HETEROGENEIDAD ESTRUCTURAL DE UN BOSQUE DE TIERRA FIRME DE LA AMAZONIA COLOMBIANA Y SU RELACIÓN CON ALGUNAS VARIABLES AMBIENTALES

Luisa Fernanda Casas H[1], Flavio Humberto Moreno H[2], Álvaro Javier Duque M[2], Dairon Cárdenas L[3] y Kenneth Roy Cabrera[4].

[1] Ingeniera Forestal, Maestría en Bosques y Conservación Ambiental, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. A.A.1779, Medellín, Colombia. E-mail: lfcasas@unal.edu.co

[2] Profesor Departamento de Ciencias Forestales, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. A.A.1779, Medellín, Colombia. E-mail: fhmoreno@unal.edu.co, ajduque@unal.edu.co

[3] Director-Curador COAH. Instituto de investigaciones Amazónicas (SINCHI). E-mail: dcardenas@sinchi.org.com

[4] Profesor Escuela de Geociencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. A.A.1779, Medellín, Colombia. E-mail: krcabrer@unal.edu.co

RESUMEN

Se evaluó el efecto de la variación del ambiente y del espacio sobre la estructura del bosque a una escala local (10 ha) en el Parque Nacional Natural Amacayacu (Amazonia Colombiana). Para cumplir con este objetivo se examinó la estructura del bosque en tres categorías: estructura total (todos los árboles con DAP> 1 cm), estructura del dosel (árboles con DAP> 10 cm) y estructura del sotobosque (árboles con 1 cm ≤ DAP≤ 10 cm). La caracterización del componente ambiental se realizó mediante 11 variables edáficas, 5 variables lumínicas y tres variables topográficas; para evaluar el efecto causado por los disturbios naturales y otras variables ambientales no tenidas en cuenta se hallaron 182 variables espaciales por el método de matrices vecinas de coordenadas principales (PCNM en inglés). Con las variables estructurales y del ambiente se realizaron análisis geoestadísticos independientes para hallar el grado de autocorrelación espacial, y posteriormente con el objetivo de observar la relación de la estructura con los diferentes factores, se realizó un análisis de partición de la variación para cada grupo de datos estructurales (total, dosel y sotobosque). Entre los resultados principales se encontró: 1) Que las variables ambientales presentaron diferentes rangos de autocorrelación espacial,

los cuales pueden ser determinantes en los patrones espaciales de la estructura del bosque. 2) Que el espacio fue mejor predictor de la variabilidad de la estructura que el ambiente, lo cual sugiere que la variación de la estructura del bosque está parcialmente determinada por eventos históricos como los disturbios naturales.

PALABRAS CLAVE: Dosel; sotobosque; ambiente; dinámica, geoestadística; partición de la variación.

STRUCTURAL HETEROGENEITY ON TERRA FIRME AN FOREST OF COLOMBIAN AMAZONIA AND ITS RELATION TO SOME ENVIRONMENTAL VARIABLES

Luisa Fernanda Casas H[1], Flavio Humberto Moreno H[2], Álvaro Javier Duque M[2], Dairon Cárdenas L[3] y Kenneth Roy Cabrera[4].

[1] Ingeniera Forestal, Maestría en Bosques y Conservación Ambiental, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. A.A.1779, Medellín, Colombia. E-mail: lfcasas@unal.edu.co

[2] Profesor Departamento de Ciencias Forestales, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. A.A.1779, Medellín, Colombia. E-mail: fhmoreno@unal.edu.co, ajduque@unal.edu.co

[3] Director-Curador COAH. Instituto de investigaciones Amazónicas (SINCHI). E-mail: dcardenas@sinchi.org.com

[4] Profesor Escuela de Geociencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. A.A.1779, Medellín, Colombia. E-mail: krcabrer@unal.edu.co

ABSTRACT. We assessed the effect of the variation spatial and environmental on the forest structure at a local (intra-site) scale (10 ha) in the National Natural Park Amacayacu (Amazonia Colombian). To meet this objective we examined the structure of the forest in three categories: overall structure (all trees with DBH> 1 cm), canopy structure (trees with DBH> 10 cm) and understory structure (trees with 1 cm ≤ DBH ≤ 10 cm). The characterization of the environmental component was performed using 11 soil variables, 5 light availability variables and three topographic variables; to assess the effect caused by natural disturbances and other environmental variables not taken into account spatial variables 182 were found by the method of principal coordinates of neighbour matrices (PCNM). To find the degree of spatial autocorrelation independent geostatistical analysis was performed for structural and environmental variables, and later with the aim to observe the relationship of structure with different factors, we performed a partitioning analysis of variation for each set of structural data (total, canopy and understory). The main results found: 1) environmental variables had different ranges of spatial autocorrelation, which can be determinant in the spatial patterns of forest structure. 2) The space was a better predictor of the structure variability than the environment, which suggests that the variation in forest structure is partly determined by historical events such as natural disturbances.

