

2. REVISION DE LITERATURA

2.1 Tipificación de la vegetación

Uno de los objetivos de los estudios de vegetación es establecer correlaciones o asociaciones entre los parámetros 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 (82).

De acuerdo a Braun-Blanquet (12), el objeto de cualquier clasificación es el de ordenar lógicamente los objetos a clasificar según sus semejanzas, denominarlos de un modo comprensible y fácil de reconocer e incluirlos en un sistema que se mantenga abierto a las relaciones con el mayor número posible de los demás campos de la ciencia. Sin embargo, quienes han tratado de definir y describir las comunidades vegetales, han encontrado dificultades para definir claramente los factores que permiten establecer el criterio o criterios que han de adoptarse para clasificar la vegetación en un área específica que va a ser estudiada.

Existen muchos sistemas de clasificación, algunos con intensiones de aplicación universal, regional o local muy específica, pero hasta el momento no hay un sistema de aplicación generalizada que permita determinar unidades taxonómicas a menor escala en bosques húmedos tropicales, o sea unidades útiles para desarrollar planes de manejo forestal.

Las clasificaciones intertropicales válidas a escala continental se han basado en consideraciones fisionómicas, estructurales, fisiológicas y ecológicas, variando, según la clasificación, el orden de prioridad acordado a estos cuatro factores. Ninguno se apoya en los factores florísticos o pedológicos para considerarlos como básicos en virtuales subdivisiones (72). Es así que las clasificaciones fisionómica de Beard (4), eco-fisionómica de Yangambi (86), fisionómica-estructural de la Unesco (96) y físico-climática de Holdridge (56) en su primer nivel, no definen más que grandes tipos de bosques. Por los

criterios utilizados se revelan insuficientes como herramienta de planificación silvicultural.

2.1.1 Clasificación a nivel local

Se puede afirmar sin riesgo de equivocación que hay tantos sistemas de clasificación regional como regiones o sitios han sido estudiados (72,19).

También es oportuno señalar las dificultades que extraña el empleo de ciertos términos particulares que corresponden localmente a tipos de bosques bien determinados, pero cuya utilización general es sin duda inaceptable. Es el caso en la Amazonía de los términos "igapó" y "várzea", para designar indistintamente los bosques pantanoso y periódicamente inundado (72). Recién Pires y Prance (101) han tratado de esclarecer el significado de estas palabras y dado definiciones científicas de validez regional.

Ciertos sistemas de clasificación de masas forestales que permitan identificar unidades taxonómicas a escala menor se fundamentan en la interpretación de fotografías aéreas. Sin embargo, existen todavía restricciones técnico-económicas para desarrollar clasificaciones fotointerpretativas que reconozcan los tipos de bosque.

De un lado, el trópico presenta un conjunto de ecosistemas extensos y complejos, y se carece de los estereogramas patrones de interpretación de las varias comunidades vegetales. Además, falta por definir el material aerofotográfico más adecuado para el fin perseguido. Por otro lado, es difícil hacer mediciones de parámetros, así que la interpretación es en alto grado dependiente del fotointérprete y de su experiencia (74).

En América tropical se han desarrollado tres sistemas de clasificación basados en criterios geomorfológicos y fisiográficos, que son los sistemas de Tosi (128), Malleux (72)^{NO} y del Centro Interamericano de Fotointerpretación (85). Los dos últimos sistemas no reconocen realmente unidades fisiográficas, ya que solamente abarcan

las formas terrestres visibles en las fotografías aéreas, sin tomar en consideración los demás factores físicos del medio ambiente natural, como clima, litología o los suelos. Estos sistemas de clasificación fotográfica resultan incompletos para definir los "tipos de bosque" presentes en las zonas estudiadas, pues muchas asociaciones vegetales no se diferencian por factores topográficos solamente (128). Desde el punto de vista estrictamente ecológico, las clasificaciones aludidas no siempre delimitan comunidades vegetales naturales unitarias y por consiguiente no se pueden considerar como clasificaciones de tipos de bosques.

Para Braun-Blanquet (12), la cartografía aérea no puede sustituir nunca totalmente a la realizada desde el suelo. Sin embargo, las fotografías aéreas constituyen una buena base, y podrían ser más útiles y contribuir a una fotointerpretación más detallada de los tipos de bosques tropicales, siempre y cuando se complementen con algunos aspectos fundamentales tales como textura, profundidad, drenaje y humedad de los suelos (74).

