestra y los demás elementos representan las covarianzas de las especies en cada par de muestras. En este caso, los puntos en el espacio representan especies y los ejes muestras, y el resultado es una ordenación de especies. Dado que los resultados obtenidos por cualquiera de ambos métodos (\mathbf{R} o \mathbf{Q}) son iguales^(126, 116) su selección depende de las dimensiones de la matriz de datos. Si el número de muestras es mayor que el de especies, es preferible partir de una matriz \mathbf{R} , puesto que ella será de menor tamaño que una matriz \mathbf{Q} . Si el número de especies es mucho mayor que el de muestras se parte de una matriz \mathbf{Q} , la cual es de menor tamaño que la matriz \mathbf{R} .

En el ejemplo presentado, se ha partido de una matriz de covarianzas porque los datos no han sido estandarizados. La estandarización de los datos de la matriz primaria equivale a reemplazar la matriz de covarianzas por una matriz secundaria de correlaciones. El análisis es igual en ambos casos. También puede partirse de una matriz de distancias euclidianas donde cada elemento es igual a $-0,5 d_{jk}$ donde d_{jk} es la distancia euclidiana entre las muestras j y k ; las raíces latentes y los vectores característicos son iguales a los obtenidos a partir de la matriz \mathbf{Q} .⁽¹²²⁾

El **análisis de coordenadas principales**^(62, 63, 126) o **análisis de ejes principales**⁽¹²²⁾ sigue el mismo procedimiento que el análisis de componentes principales, pero no está limitado a una matriz de covarianzas o

de distancias euclidianas, sino que puede partir de cualquier otra función de semejanza, expresada como distancia, la cual puede ser no métrica. Sin embargo, los resultados obtenidos varían según la función de semejanza empleada.

El análisis de componentes principales requiere la centralización de los datos, de modo que el origen de las coordenadas se halla en un centroide. Recientemente se ha demostrado que la **variante no centrada** del análisis de componentes principales resulta útil para detectar discontinuidades.⁽¹¹⁰⁾ Por este método, si el conjunto de muestras proviene de un solo grupo continuo (modelo de la hiperelipse), el primer eje es unipolar (tiene sólo valores positivos) y los componentes sucesivos son bipolares. Si existen dos o más grupos discontinuos, habrá un componente unipolar por cada grupo; los ejes bipolares representan la variación dentro de cada uno de los grupos.⁽¹¹³⁾

El análisis de componentes principales supone la linealidad de las respuestas de las especies. Por lo tanto, si los datos son muy heterogéneos, habrá distorsiones que dificultarán la interpretación de los resultados. Por ello es útil para las ordenaciones taxométricas, pero en las ordenaciones ecológicas resulta adecuado sólo si los datos son relativamente homogéneos.

El método de los **promedios recíprocos** o **análisis de correspondencia** permite destacar la correspondencia entre dos conjuntos de información, por ejemplo, especies - muestras.^(73, 74) Es una técnica de ordenación indirecta que requiere el cálculo de vectores característicos, pero se relaciona con el método de los promedios ponderados. Este último método, como ya hemos señalado, permite obtener promedios o índices de continuum para cada muestra de un conjunto a partir de índices o número de continuum asignados a las especies según su posición en el gradiente ambiental o composicional. También sería posible derivar índices o ponderar las especies a partir de la ponderación de las muestras basada en el conocimiento ecológico del comportamiento de las comunidades. Con el método de promedios recíprocos pueden realizarse ambas operaciones en iteraciones sucesivas.

Se comienza por asignar pesos arbitrarios a las especies (a_i); a partir de ellos se derivan promedios ponderados para las muestras, de tal forma que:

$$y_j = \left(\sum_{i=1}^n x_{ij} a_i \right) / x_j ,$$

siendo n el número de especies.

En la segunda iteración se obtienen nuevos pesos para las especies a partir de los promedios ponderados obtenidos para las muestras en la iteración anterior:

$$a'_i = \left(\sum_{j=1}^m x_{ij} y_j \right) / x_i$$

siendo m el número de muestras.

En la siguiente iteración:

$$y'_i = \left(\sum_{i=1}^n x_{ij} a'_i \right) / x_j$$

Hill⁽⁷³⁾ demuestra que los valores convergen a una solución común y el procedimiento cesa cuando se ha alcanzado dicha solución estable. Los resultados finales son independientes de los valores arbitrarios asignados a las especies inicialmente, pero cuanto más aproximados al valor final están, menor es el número de iteraciones necesarias para alcanzar la solución estable. Hill lo ha denominado el método de los promedios recíprocos porque los valores de las columnas son los promedios de las filas y, recíprocamente, los valores de las filas son los promedios de las columnas.⁽⁷⁴⁾

En la **Tabla XVIII** se presentan los resultados del procedimiento aplicado a los datos de la **Tabla X**. En primer lugar, la **Tabla X** se redujo a variables binarias (presencia = 1; ausencia = 0), luego se calcularon los promedios ponderados de las especies (a_i) y de las muestras (y_j), los cuales figuran en las columnas (A) y filas (Y), respectivamente. En las columnas (A*) y las filas (Y*) se aprecian los valores de los promedios ponderados trasladados a una escala 1 a 100 (intervalo máximo = 100). Este paso es necesario porque la escala se reduce en cada iteración. La ecuación para trasladar los valores a la escala 1 a 100 es:

$$a_i^* = (a_i - a_{i \text{ min}}) \cdot 100 / (a_{i \text{ máx}} - a_{i \text{ min}})$$

donde $a_{i \text{ máx}}$ y $a_{i \text{ min}}$ son los valores máximos y mínimos de los promedios ponderados y la diferencia entre ambos es el intervalo. Mediante una ecuación análoga se trasladan los valores y_j a la escala 1 a 100.

Tabla XVIII. Ordenación de Muestras y de Especies por el Método de los Promedios Recíprocos

Vectores A_i : promedios pesados de las especies; vectores A_i^* : promedios pesados trasladados a una escala de 1 a 100; vectores Y_j : promedios pesados de las muestras; vectores Y_j^* : promedios trasladados a una escla de 1 a 100; T: número total de muestras en que aparece la especie; T': número total de especies en la muestra.

E \ M	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0
2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1
3	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1
5	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1
6	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0
7	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1
8	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
9	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
T'	6	5	6	8	6	9	8	8	6	7	5	4	6	4	2	7	6	4	4	6

Metodología para el Estudio de la Vegetación

T	A ₁	A ₂	A ₂ *	A ₃	A ₃ *	A ₄	A ₄ *	A ₅	A ₅ *	A ₆	A ₆ *	A ₇
13	40	44	44	42	44,5	45,2	46,5	51,6	49,1	54,6	51,3	55,4
17	40	42,8	41	44,9	51,2	46,6	49,3	50,9	47,6	52,7	46,9	53
9	60	39,7	33,3	38,8	37,2	40,2	36,5	46,1	37,1	48,9	38,3	49,9
14	60	46,5	50,3	48,4	59,2	51,1	58,3	55,5	57,7	57,3	57,4	57,6
11	100	61	86,3	66,2	100	72	100	74,8	100	76	100	75,9
8	0	26,3	0	22,6	0	21,9	0	29,2	0	32,1	0	33
10	20	66,5	100	46,3	54,4	36,6	29,3	37,8	18,9	38,9	15,5	39,1
17	100	55,7	73,1	52,3	68,1	60,1	76,3	65,1	78,7	66,9	79,3	67
18	80	48,1	54,2	50,8	64,7	51,9	59,9	55,5	57,7	57,1	57	57,2

Y ₁	66,7	68	63,3	50	40	55,6	62,5	50	50	68,6	76	80	53,3	35	90	48,6	66,7	80	70	66,7
Y ₁ *	57,6	60	51,5	27,3	9,1	37,5	50	27,3	27,3	61,1	74,6	81,8	33,3	0	100	24,8	57,6	81,8	63,6	57,6
Y ₂	54,7	55,5	50,8	49,5	45,4	53,6	60,3	49,5	53,8	54,6	61,6	64,4	43,8	48,8	63,7	51,8	67,5	63,7	54,7	67,5
Y ₂ *	46	49,4	29,5	24,1	6,8	41,4	69,7	24,1	42,2	45,8	75,1	86,9	0	21,1	84	33,8	100	84	46	100
Y ₃	60	60,2	57,2	47,4	42	53,3	59,9	47,4	51,9	60,7	67,3	69,3	48	42,6	66,4	48,9	66,3	71	60,8	66,3
Y ₃ *	62,1	62,8	52,4	18,6	0	39	61,7	18,6	34,1	64,5	87,2	94,1	20,7	21	84,1	23,8	83,8	100	64,8	83,8
Y ₄	61,2	61,7	57,3	44,5	36,9	50,7	57	44,5	46,6	61	68	70,7	48,4	34,6	68,1	45,7	62,2	71,4	61	62,2
Y ₄ *	72,3	73,6	61,7	26,9	6,3	43,8	60,9	26,9	32,6	71,4	90,7	98,1	37,5	0	91	30,2	75	100	71,7	75
Y ₅	61,7	62,5	57	43,4	35,1	49,6	55,9	43,4	44,7	61,1	68,6	71,4	48,5	31,1	68,2	44,2	60,1	71	60,4	60,1
Y ₅ *	75,9	77,9	64,3	30,5	9,9	45,9	61,5	30,5	33,8	74,4	93,1	100	43,2	0	92,1	32,5	72	99	72,7	72
Y ₆	62,2	63,2	56,8	43,2	34,8	49,5	55,7	43,2	44,4	61,5	69	71,9	48,7	29,9	68,2	43,9	59,4	70,8	60,2	59,4
Y ₆ *	76,9	79,3	64,1	31,7	11,7	46,7	61,4	31,7	34,5	75,2	93,1	100	44,8	0	91,2	33,3	70,2	97,4	72,1	70,2