Key words: Canopy, understory, environment, forest dynamics, geostatistics, variation partitioning.

HETEROGENEIDAD ESTRUCTURAL DE UN BOSQUE DE TIERRA FIRME DE LA AMAZONIA COLOMBIANA Y SU RELACIÓN CON ALGUNAS VARIABLES AMBIENTALES

Luisa Fernanda Casas Herrera

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

SEDE MEDELLÍN

FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS

POSGRADO BOSQUES Y CONSERVACIÓN AMBIENTAL

Noviembre – 2010

HETEROGENEIDAD ESTRUCTURAL DE UN BOSQUE DE TIERRA FIRME DE LA AMAZONIA COLOMBIANA Y SU RELACIÓN CON ALGUNAS VARIABLES AMBIENTALES

Luisa Fernanda Casas Herrera

Tesis de Grado presentada como
requerimiento parcial para optar al título de
Magister en Bosques y Conservación Ambiental

DIRECTOR
Flavio Humberto Moreno Hurtado
Ingeniero Forestal, Ph.D.
Departamento de Ciencias Forestales

ASESOR
Álvaro Javier Duque Montoya
Ingeniero Forestal, Ph.D.
Departamento de Ciencias Forestales

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

SEDE MEDELLÍN

FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS

POSGRADO BOSQUES Y CONSERVACIÓN AMBIENTAL

Noviembre – 2010

CONTENIDO

RESUMEN 10

INTRODUCCIÓN 11

MATERIALES Y MÉTODOS 14

ÁREA DE ESTUDIO 14

VARIABLES ESTRUCTURALES 16

VARIABLES AMBIENTALES 17

ANÁLISIS DE LA INFORMACIÓN 19
- Variación de la estructura y del ambiente 19
- Autocorrelación espacial de las variables estructurales y ambientales 20
- Partición de la variación de la estructura del bosque 23

VARIABLES ESPACIALES 25

RESULTADOS 27

VARIACIÓN DE LA ESTRUCTURA Y DEL AMBIENTE 27

ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES DE LA ESTRUCTURA DEL SOTOBOSQUE Y DEL DOSEL 29

ANÁLISIS ESPACIAL DE LAS VARIABLES ESTRUCTURALES Y AMBIENTALES 31
- Análisis espacial de la estructura del Bosque 31
- Análisis espacial de las variables ambientales 37

PARTICIÓN DE LA VARIACIÓN 41

DISCUSIÓN 45

AUTOCORRELACIÓN ESPACIAL DE LAS VARIABLES ESTRUCTURALES Y AMBIENTALES. 45
- Estructura del Bosque 45
- El Ambiente 46

PARTICIÓN DE LA VARIACIÓN DE LA ESTRUCTURA FORESTAL 48
- Fracción espacial 48
- Fracción Ambiental 50

AGRADECIMIENTOS 53

BIBLIOGRAFÍA 54

LISTADO DE FIGURAS

Figura 1. Localización del área de estudio dentro del PNNA. 14

Figura 2. Área y puntos de muestreo en la parcela 16

Figura 3. Semivariograma empírico y parámetros 22

Figura 4. Coordenada principal 1 y 102 27

Figura 5. Semivariogramas empíricos, envolturas de residuales, modelo teórico Matérn y semivariogramas direccionales para los componentes principales del sotobosque 32

Figura 6. Predicción espacial de los componentes principales del sotobosque 34

Figura 7. Dispersión de puntos y semivariogramas direccionales para los componentes principales del dosel 35

Figura 8. Semivariogramas empíricos, envolturas de residuales, modelos teóricos Matérn y semivariograma direccional para los componentes principales del dosel 36

Figura 9. Semivariogramas empíricos, envolturas de residuales y modelos teóricos Matérn para las variables topográficas. 38