Otro enfoque hacia una descripción de la vegetación en subdivisiones de menor jerarquía son los sistemas fisionómico-estructurales desarrollados por Küchler (66, 67), Larson, citado por Matos y Montoya (80), y Dansereau (32). A pesar de que los parámetros de la vegetación observados en los censos son relativamente fáciles de observar, medir y representar, presentan el inconveniente de tomar sólo en consideración algunas características de la cobertura vegetal que no son necesariamente suficientes para separar tipos de bosque. Además el uso de fórmulas para designar tipos de vegetación conlleva a problemas cuando es necesario establecer una jerarquía de las características o parámetros fisionómico-estructurales de la vegetación para efectuar generalizaciones o detallar un estudio (ejemplo: cambio de escala de un mapa de vegetación).

Las limitaciones de estos sistemas para su operatividad en los bosques húmedos tropicales han sido puesto en evidencia por Matos y Montoya (81). Afirma que se hace bastante difícil en ocasiones dis-

tinguir los diversos estratos en una fitocenosis, sobre todo en el bosque tropical primario; muchas veces sólo existe un estrato superior bien definido, debajo del cual crece una gran cantidad de formas biológicas de diversos tamaños, sin que pueda notarse una estratificación aparente.

En su revisión de literatura sobre tipificación, Vincent (134) encontró que la mayoría de los casos estaban relacionados con la clasificación de la vegetación a grandes rasgos. Desarrolla una metodología propia para delimitar tipos de bosques con fines del manejo silvicultural en los llanos occidentales venezolanos, que se basa en los siguientes parámetros: estratificación, altura de cada estrato, cobertura de cada estrato y total, caducifolia de cada estrato, y total y composición florística de cada estrato. Asimismo, integró aspectos edáficos y topográficos. Aunque Vicent logró diferenciar los tipos de bosque presentes mediante los parámetros propuestos, su metodología es difícilmente generalizable por las siguientes razones:

- 1) El autor mismo indica que el reconocimiento de estratos es arbitrario y subjetivo, confirmando así las experiencias negativas de Matos en este campo.
- 2) Considera fundamental para la clasificación los parámetros área basal y caducifolia. Sin embargo, éste último fenómeno no ocurre en la mayoría de los bosques amazónicos, en donde las precipitaciones se distribuyen regularmente a lo largo de todo el año.

Con la misma finalidad, Salcedo (120) utilizó criterios topográficos-pedológicos para diferenciar tipos del bosque húmedo premontano costarricense y demostró la importancia de estos factores para fines tipológicos.

Letouzey (72) considera que difícilmente se puedan aplicar a las comunidades vegetales de los bosques tropicales los métodos fitosociológicos empleados en los países templados, donde la flora se conoce en su totalidad y las características son mucho menos comple-

jas. Sin embargo, el sistema fitosociológico de Braun-Blanquet ha sido utilizado en bosques húmedos tropicales por Vega (131) y por Knight (66). Asimismo, indirectamente Lamprecht (69), Mayo (83), Vega (132) y Finol (40, 41, 42, 43) entre otros, concuerdan y avalan el sistema de clasificación de Braun-Blanquet, al utilizar un índice de valor de importancia asignado a cada especie, para sus análisis de vegetación en los bosques húmedos tropicales.

En síntesis, se carece de una metodología general comprobada que permita establecer los linderos entre uno y otro tipo de bosque en el trópico para fines silviculturales. En aquellas áreas que presentan homogeneidad en sus parámetros climáticos, pero muestran variaciones de vegetación sobre cortas distancias debido a diferencias edáficas y topográficas, parece que el relieve, suelo y flora son criterios útiles para una clasificación.

2.1.2 Relación vegetación-suelo

Durante muchos años, investigadores de diferentes disciplinas han llevado a cabo estudios tendientes a establecer la relación suelo-clima-vegetación, trayendo consigo fuertes polémicas acerca de la predominancia del suelo o del clima como factor más influyente en la vegetación natural.