Matriz Primaria Ordenada

E \ M	14	5	4	8	16	9	13	6	7	3	17	20	19	10	1	2	15	11	18	12
6	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0
2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0
1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1
9	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1
4	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0
8	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
5	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1

Por este procedimiento las especies y las muestras se ordenan simultáneamente a lo largo de un eje y el resultado es una matriz primaria ordenada con una secuencia óptima de especies y de muestras

(Tabla XVIII). Es posible extraer más ejes. El procedimiento matemático se complica cuando hay que obtener otros ejes y el método se asemeja al análisis de componentes principales, del cual difiere en que se parte de una matriz primaria sometida a una estandarización doble simultánea y se emplea una matriz de X^2 en vez de una matriz de covarianzas o de correlaciones. La diferencia más importante con el análisis de componentes principales es que el promediado recíproco es más tolerante a la no linealidad de los datos y las distorsiones son menores. Su ventaja con respecto a la ordenación polar es que no es preciso escoger los extremos de referencia subjetivamente. En el método informal de promedios ponderados debe conocerse el comportamiento de las especies o de las comunidades para poder asignar los índices. En cambio, en el método de los promedios recíprocos, no se requiere tal conocimiento, puesto que los resultados finales son los mismos, independientemente de los índices asignados en un principio.

CONCLUSIONES

Hasta la fecha todas las técnicas de ordenación, con excepción del análisis de continuum de Curtis y Mdmntosh,⁽³⁶⁾ causan distorsión en mayor o menor grado debido a la incompatibilidad entre el modelo matemático lineal y la realidad ecológica de respuesta no lineal de las especies.⁽¹¹⁾ La distorsión implica que la distancia real entre muestras en un gradiente composicional no tiene una relación uniforme con la distancia obtenida con las técnicas de ordenación. Es necesario escoger entre eficiencia y elegancia matemática o función ecológica. En las ordenaciones taxométricas, en que interesan las relaciones entre los individuos que se ordenan, la decisión se vuelca hacia la eficiencia matemática. Sin embargo, cuando el propósito principal es aclarar las relaciones ecológicas, es recomendable sacrificar la exactitud matemática en beneficio de resultados ecológicamente interpretables.⁽⁴⁸⁾

El grado de distorsión depende en parte de la naturaleza de los datos. En los resultados de la ordenación influyen los factores siguientes: la diversidad alfa, la diversidad beta, el número de muestras, el ruido o error de muestreo, la presencia de discontinuidades, la presencia de muestras atípicas y la presencia de especies con distribuciones atípicas.⁽¹⁷⁴⁾

El efecto de la riqueza específica, o diversidad alfa, de una comunidad o de una muestra proveniente de ella ha sido estudiado por Austin y Greig - Smith⁽¹⁰⁾ y por Austin y colaboradores.⁽⁹⁾ Se ha observado que al incrementar el número de especies de 20 a 50 en el estudio de un cenocline, la ordenación mejora muy poco. Por lo tanto, puede reducirse el número de especies que debe tenerse en cuenta en las vegetaciones ricas en especies, sin alterar los resultados. El ruido o error de muestreo afecta el análisis de componentes principales y los métodos de ordenación basados en distancias euclidianas; pero la ordenación polar y los métodos que emplean porcentajes de similitud o coeficientes de comunidad como funciones de semejanza han resultado menos afectados. El método de promedios recíprocos ha resultado el menos vulnerable a este factor.

La diversidad beta se refiere al grado de cambio de la composición específica de las muestras tomadas a lo largo de un cenocline o al grado de contraste de la composición específica entre muestras pertenecientes a un conjunto obtenido de una región dada. A medida que incrementa la diversidad beta, aumenta la distorsión

causada por la ordenación, especialmente con aquellos métodos que suponen linealidad. En la ordenación polar y en las técnicas basadas en el cálculo de vectores característicos, se origina una curvatura en la disposición de las muestras sobre un par de ejes. Si la diversidad beta es significativa el análisis de componentes principales altera el orden de las muestras a lo largo del gradiente. La doble estandarización permite extender la eficacia del PCA a valores mayores de diversidad beta. En la ordenación polar el arco es más pronunciado cuanto mayor es la diversidad beta pero no hay alteración del orden, por lo menos a los valores de diversidad beta comúnmente encontrados en los cenoclines. El método de los promedios recíprocos da buenos resultados a valores de diversidad beta mayores que cualquiera de los otros métodos de ordenación.

En general se recomienda que cuando la diversidad beta es grande, se divida el conjunto de datos en subconjuntos más homogéneos (de diversidad beta menor) y se realicen las ordenaciones separadamente en cada grupo.^(81, 48, 146, 133, 111, 11)

La presencia de varios grupos y discontinuidades no influye de manera notable y en el método de los promedios recíprocos casi no afecta la ordenación polar, pero causa distorsión en el análisis de componentes principales. El método puede emplearse con datos sin centrar para detectar la discontinuidad e identificar el número de grupos. Con frecuencia se recurre a este criterio para situar los límites entre grupos, los cuales luego se clasifican con alguno de los métodos numéricos de clasificación y, finalmente, cada grupo se ordena por separado.

En cuanto a las muestras o especies atípicas, se recomienda identificarlas y descartarlas, ya que pueden influir en alto grado en los resultados. El análisis de componentes principales es el método más vulnerable a la presencia de individuos atípicos; la ordenación polar no es afectada, a menos que estos sean escogidos como extremos de referencia. El método de los promedios recíprocos es vulnerable a la presencia de estos individuos y su efecto es impredecible.

Se han hecho numerosos estudios comparativos que facilitan la tarea de decidir acerca del método de ordenación formal más eficaz, aplicando diversas combinaciones de técnicas de ordenación, funciones de semejanza, transformaciones de datos y datos de distinta naturaleza. Algunos de estos estudios se mencionan en la bibliografía.^(51, 52, 49, 73, 7, 11, 68, 12, 2) En general, el método de los promedios recíprocos es mejor para un eje, aunque a veces los ejes subsiguientes son difíciles de interpretar; la ordenación polar es el siguiente método en cuanto a eficacia y es el mejor para varios ejes; el análisis de componentes principales es el peor, a menos que la diversidad beta sea muy baja. Sin embargo, es necesario tener en cuenta que muchas de estas conclusiones se basan en resultados obtenidos con cenoclines simulados, en los cuales se varían las características de los datos (diversidades alfa y beta, ruido). Se supone, no obstante, que las respuestas de las especies son del tipo gaussiano o curvas en forma de campana simétrica, lo cual es un modelo de aproximación a la realidad. En la naturaleza no todas las respuestas son de este tipo. Es recomendable emplear un método de análisis en aproximaciones sucesivas, ajustando y perfeccionando el modelo mediante el empleo de técnicas cada vez más estrictas y precisas. El mejor procedimiento para evaluar la efectividad de una ordenación consiste en comparar los resultados obtenidos con diversos métodos y en interpretarlos en función de los gradientes ambientales y de los factores ambientales operantes.

8

¿POR QUÉ ESTUDIAR LA VEGETACIÓN?

Se dijo en la introducción que los objetivos de los estudios de la vegetación eran detectar las tendencias o clases de variación de las relaciones de similitud o disimilitud entre las comunidades o grupos de especies; establecer correlaciones o asociaciones entre los patrones de ordenamiento espacial de la vegetación y los factores ambientales, y formular hipótesis acerca de las relaciones causales entre las respuestas de la vegetación y los factores del ambiente. Ahora procede preguntarnos cuál es la intención detrás de estos objetivos.

El conocimiento de la vegetación es necesario para innumerables actividades de investigación y desarrollo por su importancia como subsistema fundamental del sistema ecológico: captadora y transformadora de energía solar, puerta de entrada de la energía y de la materia a la trama trófica, almacenadora de energía, proveedora de refugio de la fauna, agente antierosivo del suelo, agente regulador del clima local, agente reductor de la contaminación atmosférica y del ruido, fuente de materia prima para el hombre, fuente de bienestar espiritual y cultural por su valor estético, recreativo y educativo. Tal como lo señala Tüxen,⁽¹⁴⁹⁾ la ciencia de la vegetación está vinculada a otras ramas del saber: la fitogeografía y la sistemática vegetal, la genética y la evolución, la paleobotánica y la palinología, así como a esferas de investigación aplicada y de gestión: silvicultura, manejo de pastizales y de fauna silvestre, conservación del ambiente, interpretación del potencial de la tierra para uso agropecuario y otros.