Figura 10. Semivariogramas empíricos, envolturas de residuales y modelos teóricos Matérn para las variables edáficas y lumínicas. 39

Figura 11. Predicción espacial de algunas variables ecológicas con autocorrelación espacial. 41

Figura 12. Partición de la variación de la Estructura 44

LISTADO DE TABLAS

Tabla 1. Estadística descriptiva de las variables estructurales del bosque..... 28

Tabla 2. Estadística descriptiva de las variables ambientales..... 30

Tabla 3. Análisis de componentes principales para la estructura 31

Tabla 4. Parámetros de estimación del modelo teórico Matérn..... 33

Tabla 5. Selección *forward* variables ambientales..... 42

Tabla 6. Selección *forward* variables espaciales (PCNM)..... 43

RESUMEN

Se evaluó el efecto de la variación del ambiente y del espacio sobre la estructura del bosque a una escala local (10 ha) en el Parque Nacional Natural Amacayacu (Amazonia Colombiana). Para cumplir con este objetivo se examinó la estructura del bosque en tres categorías: estructura total (todos los árboles con DAP> 1 cm), estructura del dosel (árboles con DAP> 10 cm) y estructura del sotobosque (árboles con 1 cm ≤ DAP≤ 10 cm). La caracterización del componente ambiental se realizó mediante 11 variables edáficas, 5 variables lumínicas y tres variables topográficas; para evaluar el efecto causado por los disturbios naturales y otras variables ambientales no tenidas en cuenta se hallaron 182 variables espaciales por el método de matrices vecinas de coordenadas principales (PCNM en inglés). Con las variables estructurales y del ambiente se realizaron análisis geoestadísticos independientes para hallar el grado de autocorrelación espacial, y posteriormente con el objetivo de observar la relación de la estructura con los diferentes factores, se realizó un análisis de partición de la variación para cada grupo de datos estructurales (total, dosel y sotobosque). Entre los resultados principales se encontró: 1) Que las variables ambientales presentaron diferentes rangos de autocorrelación espacial, los cuales pueden ser determinantes en los patrones espaciales de la estructura del bosque. 2) Que el espacio fue mejor predictor de la variabilidad de la estructura que el ambiente, lo cual sugiere que la variación de la estructura del bosque está parcialmente determinada por eventos históricos como los disturbios naturales.

PALABRAS CLAVE: Dosel; sotobosque; ambiente; dinámica, geoestadística; partición de la variación.

INTRODUCCIÓN

La estructura de las comunidades naturales de plantas es el resultado de diferentes factores cuya interacción a menudo resulta en un efecto superpuesto en el espacio (Borcard *et al*. 1992). Estos factores incluyen variables ambientales, disturbios de varias clases y escalas, y procesos biológicos característicos de cada comunidad vegetal como el reclutamiento, la competencia y la mortalidad de individuos, entre otros.

Entre los factores ambientales que se han usado para explicar las diferencias estructurales de los bosques a grandes escalas geográficas, están principalmente los tipos de suelo y su contenido de nutrientes, el clima, la posición topográfica y la luz ambiental (Clark and Clark 2000, Laurance *et al*. 1999, Kapos *et al*. 1990, Holdridge 1979, Austin *et al*. 1996, Denslow 1995). La heterogeneidad espacial del medio físico y los recursos, como la luz y los nutrientes del suelo influencian además la aparición de autocorrelación espacial en las poblaciones y comunidades de árboles. La autocorrelación es una propiedad estadística muy general de las variables ecológicas que ocurre a través de espacios geográficos en distintas escalas espaciales, desde micrómetros hasta continentes y aún mayores; la forma más común de observarla es a través de parches y gradientes (Borcard *et al*. 1992).

Por otra parte, hoy se reconoce que los disturbios naturales también juegan un rol muy importante en la heterogeneidad ambiental y estructural de los bosques naturales, y que ocurren en una amplia variedad de escalas espaciales y temporales (Hartshorn 1980; Whitmore 1998). Pequeños disturbios, tales como la caída de ramas de árboles, producen pequeñas aberturas del dosel que eventualmente se cierran debido a la extensión lateral de la vegetación adyacente y al crecimiento de nuevos árboles del dosel; disturbios de mayor tamaño e intensidad como la caída de árboles desencadenan la dinámica de claros en los bosques. En consecuencia, la dinámica de claros probablemente produce estructura espacial en escalas espaciales relativamente finas, mientras que las variaciones edáficas y topográficas, que dependen de la geomorfología y geología subyacente, pueden producir estructura espacial en diferentes escalas espaciales (Jones *et al*. 2008).