Algunos ecólogos reconocieron la importancia de los suelos en el establecimiento y desarrollo de la vegetación, otros mantuvieron su posición en el sentido de que las condiciones edáficas especiales no influían mayormente, puesto que a su debido tiempo y como consecuencia de la acción del clima, siempre se lograba alcanzar el mismo climax (Weaver y Clements citados por Budowski, 19). Sin embargo, trabajos modernos muestran que en el trópico, un ámbito amplio de suelos se ha encontrado en un mismo clima, que soportan un ámbito diverso de tipos de vegetación. En Guayana por ejemplo, Davis y Richards (32, 33) encontraron cuatro tipos de suelos cada uno asociado con diferentes tipos de vegetación primaria dentro de un área de pocos kilómetros cuadrados con homogeneidad climática y altitudinal. Jordan

(60) hizo observaciones similares en la Amazonía venezolana y estima que la creencia errónea en un bosque tropical húmedo "homogéneo" es consecuencia de la aparente homogeneidad fisionómica de la cobertura vegetal y del desconocimiento botánico de las especies presentes.
 → Concluye que la relación suelo-vegetación aceptada en zonas templadas también tiene validez en el medio tropical.

Para Braun-Blanquet (12) las comunidades vegetales y los suelos se han desarrollado conjuntamente manteniendo un intercambio recíproco, por lo que existen entre ambos relaciones estrechas. Dichas relaciones se basan en las condiciones fisiológicas que ofrecen el suelo a la comunidad vegetal, esto es agua, aireación, temperatura y posibilidades de fijación de nutrimentos. Sin embargo, no cada uno de estos factores tienen la misma influencia sobre la vegetación.

Whitmore (144) en los bosques húmedos de Kattawa (Sri Lanka), encontró que la abundancia de ciertas especies de dipterocarpaceas mostró correlación con la concentración en potasio del suelo y que los patrones de distribución de las especies dominantes estaban correlacionados con las variaciones de nitrógeno y fósforo del suelo. Beadle (3) indica que las propiedades del suelo pueden afectar a la vegetación de dos maneras: primeramente controlando la composición florística y en segundo lugar controlando la estructura. Brunig (14) hace incipie en el alto grado de coincidencia entre variaciones florísticas y estructurales y las características del suelo y sitio. Asegura que dentro de una zona de vida bioclimáticamente uniforme, las propiedades físicas y químicas del suelo son los principales modificadores de la estructura de la masa forestal.

Ashton (2) demostró, en los bosques de Sarawak (Borneo) que las variaciones florísticas dependen de fenómenos nutritivos, mientras que las variaciones estructurales responden a la profundidad de enraizamiento y la capacidad de retención de humedad del suelo. Dichas afirmaciones son compartidas y ampliadas por autores como Beadle (3), Webb (139, 140), Webb et al. (141) y Letouzey (72), quienes consideran que también la estructura de la vegetación puede ser

influenciada por los niveles de nutrimentos y aun por el material parental.

Las reglas anteriores suelen tener excepciones. Pires (100) cita el caso de bosques de lianas (matas de cipó) localizadas entre las regiones de Marabá y Altamira (Brasil) tanto en suelos pobres como sobre terrenos ricos; hasta el presente, no se ha encontrado ninguna explicación satisfactoria a este fenómeno. Letouzey (72) ha observado un fenómeno similar en los bosques abiertos con estrato inferior de marantáceas de la cuenca del Zaire, que presentan también un aspecto global homogéneo, a pesar de la diversidad de los suelos.

El aspecto topográfico (incluyendo influencias específicas de la estructura y drenaje del suelo), del cual dependen otras características físicas del suelo como son espacios porosos y humedad, es considerado por algunos investigadores de suelos del bosque húmedo tropical como factor de importancia ecológica en la delimitación de los tipos de bosques (141, 49, 35, 139, 46, 110, 73). Para Whitmore (144), la topografía llega a ser el factor que más fuertemente correlaciona con el aspecto florístico donde los demás factores ecológicos son similares.

El régimen hídrico del suelo también influye sobre la composición de las especies entre tipos de bosque. Por ejemplo, en los suelos de tierra firme no inundados de la Amazonía, las leguminosas constituyen la familia más rica en géneros y especies y las lecythidáceas la familia más abundante en número de individuos. En várzeas, con suelos hidromórficos periódicamente inundados por aguas blancas, las familias más importantes son las leguminosas y palmáceas (100). Kahn y Castro (63) manifiestan que las condiciones de hidromorfismo afectan la densidad y composición florística de poblaciones de palmáceas, opinión compartida por Braun (11).

A pesar de no poder negarse hoy en día en el trópico la existencia de correlaciones entre el suelo y la comunidad vegetal desarrollada sobre él, cabe enfatizar, a manera de conclusión que el

valor de esta correspondencia depende de la escala del estudio y de los métodos analíticos usados (65).