Los estudios de la vegetación pueden enfocarse con propósito académico con miras a obtener conocimientos en el campo de la ciencia de la vegetación, o con una finalidad utilitaria, cual es la de emplear los conocimientos a la solución de problemas aplicados. Las investigaciones van desde el estudio, descripción, clasificación y cartografía de la vegetación de zonas desconocidas o poco estudiadas, hasta la búsqueda de un modelo general de la vegetación. La diferencia en los enfoques no radica tanto en el tipo de estudio que se realiza, como en el uso que se hace de los resultados, y con frecuencia aquellos se complementan.

En el campo de las aplicaciones, la vegetación asume funciones específicas como objeto de cosecha o de conservación, o de ambos; es el contexto esencial de otros fenómenos o la indicadora de relaciones entre fenómenos.⁽¹⁴⁹⁾ Así, el estudio del patrón espacial de las comunidades o de los grupos ecológicos adquiere importancia en los estudios autoecológicos y de producción primaria o secundaria para el manejo de bosques y de pastizales naturales. Los cambios en la estructura, la composición y el patrón espacial de las comunidades vegetales sirven a menudo de índices o indicadores de los efectos del manejo (capacidad de carga, explotación forestal) o de tratamientos a largo o mediano plazo (fertilización, riego, reforestación). En silvicultura, los estudios dirigidos a la búsqueda de correlaciones o asociaciones entre vegetación (tipo de bosque) y ambiente (tipo de sitio = hábitat) un juegan papel importante porque esas correlaciones permiten emplear la vegetación

como indicadora del ambiente y viceversa, simplificando y acelerando los estudios de evaluación de la tierra y de la capacidad productiva de los bosques. Las comunidades vegetales y los grupos ecológicos son el resultado de la acción conjunta e integrada de los factores del ambiente; es decir, la vegetación es el reflejo del conjunto interactuante de factores ambientales y en tal sentido actúa como indicadora. Las asociaciones entre tipo de vegetación y el hábitat tienen importancia por su capacidad predictiva. Cuanto más investigaciones sistemáticas y detalladas acerca de estas asociaciones se realicen más confiable será la capacidad predictiva. Debido a la creciente presión ejercida sobre los ecosistemas naturales por la actividad humana es urgente realizar este tipo de estudios.

Por ser la vegetación el componente del ecosistema más fácilmente reconocible, se emplea con frecuencia para delimitar unidades ecológicas homogéneas. A este respecto, los estudios de la vegetación se centran en la clasificación de los tipos de vegetación y su cartografía; es decir, se usa la vegetación para identificar y definir los límites de sistemas ecológicos o de zonas uniformes de una región. Sirve así como marco para la planificación de actividades productivas o de investigación basadas en unidades geográficas; para determinar la prioridad de unidades ecológicas de interés particular a partir de su conocimiento global, y para la extrapolación de los resultados de investigaciones o acciones puntuales a toda la unidad homogénea y a todas las zonas de características similares.

En los estudios de regionalización ecológica con propósitos de planificación y de gestión del ambiente, se suele emplear la vegetación como herramienta por varias razones: es más sensible que el suelo a la variación de los factores ambientales, es más fácil de estudiar y, por último, su comportamiento está vinculado directamente a la productividad de la tierra, por lo que da una idea más clara de su potencialidad. Por lo tanto, la clasificación y cartografía de la vegetación no sólo son de utilidad para la delimitación de zonas, sino también para la evaluación de la tierra, ya sea con fines agropecuarios, forestales, urbanísticos o conservacionistas.

Dado que la vegetación es muy sensible a los cambios en la huella energética, las perturbaciones en el ecosistema pueden ser detectadas y vigiladas por los cambios de la fisonomía, la composición florística y las relaciones numéricas dentro y entre las comunidades. Los estudios de cambios temporales, ya sea sucesionales o retrogresionales, pueden servir de base para predecir la respuesta a la acción del hombre sobre los ecosistemas, y a la aplicación de medidas correctivas o conservacionistas cuando ello se estime necesario. El análisis de gradiente se presenta como una perspectiva adecuada para la investigación de sucesiones y retrogresiones, puesto que los cambios de las comunidades en el tiempo pueden considerarse como un cenocline y los cambios progresivos del ambiente, como un gradiente ambiental complejo; por lo tanto, una sucesión es un ecocline (gradiente ambiental más cenocline) en una dimensión temporal.⁽¹⁷⁶⁾ En esta aplicación, cuanto mayor sea la información acumulada acerca de los efectos de distintas acciones humanas sobre distintos ecosistemas, más confiable será la capacidad predictiva del modelo.

En cuanto a la ciencia de la vegetación como actividad académica, éste es un amplio campo para la investigación y la discusión. A grandes rasgos, la historia de esta ciencia comenzó con la elaboración de métodos y técnicas de estudio y cartografía con el fin de inventariar la vegetación. En general, esta labor no se realizó con un propósito utilitario inmediato más allá de conocer las características de la naturaleza y las variaciones en distintas partes del mundo, a pesar de que posteriormente algunos de los mapas resultantes fueron de aplicación práctica. Se impulsó de esta forma la necesidad de explicar el comportamiento de la vegetación como un subsistema dinámico y se estimuló la discusión acerca de su modelo de comportamiento. En la búsqueda del modelo se hizo sentir la necesidad de emplear métodos cuantitativos más objetivos y que permitiesen la comunicación y la comparación de los resultados. Así, se configuró todo un campo de aplicación de técnicas estadísticas multivariadas a los estudios de la vegetación. En muchos de esos estudios el objetivo ha sido comprobar la validez o la eficiencia de distintas técnicas y modelos matemáticos de análisis e interpretación. Pero a pesar de todos ellos y del gran número de investigaciones tendientes a idear, ensayar y comparar modelos matemáticos, todavía no se ha logrado un acuerdo acerca del modelo general de la vegetación. Van der Maarel,⁽¹⁵²⁾ como portavoz del Grupo de Trabajo sobre Procesamiento de Datos de la Sociedad Internacional para la Ciencia de la Vegetación, expresa el interés de dicho Grupo en comenzar actividades de investigación en "ecología vegetal teórica" o "análisis descriptivo y experimental de la vegetación". Este Grupo se ha dedicado, poco más de 10 años, a la creación y desarrollo de métodos y técnicas de computación aplicables al análisis de datos vegetacionales y tras haber cumplido su propósito expresan que ha llegado el momento de aplicar los métodos ya ideados a la búsqueda de un modelo de la vegetación y de la sucesión. En la actualidad se observa un retorno a la discusión del comportamiento de la vegetación, aunque continúa la búsqueda de técnicas y modelos matemáticos.

Además de estos dos aspectos académicos (establecimiento de modelos matemáticos y búsqueda de modelos de comportamiento de la vegetación) hay un grupo de investigadores interesados en preparar un mapa mundial en el que se hagan constar generalizaciones significativas acerca de los tipos de vegetación con un grado de detalle adecuado para su interpretación y comprensión por zoogeógrafos, edafólogos, geofísicos, silvicultores, etc.⁽⁹³⁾ A pesar de que hay disponibles muchos mapas mundiales y continentales, las discrepancias en las descripciones y sobre todo en los límites entre las unidades demuestran la falta de criterios universalmente aceptados o universalmente aplicables. Hay un amplio campo en la ecología vegetal teórica para discutir acerca de estos criterios y dichos investigadores han invitado una tribuna pública con tal finalidad.⁽⁹³⁾

Por otra parte, algunos investigadores han cuestionado la validez de emprender tareas "académicas", como la búsqueda de un modelo de la vegetación o la preparación de un mapa mundial basado en una clasificación significativa, porque juzgan que la importancia de tales resultados no justifica el gran esfuerzo que ello exige. Sin iniciar un debate al respecto, cabe preguntar: ¿es posible alcanzar tales niveles de generalización? Ambas propuestas (confeccionar un modelo general y un mapa mundial) están vinculadas y a nuestro juicio ambas podrán lograrse siempre y cuando se dé un progreso simultáneo, encadenado y helicoidal del conocimiento en

los campos de la ecología vegetal, la evolución y la biogeografía. La propuesta de cartografía mundial de los ecosistemas de Walter y Box,⁽¹⁵⁷⁾ que diverge de los intentos clásicos basados en atributos florísticos o fisonómicos, es un intento de generalización significativa. Quizás el nivel de generalización deseado se alcance cuando sea factible una clasificación de la vegetación basada en las funciones autoecológicas o las relaciones energéticas más que en el análisis de atributos florísticos o fisonómicos.

Si bien el logro de estos objetivos académicos parece distante y sus resultados pueden juzgarse de reducida aplicación práctica, es posible que los numerosos pasos intermedios permitan obtener información útil para el manejo de los recursos naturales. En síntesis, cuanto más completo y detallado sea el conocimiento de la estructura y función de la vegetación, mayor será el aporte al manejo armonioso e inteligente de los ecosistemas, de los cuales el hombre es "parte y arte".