Así mismo, la estructura del bosque en sitios que han sufrido disturbios a gran escala, tales como huracanes, talas o incendios, difiere de aquella donde ocurren disturbios de

escala pequeña. De esta manera, el régimen de disturbio da lugar a un mosaico de fases de regeneración o estados sucesionales con diferentes características estructurales y florísticas que representan parches de bosque de diferentes tamaños y edades (Martínez-Ramos et al.1988, Valverde et al. 1997).

Este mosaico cambiante de parches provee un modelo general útil para entender cómo algunos procesos determinan la heterogeneidad estructural de los bosques. Tal modelo se puede evaluar a través de las variables estructurales del bosque, entre ellas, la distribución diamétrica y de alturas, la diversidad, el área basal, etc. En efecto, cuando los disturbios crean claros de suficiente tamaño se presenta un pulso de reclutamiento en masa de plántulas; luego, cuando la población ha llegado a un estado maduro, predominan los procesos competitivos hasta que es eventualmente destruida por nuevos disturbios, para comenzar el ciclo una vez más (Coomes and Allen 2007).

Por último, la distribución espacial de la estructura del bosque está relacionada con otros factores bióticos, que suponen interacciones complejas entre miembros de la comunidad tales como depredación, herviboría, parasitismo, simbiosis, etc. Las consecuencias de tales interacciones pueden ser positivas ó negativas a distintas escalas de agregación, tanto a nivel genético como de individuo, de población y de comunidad. Así, estas interacciones desempeñan un papel decisivo en el funcionamiento de cualquier ecosistema natural, ya que contribuyen a regular la dinámica y distribución de las poblaciones de plantas y a facilitar los procesos de sucesión (Gilbert 2002).

Los investigadores se han percatado de que los procesos ecológicos ocurren a escalas definidas, pero unos y otras pueden no ser evidentes, pues ello depende de la estrategia de muestreo, tamaño y extensión del estudio y de las herramientas estadísticas usadas para analizar los datos (Borcard and Legendre 2002). Puesto que la mayoría de los procesos ecológicos son generadores de estructura (Legendre and Fortin 1989, Legendre, 1993), el análisis de las estructuras espaciales resultantes puede proporcionar importantes claves sobre los procesos subyacentes (Borcard and Legendre 1994). Si bien muchos autores han estudiado la diversidad de los bosques tropicales, su distribución espacial y en qué medida los patrones de diversidad a escala local están regulados por los factores ambientales o por la dinámica intrínseca de la comunidad (Tuomisto *et al*. 1995, Ter Steege *et al*. 1993; Tuomisto and Ruokolainen 1993; Clark *et al*. 1998), otros aspectos de la estructura de las comunidades de plantas han recibido menor atención. En particular, muy pocos estudios a escala local se han ocupado de evaluar la

heterogeneidad estructural de los bosques, diferente a la diversidad, y su relación con los mismos factores. En tales estudios se ha encontrado que la variación del número de individuos y el área basal tiene relación con factores ambientales como la topografía (He *et al*. 1996, Valencia *et al*. 2004). Sin embargo, en estos se excluye la evaluación de la relación con otras fuentes de explicación de la varianza, como por ejemplo, la fertilidad de los suelos y los disturbios naturales.

La presente investigación busca evaluar la asociación entre la estructura a escala local y algunos factores ambientales (variables topográficas, lumínicas y edáficas) y espaciales en una parcela de 10 has de bosque de tierra firme en la Amazonia Colombiana. En consonancia con este objetivo, nos proponemos responder las siguientes dos preguntas de investigación: (1) ¿Son las variables ambientales y estructurales regionalizadas a la escala de trabajo? (2) En qué proporción la variación de la estructura del bosque está relacionada con los factores ambientales, espaciales ó ambos? En concordancia con los planteamientos propuestos, nuestras predicciones son: (1) algunas variables ambientales y de la estructura del bosque presentan autocorrelación espacial; y (2) la variación de la estructura del bosque está relacionada parcialmente con factores ambientales (topografía, luz y fertilidad), espaciales (disturbio) y del ambiente espacialmente estructurado.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio está localizada en el Parque Nacional Natural Amacayacu (PNNA), el cual hace parte del sistema de áreas protegidas de Colombia (Rudas and Prieto 2005). El parque está ubicado en el extremo sur del departamento del Amazonas, en el denominado trapecio amazónico, en jurisdicción de los municipios de Leticia y Puerto Nariño (Figura 1). Geográficamente está ubicado a 3°49' de latitud sur y 70°19' de longitud oeste, a una altitud promedia de 82 m.s.n.m. La temperatura media anual es de 25.9ºC; el régimen de lluvias es unimodal, con una precipitación promedia anual de 3023 mm; el período de menor precipitación se extiende entre Junio y Octubre y el más lluvioso entre Noviembre y Mayo (Chamorro 1989, Amaya *et al*. 2001). La zona de vida según la clasificación de Holdridge (1979) es Bosque Húmedo Tropical (bh-T).