2.2 Caracterización de los rodales

Estudios sobre estructura de los bosques naturales debieran ocupar un puesto de preferencia en el campo de las investigaciones silviculturales (69). Los resultados de los análisis estructurales permiten entre otras cosas deducciones importantes sobre el origen, las características ecológicas y sinecológicas, el dinamismo y las tendencias del futuro desarrollo de las comunidades boscosas.

La palabra estructura se ha empleado en diversos contextos para describir agregados de árboles que parecen seguir ciertas leyes naturales. Debido a los diferentes significados que ha adquirido, puede considerarse como un término bastante vago (115). Finol (40), Meyer (84), Vega (132), Veillon y otros (133) y White (142) han utilizado el término estructura diamétrica para referirse a distribuciones de árboles en clases diamétricas. Richards (108) expresa con él la distribución de individuos en tipos biológicos o en estratos. Heuveldop y Newman (54) y Lamprecht (68) se refieren a composición florística. Grubb *et al.* (50), Goldstein (48), Knight (65), Bourgeron (9) y Takeuchi (126) designan así la arquitectura del bosque. Brunig (14) habla de estructura del bosque en varias funciones para describir arreglos en el espacio de la cubierta arbórea.

La misma variedad de significados puede aplicarse a la palabra inglesa "pattern", término que cubre aproximadamente lo que se entiende por "patrón de estructura": cualquier situación estable o evolutiva, no anárquica, de una población o comunidad en la cual, aunque mínima, puede detectarse algún tipo de organización representable por un modelo matemático, una ley estadística de distribución, una clasificación o un parámetro característico (115). Así es posible hablar de estructura de diámetros, estructuras totales, de capas de la cubierta arbórea, de estructura espacial, global (gregaria, homogénea,

etc.), de estructura espacial de una especie, de estructura de riqueza florística, de asociaciones o de estructura equilibrada.

Para simplificar el análisis, resulta útil diferenciar organización horizontal y vertical de la comunidad boscosa. Bourgeron (9) considera que en un sentido amplio, hay dos enfoques para el estudio de estas dos estructuras: el bosque puede ser descrito cualitativamente o cuantitativamente.

La descripción cualitativa concierne mayormente con la estratificación o patrones de distribución de árboles en la dimensión horizontal y vertical; las descripciones florísticas pueden ser incluidas aquí.

Los enfoques cuantitativos para la estructura del bosque han sido desarrollados ampliamente para vegetación de zonas templadas (9). Recientemente ecólogos han empezado a desarrollar modelos y variedad de instrumentos estadísticos para bosques húmedos tropicales, estructuralmente complejos y ricos en especies. Modelos matemáticos han sido desarrollados para determinar relaciones entre diámetro y altura, y ancho de copa y altura (84, 35, 115, 9).

2.2.1 Area representativa

La significancia de las unidades de vegetación concebidas florísticamente está en que obliga a la descripción exacta de la vegetación (12).

Las unidades de vegetación deben establecerse con la mayor homogeneidad posible en el vuelo, ubicándolas selectivamente en áreas representativas de la comunidad vegetal y con la mayor uniformidad posible, en cuanto a topografía, suelos y otras características que influyen en el hábitat de desarrollo de las mismas. De acuerdo a Lamprecht (68), además de la ubicación correcta de las parcelas de muestreo, el número y las dimensiones de las mismas son de importancia primordial para la validez, la significancia y la comparabilidad estadística-matemática de los resultados.

Surge así el criterio de que para toda comunidad vegetal existe una superficie por debajo del cual ella no puede expresarse como tal (82). Para obtener una unidad muestral representativa de una comunidad, es necesario conocer su área mínima de expresión, determinada tradicionalmente mediante la aplicación de un criterio sobre relación área-número de especies (ver por ejemplo 12, 107).

Por ejemplo Cain, citado por Matteucci y Colman (82), afirma que una muestra es adecuada cuando un aumento de un diez por ciento en la superficie de la misma conduce a un aumento del número de especies inferior o igual al diez por ciento del total. Por su parte, Finol (42) estima que el tamaño de muestra es dado por aquella superficie a partir de la cual el número de especies tiende a estabilizarse.