BIBLIOGRAFÍA

- (1) **ALEKSANDROVA, V. D.** Russian Approaches to Classification. *En*: Whittaker, R. (ed.), *Classification of Plant Communities*, Dr. W. Junk by Publ., La Haya, págs. 167-200 (1978).
- (2) **ANDERSON, A. J. B.** Ordination Methods in Ecology, *J. Ecol.*, **59**: 713-726 (1971).
- (3) **ANDERSON, D. J.** The Structure of Some Upland Plant Communities in Caernarvonshire. III. The Continuum Analysis, *J. Ecol.*, **51**: 403-414 (1963).
- (4) **ANDERSON, D. J. , JACOBS, S. W. L. y MALIK, A.R.** Studies on Structure of Plant Communities. VI. The Significance of Pattern Evaluation in Some Australian Dryland Vegetation Types, *Aust. J. Bot.*, **17**: 315-322 (1969).
- (5) **AUBREVILLE, A.** Principes d'une Systématique des Formations végétales tropicales, *Adansonia*, **5**(2): 153-196 (1965).
- (6) **AUSTIN, M. P.** On Non-linear Species Response Models in Ordination, *Vegetatio*, **33**: 33-41 (1976).
- (7) **AUSTIN, M. P.** Performance of Four Ordination Techniques Assuming Three Different Non-linear Species Response Models, *Vegetatio*, **33**: 43-49 (1976).
- (8) **AUSTIN, M. P.** Searching for a Model for Use in Vegetation Analysis, *Vegetatio*, **42**: 11-21 (1980).
- (9) **AUSTIN, M. P., ASHTON, P. S. y GREIG-SMITH, P.** The Application of Quantitative Methods to Vegetation Survey. III. A Re-examination of Rainforest Data from Brunei, *J. Ecol.*, **60**: 305-324 (1972).
- (10) **AUSTIN, M. P. y GREIG-SMITH, P.** The Application of Quantitative Methods to Vegetation Survey. II. Some Methodological Problems of Data from Rain Forest, *J. Ecol.*, **56**: 827-844 (1968).
- (11) **AUSTIN, M. P. y NOY MEIR, I.** The Problem of Non-linearity in Ordination: Experiments with Two Gradient Models, *J.Ecol.*, **59**: 763-773 (1971).
- (12) **AUSTIN, M. P. y ORLOCI, L.** Geometric Models in Ecology. II. An Evaluation of Some Ordination Techniques, *J.Ecol.*, **54**: 217-227 (1966).
- (13) **BARBOUR, M. y DÍAZ, D. V.** Larrea Plant Communities on Bajada and Moisture Gradients in U.S.A. and Argentina, *Vegetatio*, **28**: 335-351 (1973).
- (14) **BEARD, J. S.** Climax Vegetation in Tropical América, *Ecology*, **25**: 127-158 (1944).
- (15) **BEARD, J. S.** Los Climax de Vegetación en la América Tropical, *Rev. Fac. Nac. Agron., Univ. Antioquia*, Colombia, **6**: 225-293 (1946).
- (16) **BEARD, J. S.** The Classification of Tropical American Vegetation Types, *Ecology*, **36**: 89-100 (1955).
- (17) **BEARD, J. S.** The Physiognomic Approach. *En*: Whittaker, R. (ed.), *Ordination and Classification of Communities*, Part V, *Handbook of Vegetation Science*, Dr. W. Junk by Pub., La Haya, págs. 355-386 (1973). *También en*: Whittaker, R. (ed.), *Classification of Plant Communities*, Dr. W. Junk by Pub. , págs. 33-64 (1978).

- (18) **BLAIR, R. M. y BRUNETT, L. E.** Phytosociological Changes After Timber Harvest in a Southern Pine Ecosystem, *Ecology*, **57**: 18-32 (1976).
- (19) **BRAUN-BLANQUET, J. J.** Plant Sociology, the Study of Plant Communities, Traducción del alemán., revisión y edición de Fuller, G. D. y Conrad, H. S., reimpresso, Hafner Pub. Co., Nueva York, N. Y. , 439 págs. (1932).
- (20) **BRAUN-BLANQUET, J. J.** Grundfragen und Aufgaben der Pflanzen-sociologie. *En*: Turril, W. E. (ed.). Vistas in Botany, Pergamon, Londres, págs. 145-171 (1959).
- (21) **BRAY, R. J. y CURTIS, J. T.** An Ordination of the Upland Forest Communities of Southern Wisconsin, *Ecol. Monogr.*, **27**: 325-349 (1957).
- (22) **BROWN, R. T. y CURTIS, J. T.** The Upland Conifer-Hardwood Forests of Northern Wisconsin, *Ecol. Monogr.*, **22**: 217-234 (1952).
- (23) **BURTT-DAVY, J.** The Classification of Tropical Woody Vegetation-Types, *Inst. Pap. Commonw. For. Inst.*, Oxford, **13**: 1-85 (1938) .
- (24) **BRUSH, G. S., LENK, C. y SMITH, J.** The Natural Forests of Maryland: An Explanation of the Vegetation Map of Maryland, *Ecol. Monogr.*, **50**: 77-92 (1980).
- (25) **CAIN, S. A.** The Species-Area Curve, *Am. Midl. Nat.*, **19**: 573-581 (1938).
- (26) **CAIN, S. A. y OLIVEIRA CASTRO de, G. M.** Manual of Vegetation Analysis, Harper, Nueva York, N. Y., 325 págs.(1959).
- (27) **CHAMPION, A. G.** A Preliminary Survey of the Forest Types of India and Burma, *Indian Forest Res., New Ser. Silv.*, **1**: 1-286 (1936).
- (28) **CLEMENTS, F. E.** Plant Succession and Indicators, Wilson, Nueva York, N. Y., 453 págs. (1928).
- (29) **COTTAM, G.** The Phytosociology of an Oak Wood in South-Western Wisconsin, *Ecology*, **30**: 271-287 (1949).
- (30) **COTTAM, G. y CURTIS, J. T.** A Method for Making Rapid Surveys of Woodlands by Means of Pairs of Randomly Selected Trees, *Ecology*, **30**: 101-104 (1949).
- (31) **COTTAM, G. y CURTIS, J.T.** Correction for Various Exclusion Angles in the Random Pairs Method, *Ecology*, **36**: 767 (1955).
- (32) **COTTAM, G. y CURTIS, J. T.** The Use of Distance Measures in Phytosociological Sampling, *Ecology*, **37**: 451-460 (1956).
- (33) **COTTAM, G. , CURTIS, J. T. y HALE, B. W.** Some Sampling Characteristics of a Population of Randomly Dispersed Individuals, *Ecology*, **34**: 741-757 (1953).

- (34) **CURTIS, J. T.** The Vegetation of Wisconsin; An Ordination of Plant Communities, Univ. Wisconsin, 657 págs. (1959).
- (35) **CURTIS J. T. y MCINTOSH, R. P.** The Inter-relations of Certain Analytic and Synthetic Phytosociological Characters, *Ecology*, **31**:434-455 (1950).
- (36) **CURTIS, J. T. y MCINTOSH, R. P.** An Upland Forest Continuum in the Prairies Forest Border Region of Wisconsin, *Ecology*, **32**: 476-496 (1957).
- (37) **DAGNELIE, P.** Factor Analysis. En: Whittaker, R. (ed.), Ordination and Classification of Communities, Part V, Handbook of Vegetation Science, Dr. W. Junk by Pub., La Haya, págs. 223-248 (1973). *También en*: Whittaker, R. H., Ordination of Plant Communities, Dr. W. Junk by Pub., La Haya, págs. 215-238 (1978).
- (38) **DANSEREAU, P.** Description and Recording of Vegetation Upon a Structural Basis, *Ecology*, **32**: 172-229 (1951).
- (39) **DANSEREAU, P.** Biogeography, and Ecological Perspective, Ronald Press, Nueva York, N. Y., 394 págs. (1957).
- (40) **DAVIS, T. A. W. y RICHARDS, P. W.** The Vegetation of Moraballi Creek, British Guiana: an Ecological Study of a Limited Area of Tropical Rain Forest. I y II, *J. Ecol.*, **21**: 350-384 (1933), y *J. Ecol.*, **22**: 106-155 (1934).
- (41) **DU RIETZ, G. E.** Life Forms of Terrestrial Flowering Plants, *Acta Phytogeogr.*, **3**: 1-95 (1931).
- (42) **EDWARDS, A. W. F. y CAVALLI-SFORZA, L. L.** A Method for Cluster Analysis, *Biometrics*, **21**: 362-375 (1965).
- (43) **ELLENBERG, H.** Ecological and Pedological Methods of Forest Site Mapping, Veröffentl. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich, N° 39, 298 págs. (1967).
- (44) **ELLENBERG, H. y MUELLER-DOMBOIS, D.** A Tentative Physiognomic-Ecological Classification of the Formations of the Earth, Veröffentl. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich, N° **37**: 21-55 (1966).
- (45) **EWEL, J. y MADRIZ, A.** Zonas de Vida de Venezuela, Memoria Explicativa sobre el Mapa Ecológico, Ed. Fondo de Investigaciones Agropecuarias, Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas (1968).
- (46) **FANSHAWE, D. B.** The Vegetation of British Guiana. A Preliminary Review, *Inst. Pap. Commomw. For. Inst., Oxford*, **29**: 3-96 (1952).
- (47) **FOSBERG, F. R.** A Classification of Vegetation for General Purposes, *Trop. Ecol.*, **2**: 1-28 (1961). *También en*: Peterken, G. F. Guide to the Check Sheet for IBP Areas, IBP Handbook, N° 4, Blackwell, Oxford y Edinburg, págs. 73-120 (1967).
- (48) **GAUCH, H. G.** A Quantitative Evaluation of the Bray-Curtis Ordination, *Ecology*, **54**: 829-836 (1973).
- (49) **GAUCH, Jr., H. G. CHASE G. B. y WHITTAKER, R. H.** Ordination of Vegetation Samples by Gaussian Species Distributions, *Ecology*, **55**: 1382-1390 (1974).

- (50) GAUCH, Jr., K. G. y SCRUGGS, W. M. Variants of Polar Ordination, *Vegetatio*, **40**: 147-153 (1979).
- (51) GAUCH, Jr., H. G. y WHITTAKER, R. H. Comparison of Ordination Techniques, *Ecology*, **53**: 868-875 (1972).
- (52) GAUCH, Jr., H. G. , WHITTAKER, R. H. y WENTWORTH, T. R. A Comparative Study of Reciprocal Averaging and Other Ordination Techniques, *J. Ecol.*, **65**: 157-174 (1977).
- (53) GILLMAN, C. A. A Vegetation-Types Map of Tanganyika Territory, *Geogr. Rev.*, **39**: 7-37 (1949).
- (54) GOODALL, D. W. Quantitative Aspects of Plant Distribution, *Biol. Rev.*, **27**: 194-245 (1952).
- (55) GOODALL, D. W. Objective Methods for the Classification of Vegetation: II. Fidelity and Indicator Value, *Aust. J. Bot.*, **1**: 434-456 (1953).
- (56) GOODALL, D. W. Objective Methods for the Classification of Vegetation. I. The Use of Positive Interspecific Correlation, *Aust. J. Bot.*, **1**: 39-63 (1953).
- (57) GOODALL, D. W. Objective Methods for the Classification of Vegetation. III. An Essay in the Use of Factor Analysis, *Aust. J. Bot.*, **2**: 304-324 (1954).
- (58) GOODALL, D. W. Objective Methods for the Classification of Vegetation. IV. Pattern and Minimal Área, *Aust. J. Bot.*, **9**: 162-196 (1961).
- (59) GOODALL, D. W. The Continuum and the Individualistic Association, *Vegetatio*, **2**: 297-316 (1963).
- (60) GOODALL, D. W. Statistical Plant Ecology, *Ann. Rev. Ecol. & Syst.*, **1**: 99-124 (1970) .
- (61) GOODALL, D. W. Sample Similarity and Species Correlation. *En*: Whittaker, R. H. (ed.), Ordination and Classification of Coinmunities, Part V, Handbook of Vegetation Science, Dr. W. Junk by Pub., La Haya, págs. 105-156 (1973). *También en*: Whittaker, R. (ed.), Ordination of Plant Communities, Dr. W. Junk by Pub., La Haya, págs. 99-149 (1978).
- (62) GOWER, J. C. Some Distance Properties of Latent Roots and Vector Methods Used in Multivariate Analysis, *Biometrika*, **53**: 325-338 (1966).
- (63) GOWER, J. C. Multivariate Analysis and Multidimensional Geometry, *The Statist.*, **17**: 13-28 (1967).
- (64) GREEN, R. H. Multivariate Approaches in Ecology: The Assessment of Ecologic Similarity, *Ann. Rev. Ecol. & Syst.* **11**: 1-14 (1980).
- (65) GREIG-SMITH, P. Quantitative Plant Ecology, Butterworths, Londres, 2ª. edición, 256 págs. (1964).
- (66) GREIG-SMITH, P. The Development of Numerical Classification and Ordination, *Vegetatio*, **42**: 1-9 (1980).
- (67) GRIGAL, D. F. y GOLDSTEIN, R. A. An Integrated Ordination-Classification Analysis of an Intensively Sampled OakHickory Forest, *J. Ecol.*, **59**: 481-492 (1971).

- (68) **GROENEWOUD, H. van.** Ordination and Classification of Swiss and Canadian Forest by Various Biometric and Other Methods, Veröffentl. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich, N° **36**: 28-102 (1965).
- (69) **HALL, J. B. y OKALI, D. U. U.** A Structural and Floristic Analysis of Woody Fallow Vegetation Near Ibadan, Nigeria, *J. Ecol.*, **67**: 321-346 (1979).
- (70) **HALL, J. B. y SWAINE, M. D.** Classification and Ecology of Closed Canopy Forests in Ghana, *J. Ecol.*, **64**: 913-951 (1976).
- (71) **HALLE, F., OLDEMAN, R. A. A. y TOMLINSON, P. B.** Tropical Trees and Forests. An Architectural Analysis, Springer-Verlag, Berlín, 441 págs. (1978).
- (72) **HARPER, J. L.** Population Biology of Plants, Academic, Londres, 892 págs. (1977).
- (73) **HILL, M. O.** Reciprocal Averaging: An Eigenvector Method of Ordination, *J. Ecol.*, **61**: 237-249 (1973).
- (74) **HILL, M. O.** Correspondence Analysis: A Neglected Multivariate Method, *Appl. Statist.*, **23**: 340-354 (1974).
- (75) **HILL, M. O., BUNCE, R. G. H. y SHAW, M. W.** Indicator Species Analysis, a Divisive Polythetic Method of Classification, and its Application to a Survey of Native Pinewoods in Scotland, *J. Ecol.*, **63**: 597-613 (1975).
- (76) **HOLDRIDGE, L.** Life Zone Ecology, Rev. Ed., Tropical Science Center, San José, Costa Rica (1967)
Traducción: Ecología Basada en Zonas de Vida, Editorial IICA, San José, Costa Rica (1979).
- (77) **HOLZNER, W., WERGER, M. J. A. y ELLENBROEK, G. A.** Automatic Classification of Phytosociological Data on the Basis of Species Groups, *Vegetatio*, **38**: 157-164 (1978).
- (78) **HOPKINS, B.** The Species-Area Relations of Plant Communities, *J. Ecol.*, **43**: 409-426 (1955).
- (79) **KENDALL, M. G. y STUART, A.** The Advanced Theory of Statistics, Griffin, Londres, Vol. 3 (1966).
- (80) **KERSHAW, K. A.** Quantitative and Dynamic Plant Ecology, Arnolds Pub., Londres, 2ª. ed., 308 págs. (1973).
- (81) **KESSELL, S. R. y WHITTAKER, R. H.** Comparison of Three Ordination Techniques, *Vegetatio*, **32**: 21-30 (1976).
- (82) **KNIGHT, D. H.** A Gradient Analysis of Wisconsin Prairie Vegetation on the Basis of Plant Structure and Function, *Ecology*, **46**: 744-747 (1965).
- (83) **KNIGHT, D. H. y LOUCKS, O. L.** A Quantitative Analysis of Wisconsin Forests Vegetation on the Basis of Plant Function and Gross Morphology, *Ecology*, **50**: 219-234 (1969).
- (84) **KÜCHLER, A.** A Geographic System of Vegetation, *Geogr. Rev.*, **37**: 233-240 (1947).
- (85) **KÜCHLER, A.** A Physiognomic Classification of Vegetation, *Ann. Assoc. Am. Geogr.*, **39**: 201-210 (1949).