Así Budowski (17), en la región atlántica de Costa Rica, obtuvo sus informaciones sobre una comunidad con vegetación secundaria temprana a través de una parcela relativamente homogénea de sólo 400 m². Tosi (128) sugiere considerar parcelas de 0,1 ha, las mismas que para fines de estudios fitosociológicos deben ser subdivididas en 0,01 ha. Knight (65) para un estudio fitosociológico en la isla de Barro Colorado, Panamá, utilizó muestras de 0,26 ha. Holdridge (55) establece como regla para la descripción de sus asociaciones 0,3 ha. Finol (42) considera que para levantamientos estructurales y de regeneración natural, muestras de una hectárea son suficientes. Igual tamaño de muestra ha sido establecido en estudios afines por Lamprecht (68, 69). Richards (109) estimó que 1,5 ha fue suficiente para evaluar la composición florística en Banga, Africa. Uhl (129) consideró 2,5 ha para llevar a cabo una investigación sobre la composición, estructura y regeneración en tierra firme, región de San Carlos, Venezuela.

Sin embargo, Rollet (112) muestra en Guyana Venezolana que, al aumentar la superficie, el número de especies continúa creciendo fuertemente, sin que sea posible fijar una superficie que incluya todo el conjunto de especies de una asociación. Marmillo

(79), al estudiar la flora arbórea de un bosque amazónico, también encontró que no hay tendencia a estabilizarse el número de especies con creciente superficie de levantamiento y concluye que es imposible determinar un área mínima fitosociológica para una asociación zonal según criterios como el de Cain. Muestra además que las distribuciones que caracterizan la estructura vertical se estabilizan a partir de superficies de dos a tres hectáreas y concluye que una superficie de levantamiento de tres a cinco hectáreas permite evaluaciones bastante completas sobre la composición florística y estructura del rodal total, el comportamiento de las especies y los procesos de renovación y desarrollo del bosque.

La idea de ampliar la superficie de levantamiento a fin de lograr una mejor imagen de la comunidad vegetal ha sido puesta en evidencia por investigadores como Veillon y colaboradores (133), quienes para estudiar la masa forestal y su dinamismo en parcelas de diferentes tipos ecológicos de bosques naturales de las tierras bajas de Venezuela, consideran muestras de diez hectáreas. Pires y Prance (99) caracterizan la flora de la Reserva del Catú, Amazonía brasileña, con base en un levantamiento de 10,5 ha. Hubell (57) utilizó 13,44 ha en su análisis espacial de las especies de un bosque seco tropical en la provincia de Guanacaste, Costa Rica.

El análisis antes realizado del concepto de área mínima plantea un problema que va más allá del examen de los procedimientos empleados para determinarla. Por lo tanto, el concepto y la estimación del área mínima no tienen significancia en la caracterización de la comunidad, solo tienen utilidad desde el punto de vista operacional porque permiten una estimación del área por debajo del cual no tendrá sentido analizar datos de vegetación en estudios fitosociológicos (82).

2.2.2 Caracterización de la organización horizontal

2.2.2.1 Riqueza y diversidad florística

Rollet (115) considera que uno de los procedimientos más sencillos para expresar la riqueza florística de un bosque tropical consiste en contar el número de especies presentes en los primeros "n" individuos levantados. Brunig, citado por Rollet (115), consideró los primeros cien individuos para caracterizar los bosques sabanas de Sarawak (Borneo), mientras que Rollet utiliza un número inferior en bosques umbrófilos de Guayana venezolana. El método es algo artificioso, ya que los "n" individuos ocupan una superficie variable, y por esta razón, resulta preferible considerar la riqueza florística en un área determinada. Sin embargo, para comparar la riqueza florística de distintas muestras, es preciso manejar datos referidos a superficies iguales e idénticos límites de tamaño mínimo en los árboles considerados. Así nace la idea de representar en un gráfico la curva que relaciona el número de especies con la superficie muestreada. De igual manera, autores como Ashton (1), Holdridge (55) y Marmillod (79) subrayan la importancia de la curva área-especies como parámetro caracterizador de los diferentes tipos de vegetación.