- (86) **KÜCHLER, A.** Analyzing the Physiognomy and Structure of Vegetation, *Ann. Assoc. Am. Geogr.*, **56**: 112-127 (1966).
- (87) **KÜCHLER, A.** Vegetation Mapping, Ronald Press, Nueva York, N. Y., 472 págs. (1967).
- (88) **LAMBERT, J. M.** Theoretical Models for Large Scale Vegetation Survey. *En: Jeffers, J. N. R. (ed.), Mathematical Models in Ecology*, Blackwell, Oxford, págs. 87-109 (1972).
- (89) **LAMBERT, J. M. y DALE, M. B.** The Use of Statistics in Phytosociology, *Adv. Ecol. Res.*, **2**: 59-99 (1964).
- (90) **LAMBERT, J. M. y WILLIAMS, W. T.** Multivariate Methods in Plant Ecology. IV. Nodal Analysis, *J. Ecol.*, **50**: 775-802 (1962).
- (91) **LANCE, G. N. y WILLIAMS, W. T.** Note of New Information Statistic Classificatory Program, *Comp. J.*, **11**: 195 (1968).
- (92) **LA ROI, G. H. y HNATIUK, R. J.** The Pinus contorta Forest of Banff and Jasper National Parks: A Study in Comparative Synecology and Syntaxonomy, *Ecol. Monogr.*, **50**: 1-29 (1980).
- (93) **LIETH, H. y VAN DER MAAREL, E.** Classifying and Mapping World Vegetation, *Vegetatio*, **32**: 73-74 (1976).
- (94) **LOOMAN, J.** Biological Equilibrium in Ecosystems. 1. A Theory of Biological Equilibrium, *Folia Geobot. Phytotaxon. Praha*, **11**: 1-21 (1976).
- (95) **MACNAUGHTON-SMITH, P., WILLIAMS, W. T. , DALE, M. B. y MOCKETT, L. G.** Dissimilarity Analysis: A New Technique of Hierarchical Subdivision, *Nature*, **202**: 1034-1035 (1964).
- (96) **MATOS, F. y MONTOYA-MAQUIN, J. M.** El Sistema de Dansereau para la Descripción Estructural de la Vegetación, *Turrialba*, **17**: 436-446 (1967).
- (97) **MATTEUCCI, S.D., COLMA, A. y PLA, L.** Análisis de la Vegetación y el Ambiente del Estado Falcón; La Vegetación, Publicaciones del Depto. de Investigación del Inst. Univ. Tecnol. de Coro, Venezuela, 292 págs. (1979).
- (98) **MCINTOSH, R.** The Continuum Concept of Vegetation, *Bot. Rev.*, **33**: 130-187 (1967).
- (99) **MCINTOSH, R.** Matrices and Plexus Techniques. *En: Whittaker, R. H. (ed.), Ordination and Classification of Communities, Part V, Handbook of Vegetation Science*, Dr. W. Junk by Pub., La Haya, págs. 157-191 (1973). *También en: Whittaker, R. H. (ed.), Ordination of Plant Communities*, Dr. W. Junk by Pub., La Haya, págs. 151-184 (1978).
- (100) **MCNAUGHTON, S. J. y WOLF, L. L.** Dominance and the Niche in Ecological Systems, *Science*, **167**: 131-139 (1970).
- (101) **MONASTERIO, M. y SARMIENTO, G.** Análisis Ecológico y Fitosociológico de la Sabana en la Estación Biológica de los Llanos, *Bol. Soq. Ven. Cs. Nat.*, **27**: 477-524 (1968).

- (102) **MONTOYA-MAQUIN, J. M.** El Acuerdo de Yangambi (1956) como Base para una Nomenclatura de los Tipos de Vegetación en el Trópico Americano, *Turrialba*, **16**: 169-180 (1966).
- (103) **MONTOYA-MAQUIN, J. M. y MATOS, F.** El Sistema de Küchler. Un Enfoque Fisionómico - Estructural para la Descripción de la Vegetación, *Turrialba*, **17**: 197-207 (1967).
- (104) **MOORE, J. J.** The Braun-Blanquet System. A Reassessment, *J. Ecol.*, **50**: 761-769 (1962).
- (105) **MOORE, J. J.** An Outline of Computer-Based Methods for the Analysis of Phytosociological Data. *En*: van der Maarel, E. y Tüxen, R. (eds.), *Grundfragen und Methoden in der Pflanzen-soziologie*, Dr. W. Junk by Pub., La Haya, págs. 29-38 (1972).
- (106) **MOORE, J. J. y SULLIVAN, A. M.** A Phytosociological Survey of the Irish Molinio-Arrhenatheretea using Computer Techniques, *Vegetatio*, **38**: 89-93 (1978).
- (107) **MORAVEC, J.** The Determination of the Minimal Area of Phytocoenoses. *Folia Geobot. Phytotaxon. Praha*, **8**: 23-47 (1973).
- (108) **MUELLER-DOMBOIS, D. y ELLENBERG, H.** Aims and Methods of Vegetation Ecology, Wiley, Nueva York, N. Y., 547 págs. (1974).
- (109) **NIERNATOWICZ, A.** The Application of Association Analysis for Phytosociological Interpretation of Plant Communities in Las Piwinicki Nature Reserve near Torun, *Acta Soc. Bot. Poloniae*, **44**: 155-164 (1975).
- (110) **NOY-MEIR, I.** Data Transformations in Ecological Ordination. I. Some Advantages of Non-centering, *J. Ecol.*, **61**: 329-341 (1973).
- (111) **NOY-MEIR, I. y AUSTIN, M. P.** Principal Component Ordination and Simulated Vegetational Data, *Ecology* **51**:551-552 (1970).
- (112) **NOY-MEIR, I., WALKER, D. y WILLIAMS, W. T.** Data Transformations in Ecological Ordination. II. On the Meaning of Data Standardization, *J. Ecol.*, **63**: 779-800 (1975).
- (113) **NOY-MEIR, I. y WHITTAKER, R. H.** Continuous Multivariate Methods in Community Analysis; Some Problems and Developments, *Vegetatio*, **33**: 79-98 (1977).
- (114) **NOY-MEIR, I. y WHITTAKER, R. H.** Recent Developments in Continuous Multivariate Techniques. *En*: Whittaker, R. H. (ed.), *Ordination of Plant Communities*, Dr. W. Junk by Pub., La Haya, págs. 339-378 (1978).
- (115) **OOSTING, H. J.** The Study of Plant Communities. An Introduction to Plant Ecology, Freeman, San Francisco, Calif., 2ª. ed., 440 págs. (1956).
- (116) **ORLOCI, L.** Geometric Models in Ecology. I. The Theory and Application of Some Ordination Methods, *J. Ecol.*, **54**: 193-215 (1966).
- (117) **ORLOCI, L.** Data Centering: A Review and Evaluation with Reference to Component Analysis, *Syst. Zool.*, **16**: 208-212 (1967).

Metodología para el Estudio de la Vegetación

- (118) **ORLOCI, L.** An Agglomerative Method for Classification of Plant Communities, *J. Ecol.*, **55**: 193-205 (1967).
- (119) **ORLOCI, L.** Analysis of Vegetation Samples Based on the Use of Information, *J. Theoret. Biol.*, **29**: 173-189 (1970).
- (120) **ORLOCI, L.** Ranking Species by an Information Criterion, *J. Ecol.*, **64**: 417-419 (1976).
- (121) **ORLOCI, L.** Multivariate Analysis in Vegetation Research, Dr. W. Junk by Pub., La Haya, 2ª. ed., 451 págs. (1978).
- (122) **ORLOCI, L.** Ordination by Resemblance Matrices. *En*: Whittaker, R. H. (ed.), Ordination and Classification of Communities, Part V, Handbook of Vegetation Science, Dr. W. Junk by Pub., Le Haya, págs. 249-286 (1973). *También en*: Whittaker, R. H. (ed.), Ordination of Plant Communities, Dr. W. Junk by Pub., Le Haya, págs. 239-275 (1978).
- (123) **PEET, R. K. y LOUCKS, O. L.** A Gradient Analysis of Southern Wisconsin Forests, *Ecology*, **58**: 485-499 (1977).
- (124) **PENNAK, R. W.** Comparative Ecology of the Interstitial Fauna of Fresh-Water and Marine Beaches, *Année Biol., Ser. 3*, **27**: 449-48((1951).
- (125) **PIANKA, E. R.** Evolutionary Ecology, Harper, Nueva York, H. Y., 356 págs. (1974).
- (126) **PIELOU, E. C.** An Introduction to Mathematical Ecology, Wiley-Interscience, Nueva York, N. Y., 286 págs. (1969).
- (127) **PIELOU, E. C.** Population and Community Ecology. Principles and Methods, Gordon and Breach, Nueva York, N. Y. (1974).
- (128) **PIELOU, E. C.** Ecological Diversity, Wiley-Interscience, Nueva York, N. Y., 165 págs. (1975).
- (129) **PIELOU, E. C.** Mathematical Ecology, Wiley-Interscience, Nueva York, N. Y. (1977).
- (130) **RAUNKIAER, C.** The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography, Clarendon, Oxford, 632 págs. (1934).
- (131) **RICHARDS, P. W.** The Tropical Rain Forest, an Ecological Study, Cambridge Univ. Press, 450 págs. (1952).
- (132) **RICHARDS, P. W., TANSLEY, A. G. y WATT, S.** The Recording of Structure, Life-Form and Flora of Tropical Forest Communities as a Basis for Their Classification, *J. Ecol.*, **28**: 224-239 (1939).
- (133) **ROBERTSON, P. A.** Comparison of Techniques for Ordinating and Classifying Old-Growth Floodplain Forest in Southern Illinois, *Vegetatio*, **37**: 43-51 (1978).
- (134) **ROBERTSON, P. A. y colaboradores.** Vegetation and Tree Species Patterns Near the Northern Terminus of the Southern Floodplain Forest, *Ecol. Monogr.*, **48**: 249-267 (1978).

- (135) **SCHIMPER A. F. W. y VON FABER, F. C.** , Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, Fisher, Jena, 3^a. ed., Vol. 1, 588 págs.; Vol. 2, 1612 págs. (1935).
- (136) **SCHMIDT, E.** Die Erfassung der Vegetationseinheiten mit floristischen und epimorphologischen Analysen, *Ber. schweiz. bot. Ges.*, **73**: 276-324 (1963).
- (137) **SEAL, H. L.** Multivariate Statistical Analysis for Biologists, Wiley, Nueva York, N Y, 238 págs. (1964).
- (138) **SHIMWELL, D. W.** The Description and Classification of Vegetation, Sidgwick & Jackson, Londres, 321 págs. (1971).
- (139) **SHREVE, F.** Vegetation of the Sonoran Desert, Carnegie Institution of Washington, Pub. **591**: 1-192 (1951).
- (140) **SMARTT, P. F. M.** Sampling for Vegetation Survey: A Flexible Systematic Model for Sample Location, *J. Biogeogr.*, **5**: 43-56 (1978).
- (141) **SNEATH, P. H. A. y SOKAL, R. R.** Numerical Taxonomy, Freeman, San Francisco, Calif., 573 págs. (1973).
- (142) **SOBOLEV, L. N. y UTEKHIN, V. D.** Russian (Ramensky) Approaches to Community Systematization. *En: Whittaker, R. H. (ed.), Ordination and Classification of Communities, Part V, Handbook of Vegetation Science, Dr. W. Junk by Pub., La Haya (1973). También en: Whittaker, R. H. (ed.), Ordination of Plant Communities, Dr. W. Junk by Pub., La Haya, págs. 71-97 (1978).*
- (143) **SOKAL, R. R. y MICHENER, C. D.** A Statistical Method for Evaluating Systematic Relationships, *Univ. Kansas Sci. Bull.*, **38**: 1409-1438 (1958).
- (144) **SOKAL, R. R. y SNEATH, P. H. A.** Principles of Numerical Taxonomy, Freeman, San Francisco, Calif., 359 págs. (1963).
- (145) **SPRANGERS, J. T. C. M. y BALASUBRAMANIAN, K.** A Phytosociological Analysis of the Tropical Dry Semievergreen Porest of Marakkanam, Southeastern India, *Trop. Ecol.*, **19**: 70-92 (1978).
- (146) **SWAN, J. M. A.** An Examination of Some Ordination Problems by Use of Simulated Vegetational Data, *Ecology*, **51**: 89-102 (1970).
- (147) **TANSLEY, A. G. y CHIPP, T. F.** (eds.). Aims and Methods in the Study of Vegetation, Brit. Emp. Vegetation Committee and Crown Agents for Colonies, Londres, 383 págs. (1926).
- (148) **TRASS, H. y MALMER, N.** North European Approaches to Classification. *En: Whittaker, R. H. (ed.), Ordination and Classification of Communities, Part V, Handbook of Vegetation Science Dr. W. Junk by Pub., La Haya (1973). También en: Whittaker, R. H. (ed.), Classification of Plant Communities, Dr. W. Junk by Pub., La Haya, págs. 201-245 (1978).*
- (149) **TÜXEN, R.** Prólogo. *En: Whittaker, R. H. (ed.), Ordination and Classification of Communities, Dr. W. Junk by Pub., La Hay, (1973)*

Metodología para el Estudio de la Vegetación

- (150) **UNESCO.** Clasificación Internacional y Cartografía de la Vegetación, Ecology and Conservation N° 6, UNESCO, París, 93 págs (1973).
- (151) **VAN DER MAAREL, E.** On the Use of Ordination Models in Phytosociology, *Vegetatio*, **19**: 21-46 (1969).
- (152) **VAN DER MAAREL, E.** Introduction. *En: Vegetatio*, **42**: vii-viii Vol. Especial, Clasificación y Ordenación (1980).
- (153) **VAN DER MAAREL, E., ORLOCI, L. y PIGNATTI, S.** Data Processing in Phytosociology Retrospect and Anticipation, *Vegetatio*, **32**: 65 (1976).
- (154) **VAN DER MAAREL, E., JANSSEN, J. G. M. y LOUPPEN, J. M. W. TABORD,** a Program for Structuring Phytosociological Tables *Vegetatio*, **38**: 143-156 (1978).
- (155) **VAN DER MEULEN, F. , MORRIS, J. W. y WESTFALL, R.** A Computer Aid for the Preparation of Braun-Blanquet Tables, *Vegetatio*, **38**: 129-134 (1978).
- (156) **VARESCHI, V.** El Problema de la Vegetación Óptima, Memorias Simp. Soc. Bot. México, págs. 437-449 (1972).
- (157) **WALTER, H. y BOX, E.** Global Classification of Natural Terrestrial Ecosystems, *Vegetatio*, **32**: 75-81 (1976).
- (158) **WALTER, H. y MEDINA, E.** Caracterización Climática de Venezuela sobre la Base de Climadiagramas de Estaciones Particulares, *Bol. Soc. Ven. Cs. Nat.*, **29**: 211-240 (1971).
- (159) **WARMING, E.** Oecology of Plants, An Introduction to the Study of Plant Communities, Oxford Univ. Press, Londres, 422 págs (1909).
- (160) **WEBB, J., TRACEY L. , WILLIAMS, W. T. y LANCE, G. N.** Studies in the Numerical Analysis of Complex Rain Forest Communities, *J. Ecol.* , **58**: 203-232 (1970).
- (161) **WERGER, M. J. A.** On Concepts and Techniques Applied in the Zürich-Montpellier Method of Vegetation Survey, *Bothalia*, **11**: 309-323 (1974).
- (162) **WERGER, M. J. A.** Vegetation Structure in the Southern Kalahari, *J. Ecol.*, **66**: 933-941 (1978).
- (163) **WHITTAKER, R. H.** A Study of Summer Poliage Insect Communities in the Great Smoky Mountains, *Ecol. Monogr.*, **22**: 1-44 (1952).
- (164) **WHITTAKER, R. H.** Vegetation of the Great Smoky Mountains, *Ecol. Monogr.*, **26**: 1-80 (1956).
- (165) **WHITTAKER, R. H.** Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California, *Ecol. Monogr.*, **30**: 279-338 (1960).
- (166) **WHITTAKER, R. H.** Classification of Natural Communities, *Bot. Rev.*, **28**: 1-239 (1962) .
- (167) **WHITTAKER, R. H.** Gradient Analysis of Vegetation, *Biol. Rev.*, **42**: 207-264 (1967).

- (168) **WHITTAKER, R. H.** Communities and Ecosystems, Macmillan, Nueva York, N. Y., 162 págs. (1970) 2a. ed., 385 págs. (1975).
- (169) **WHITTAKER, R. H.** Evolution and Measurement of Species Diversity, *Taxon*, **21**: 213-251 (1972).
- (170) **WHITTAKER, R. H.** Introduction. *En*: Whittaker, R. H. (ed.), Ordination and Classification of Communities, Part V, Handbook of Vegetation Science, Dr. W. Junk by Pub., La Haya (1973). *También en*: Whittaker, R. H. (ed.), Ordination of Plant Communities, Dr. W. Junk by Pub., La Haya, págs. 3-6 (1978).
- (171) **WHITTAKER, R. H.** Direct Gradient Analysis. *En*: Whittaker, R. H. (ed.), Ordination and Classification of Communities, Part V, Handbook of Vegetation Science, Dr. W. Junk by Pub., La Haya, págs. 7-31 (1973). *También en*: Whittaker, R. H. (ed.), Ordination of Communities, Dr. W. Junk by Pub., La Haya, págs. 7-50 (1978).
- (172) **WHITTAKER, R. H.** Approaches to Classifying Vegetation. *En*: Whittaker, R. H. (ed.), Classification of Plant Communities, Dr. W. Junk by Pub., La Haya, págs. 1-31 (1978).
- (173) **WHITTAKER, R. H.** Dominance Types. *En*: Whittaker, R. H. (ed.), Classification of Plant Communities, Dr. W. Junk by Pub., La Haya, págs. 65-79 (1978).
- (174) **WHITTAKER, R. H. y GAUCH, Jr., H. G.** Evaluation of Ordination Techniques. *En*: Whittaker, R. H. (ed.), Ordination of Plant Communities, Dr. W. Junk by Pub., La Haya, págs. 277-336 (1978).
- (175) **WHITTAKER, R. H. y NIERING, W. A.** Vegetation of Santa Catalina Mountains, Arizona. II. A Gradient Analysis of the Southern Slope, *Ecology*, **45**: 429-452 (1965).
- (176) **WHITTAKER, R. H. y WOODWELL, G. M.** Retrogression and Coenocline Distance. *En*: Whittaker, R. H. (ed.), Ordination of Plant Communities, Dr. W. Junk by Pub., La Haya, págs. 51-70 (1978).
- (177) **WHITTAKER, R. H. y LEVIN, S. A.** Niche and Habitat Dimensions, *En*: Whittaker, R. H. y S. A. Levin (eds.), Niche, Theory and Application, Dowden, Hutchinson and Ross, Inc., Pennsylvania, págs. 164-184 (1975).
- (178) **WILLIAMS, W. T. y DALE, M. B.** Fundamental Problems in Numerical Taxonomy, *Adv. Bot. Res.*, **2**: 35-68 (1965).
- (179) **WILLIAMS, W. T. y LAMBERT, J. M.** Multivariate Methods in Plant Ecology. I. Association Analysis in Plant Communities, *J. Ecol.*, **47**: 83-101 (1959).
- (180) **WILLIAMS, W. T. y LAMBERT, J. M.** Multivariate Methods in Plant Ecology. II. The Use of an Electronic Digital Computer for Association Analysis, *J. Ecol.*, **48**: 689-710 (1960).
- (181) **WILLIAMS, W. T. y LAMBERT, J. M.** Statistics-Nodal Analysis of Associated Populations, *Nature*, **191**: 202 (1961).
- (182) **WILLIAMS, W. T. , LAMBERT, J. M. y LANCE, G. N.** Multivariate Methods in Plant Ecology. V. Similarity Analysis and Information Analysis, *J. Ecol.*, **54**: 427-445 (1966).