Para describir las curvas área-especies se han propuesto diversas expresiones matemáticas. Fisher y colaboradores (39) piensan que el número de especies es proporcional al logaritmo del número de individuos y en consecuencia aproximadamente proporcional al logaritmo de la superficie muestreada y proponen para caracterizar la relación la siguiente expresión:

$$N = m * \log a + b$$

en donde

N = número de especies
 a = superficie
 m,b = parámetros del bosque

Preston (104, 105) propuso una ley log-normal para describir las distribuciones de especies en función del número de

individuos agrupados en clases cuyos límites forman una progresión geométrica. Esta hipótesis supone que el logaritmo del número de especies aumenta de manera lineal con el logaritmo de la superficie. Tal ley puede expresarse de la siguiente manera:

$$N_{pa} = p^z * N_a$$

en donde

- N_a = número de especies en un área de tamaño conocido a
 N_{pa} = número de especies en un área "p" veces más grande
 p = relación entre el área de predicción y el área conocida
 z = factor de aumento del número de especies

Con base en estudios de la flora arbórea de la Guyana venezolana, Rollet (115) demuestra que ninguno de estos modelos es perfectamente adecuado, ya que el número de especies crece más rápidamente que el logaritmo del área, pero menos que una función potencial de la misma. En otras palabras, para describir las curvas área-especies, el modelo más cercano a la realidad ocuparía un lugar intermedio entre el desarrollado por Fisher y colaboradores, y el de Preston.

Para fines de predicción, el modelo de Preston, que tiende a sobreestimar el número de especies, debiera ser preferido, ya que el número de especies en el campo suele subestimarse aun en los mejores inventarios (115). Sin embargo, Rollet (112) subraya que es imprudente extrapolar más allá del doble de la superficie inventariada.

Uno de los rasgos más llamativos en la estructura del bosque tropical es sin lugar a dudas, su composición florística (68). Una simple tabla conteniendo los nombres de las especies presentes en la parcela en estudio, puede dar una idea general. Para sintetizar esta información, se han realizado varios intentos, como por ejemplo relacionando matemáticamente el número de individuos con el correspondiente número de especies. Sin duda, el más sencillo es el denominado coeficiente de mezcla:

$$CM_a = \frac{N_a}{n_a}$$

en donde

CM_a = cociente de mezcla del área de tamaño a
 N_a = número de especies en el área
 n_a = número de individuos en el área

Este coeficiente carece de significado sino se precisa la superficie de muestreo y el límite inferior de diámetro considerado (115, 79). Rollet (115) estima que no resulta de gran interés, ya que su valor aumenta de manera constante con la superficie.

En síntesis puede afirmarse que la riqueza florística y la diversidad son dos características muy importantes en los bosques húmedos tropicales que conducen a fructíferos razonamientos teóricos, especialmente en lo que respecta a la curva área-especies, los diferentes índices de diversidad, los problemas de comparación y la producción de la riqueza florística de un área a partir de una muestra (115).

2.2.2.2 Cuadro de la vegetación

Para Braun-Blanquet, (12) el objeto de los estudios florísticos es reconocer la significancia de las especies y su forma de vida, así como también de las leyes que regulan las relaciones de los organismos en las mismas. No es posible llegar a una definición precisa de las unidades fitosociológicas, si se deja en segundo lugar la consideración de la composición florística.

De acuerdo a Cottan (27) y Whitford (143) la importancia relativa de las especies arbóreas está estimada por el "índice de importancia", constituido por la suma de los parámetros relativos de frecuencias, densidad y dominancia de cada especie. 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 de 300 por ciento. Cuanto más se

acerca una especie a éste valor, mayor será su importancia ecológica y dominio florístico sobre las demás especies presentes (82, 69).

Este índice posteriormente fue modificado por Curtis y McIntosh (28) bajo el término de "índice de valor de importancia", quienes sustituyeron el parámetro densidad por abundancia. Numerosos investigadores latinoamericanos han utilizado este índice, entre ellos (21, 83, 120, 118, 25, 132, 69).

La expresión que caracteriza el "índice de valor de importancia" de Curtis y McIntosh (28) es:

$$IVI \% = Ab\% + D\% + Fre\%$$

en donde:

IVI % = índice de valor de importancia
 Ab % = abundancia relativa
 D % = dominancia relativa
 Fre % = frecuencia relativa

La abundancia relativa indica la presencia de cada especie en por ciento del número de árboles levantados en la parcela de estudio.

La dominancia relativa es un estimado de la cobertura y se expresa como el porcentaje del área basal de cada especie con respecto al área basal total. En levantamientos fitosociológicos, la cobertura se estima tradicionalmente mediante la sección determinada en la superficie del suelo por el haz de proyección horizontal del cuerpo de la planta, lo que equivale en el análisis forestal a la proyección horizontal de las copas de los árboles. En el bosque tropical resulta a menudo imposible determinar dichos valores debido a la existencia de varios doseles dispuestos uno encima de otro y la entremezcla de copas unas entre otras. Para salvar esta dificultad, Cain et al. (21) proponen utilizar el área basal de los árboles en sustitución de la proyección de copas, criterio tomado en cuenta por Lamprecht (69), Finol (40), Chung y Sabogal (25), Sabogal (118), Salcedo (120), Vega (132) y Veillon y otros (133). La dominancia permite medir la potencialidad productiva del medio ambiente y constituye

un parámetro muy útil para determinar calidad de sitio, dentro de una misma zona de vida y comparativamente con otra (41).