- (183) **YATES, F.** Contingency Tables Involving Small Numbers and χ^2 Test, *J. R. Statist. Soc., Suppl.*, **1**: 217-235 (1934).

LECTURAS ADICIONALES

Los fundamentos de la estadística multivariada pueden estudiarse en:

- **ANDERSON, T. W.** An Introduction to Multivariate Statistical Analysis, Wiley, Nueva York, N.Y., 374 págs. (1958).
- **GNANADESIKAN, R.** Methods for Statistical Data Analysis of Multivariate Observations, Wiley, Nueva York, N.Y., 311 págs. (1977).
- **HARTIGAN, J. A.** Clustering Algorithms, Wiley, Nueva York, N.Y., 351 págs. (1975).
- **KENDALL, M. G.** A Course in Multivariate Analysis, Griffin, Londres, 185 págs. (1972).
- **MORRISON, D. F.** Multivariate Statistical Methods, McGraw, Nueva York, N.Y., 415 págs. (1976).
- **SEAL, H. L.** Multivariate Statistical Analysis for Biologists, Wiley, Nueva York, N.Y. 238 págs. (1964).

ÍNDICE TEMÁTICO

Aglomeración de unión promedio	101
Aglomerativo	78
Análisis de asociación	112
Análisis de componentes principales	133
Análisis de coordenadas principales	132
Análisis de correspondencia	133
Análisis directo.....	117
Análisis de ejes principales	132
Análisis de continuum	118
Análisis de factores	126
Análisis de información	106
Análisis indirecto.....	117
Asociación	79
Autoestructurante.....	78
Clase de formaciones	80
Clasificación jerárquica.....	78
Clasificación reticulada	78
Cobertura repetida.....	48
Coefficiente de asociación	68
Coefficiente de comunidad de Jaccard	70
Coefficiente de comunidad de Sørensen	70
Coefficiente de correlación	69
Coefficiente de distancia	71
Coefficiente de Ellenberg	69
Constancia	53
Constelación	122
Cuadrantes centrados	29
Dansegrograma.....	57
DAP	46
Dendrograma	106
Densidad absoluta	43
Densidad relativa	43
Diagrama de perfil	57
Diagrama enrejado	120
Diagrama estructural	59
Diagrama fisonómico	60

Metodología para el Estudio de la Vegetación

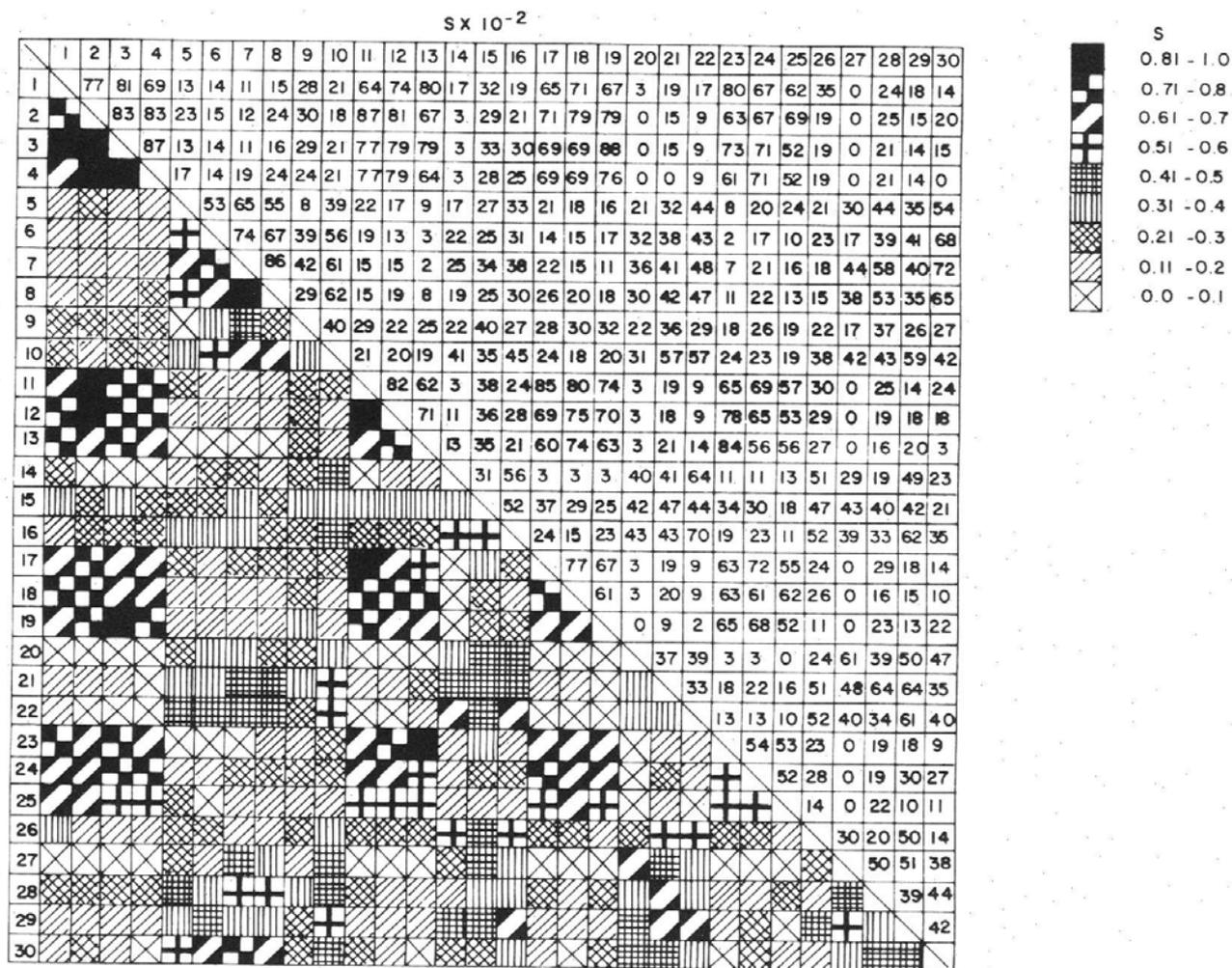
Diámetro a la altura del pecho	46
Distancia euclidiana	71
Divisivo	78
Espacio composicional	74
Espacio multidimensional	74
Espacio vegetacional	74
Especie acompañante	94
Especie diagnóstica	94
Especie diferencial	94
Especie exclusiva	53
Especie extraña	53
Especie indiferente	53
Especie preferencial.....	53
Especie selectiva	53
Espectro biológico	55
Estructuración transpuesta	78
Fidelidad	53
Fisonomía.....	32
Forma de crecimiento	33
Forma de vida	33
Formación	79
Grupo comodal	93
Hipótesis del continuum	76
Hipótesis individualista	17
Hipótesis organísmica	76
Índice de coincidencia	69
Índice de importancia	51
Índice de información	70
Individuo más cercano	29
Intensidad del patrón	10
Ley de las frecuencias	15
Matriz directa	67
Matriz indirecta	67
Matriz primaria	55
Matriz Q	67
Matriz R	67
Matriz transpuesta	67
Método de las dominantes principales	118

Metodología para el Estudio de la Vegetación

Método de los promedios ponderados	118
Método de suma de los cuadrados de Orloci	108
Monotético.....	78
Muestra	20
Muestreo aleatorio	22
Muestreo aleatorio restringido	24
Muestreo estratificado	22
Muestreo preferencial	21
Muestreo sistemático	23
Óptimo de distribución ecológica	17
Óptimo fisiológico	17
Ordenación ecológica	117
Ordenación polar	122
Ordenación taxométrica	117
Parámetro	20
Pares al azar con ángulo de exclusión	29
Patrón agregado	7
Patrón aleatorio	7
Patrón regular	7
Plexo	122
Población	20
Politético	78
Porcentaje de diferencia	71
Porcentaje de presencia	53
Porcentaje de similitud de Czekanowski	71
Promedios recíprocos	133
Raíz latente	132
Serie de formaciones	88
Tabla bruta	55
Transecta	27
Unidad muestral	20
Variable	20
Vecino más cercano	29
Vector característico	132
Zonas de vida	84

ANEXOS

Tabla XVII. Ordenación de la Matriz Secundaria.



a)