La frecuencia relativa es un concepto fitosociológico relacionado con el patrón de ocurrencia de los miembros de una población de especies dentro de una comunidad (21). Determina la regularidad de la distribución espacial de cada especie, sobre la base de su presencia o ausencia en subparcelas tomadas dentro de la comunidad. Es comúnmente expresada como el porcentaje de subdivisiones del área en que se presenta la especie en relación al total de subparcelas. Es un indicador de la diversidad o de la complejidad florística de una asociación, pero su significado e interpretación dependen del tamaño de las subdivisiones del área muestreada (12).

Para mejor exactitud sobre la estimación del valor ecológico de cada especie, Finol (41) propone un índice ampliado que toma en cuenta la expansión vertical de las especies y su debida regeneración. Marmillod (79) considera que su cálculo es complicado y que el incremento de información es poco. Para fines silviculturales, estima más útil evaluar esta información complementaria separadamente.

2.2.2.3 Parámetros dasométricos

Dentro de los parámetros dasométricos, el número de árboles, el área basal y el volumen han sido reconocidos como elementos de gran importancia para caracterizar o comparar las comunidades vegetales (27, 82, 56, 128).

Cualquier clase de inventario o levantamiento forestal considera, al menos, una medida: el diámetro del fuste a la altura del pecho (diámetro normal) o de circunferencia a la altura del pecho (circunferencia normal, 115). Esto es comprensible, ya que el diámetro, a pesar de dificultades debidas a la presencia de contrafuertes o raíces tabulares en el tronco, es la medida más fácil de realizar en el árbol.

La interpretación de la distribución del número total de individuos por clases diamétricas (distribución diamétrica total) permite precisar efectos de los principales factores ambientales sobre la organización del rodal (115, 71), da información sobre el estado de equilibrio poblacional de la comunidad (132, 36, 68) y por ende, permite detectar actividades antropogénicas realizadas en el bosque de estudio (115).

Por otra parte, la distribución del número de individuos de una especie por clases diamétricas (distribución diamétrica por especie) da valiosas indicaciones sobre su estrategia de regeneración o requerimientos por la luz en el transcurso de su vida (113, 117, 13), y asimismo permite diseñar prácticas silviculturales para su manejo racional (68, 40).

Con la finalidad de caracterizar las distribuciones diamétricas totales así como de las diferentes especies forestales, numerosos investigadores han desarrollado y propuesto diversos modelos matemáticos para describirlas.

De Liocourt, citado por Meyer et al. (84), fue el primer forestal en estudiar numéricamente la distribución diamétrica de un bosque irregular. Observó que el número de individuos de las clases diamétricas decrece en una progresión geométrica conforme aumenta la clase de tamaño; el valor de la razón o cociente es casi constante, pero difiere de un bosque a otro.

Para caracterizar la distribución de diámetros, Meyer et al. (84) proponen la ecuación exponencial siguiente:

$$Y = Kxe^{-ax}$$

en donde

- Y = número de árboles por categorías diamétricas
- x = diámetro de la clase
- e = base de los logaritmos naturales
- K y a = constantes relacionadas con los rodales; "K" expresa la densidad relativa del rodal y "a" la razón de la progresión geométrica de la distribución diamétrica

Le Cacheux, citado por Rollet (115), fue probablemente el primero en aportar alguna razón teórica para elección del modelo exponencial. Malleux (78) acepta este modelo para bosques naturales amazónicos. Sin embargo, Rollet (115) muestra que el modelo exponencial no es adecuado para diámetros pequeños, pero confirma que la estructura total es claramente exponencial por encima de 20 cm de dap. Considera que cualquier resultado anómalo debe interpretarse como el producto de inventarios de poca calidad o de bosques alterados, ya sea por el hombre o por causas naturales. Cuando se considera diámetros inferiores a 20 cm, el gráfico semilogarítmico correspondiente muestra una concavidad en su parte superior indicando que el número de árboles crece con mayor rapidez que la predicha por un modelo exponencial sencillo. Esta tendencia se acentúa progresivamente cuando se incluyen los individuos cada vez más pequeños.

Pierlot, citado por Brun (13), y Takeuchi (126) consideran que para caracterizar la distribución diamétrica de los bosques umbrófilos tropicales, es adecuada la expresión hiperbólica siguiente:

$$Y = (1/x) a+b$$

en donde

- Y = número de árboles por clase diamétrica
- x = diámetro de la clase
- a y b = parámetros a determinar por mínimos cuadrados

Los diversos modelos propuestos para tipificar la distribución de los diámetros conllevan a afirmar que la mayoría de los investigadores se han dedicado a buscar la representación matemática de mejor ajuste sin preocuparse de la interacción biológica de los parámetros que intervienen. A pesar de que el modelo exponencial es el que mejor refleja la realidad biológica de las especies en sus distribuciones diamétricas, Rollet (115) piensa que aun no es capaz de explicar satisfactoriamente las distribuciones diamétricas que se observan en la naturaleza. Se precisan estudios sobre procesos de

competencia, crecimiento y mortalidad para conseguir una mejor formulación de leyes teóricas que gobiernan esas distribuciones.

2.2.2.4 Arreglos espaciales

El conocimiento del hábitat específico o dispersión (distribución espacial) de las especies constituye parte de la caracterización del comportamiento silvícola de estas, así como mejor permite definir las complejas interrelaciones entre componentes del bosque como población (115, 77). Por la importancia de este conocimiento, se ha venido realizando estudios tendientes a detectar las causas o factores que determinan que ciertas especies adopten un patrón típico de distribución en la comunidad forestal.

✧Jack (58) dice que los patrones de distribución de las especies forestales están influenciados por efectos del medio ambiente o sucesional y por los puramente vegetativos. Para Malleux (77) algunas especies muestran una tendencia al agrupamiento, debido a algunos factores tales como: condiciones climáticas, edáficas y fisiográficas. Whittaker (145) dice que la dominancia-diversidad de especies indica sitios favorables o no de acuerdo con un gran número de factores del medio ambiente que determinan la diversidad de hábitats ecológicos. Los sitios menos favorables son hábitats más restringidos por la severidad del medio ambiente y por lo tanto, la tendencia a la dominancia y reducción de la diversidad de especies es evidente.

Se han desarrollado modelos estadísticos para tipificar los patrones de distribuciones que siguen las especies de una comunidad vegetal.

Cherng y Beazley (24) realizaron una clasificación de los diferentes tipos de distribuciones espaciales mediante gráficos de distribuciones de frecuencia.

Jack (58) evaluó los modelos estadísticos normal, binomial y de Poisson y manifiesta que la distribución de los

árboles de las especies no se ajustan a la curva normal de Gauss o de Poisson, más bien tienden a distribuciones semejantes a una binomial negativa. Rollet (115) por su parte estima que las distribuciones espaciales de los árboles rara vez son poissonianas, fundamentación hecha en varios miles de parcelas sobre más de 200 especies con árboles de diámetro a la altura del pecho iguales o mayores a 10 cm, 20 cm y 40 cm con parcelas de 1/16, 1/8, 1/4 y una hectárea.

2.2.3 Caracterización de la organización vertical

De acuerdo a Bourgeron (9), las tres características siguientes de los bosques húmedos tropicales hacen el estudio de sus patrones verticales más importantes que en bosques de las zonas templadas: la alta diversidad de especies de cualquier tamaño, el impresionante número de individuos de cualquier estrato del bosque y la altura de los árboles dominantes.

2.2.3.1 Estratificación

Lamprecht (69) subraya que el bosque es una formación vegetal que ocupa en grado pronunciado tres dimensiones. Por lo tanto, hay que incluir en una investigación forestal-florística el estudio de la expansión vertical de la vegetación boscosa. Para este fin propone el análisis de la llamada "estructura sociológica" cuyo primer paso consiste en la definición de una estratificación vertical de estudio, como marco teórico para un mejor entendimiento de los patrones organizativos.

Respecto a la estructura biológica, existen opiniones muy diversas sobre la presencia, números y disposición de estratos en el bosque húmedo tropical.

Grubb et al. (50), Richards (109), Takeuchi (126), Webb (138) y Waytt-Smith (136) reconocen tres estratos arbóreos en los bosques tropicales. Los últimos autores incluyen además un estrato arbustivo. Por su parte Brunig (15), Klinge (64), Lamprecht