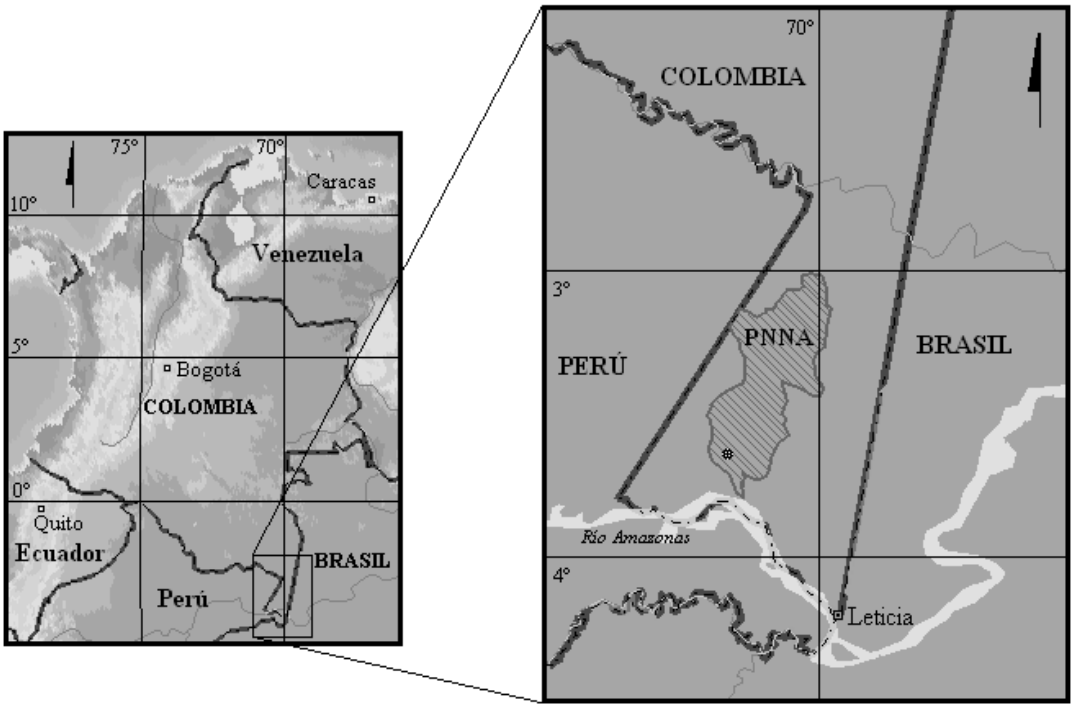

Figura 1. Localización del área de estudio dentro del PNNA en el trapecio amazónico colombiano al sur del país. El punto dentro de la línea que bordea el parque corresponde a la ubicación de la parcela.

Entre las principales unidades geológicas del parque se encuentran los sedimentos de la planicie del Terciario inferior, sedimentos plio-pleistocénicos y aluviones recientes del Cuaternario con arenas de origen eólico y terrazas fluviales. El área de estudio se encuentra dentro de la planicie del Terciario inferior; específicamente en la denominada formación Pebas, la cual está integrada por arcillas de tipo caolinítico de origen marino ó lacustre de agua salobre (Huguett *et al.* 1979 citado por Rudas and Prieto 1998). Los suelos en general, se caracterizan por tener buena capacidad de retención de agua y un nivel de fertilidad muy bajo en la fase mineral: alto grado de acidez, saturación de bases muy pobre, contenido de calcio, magnesio y potasio intercambiables muy bajo, marcada pobreza de fósforo aprovechable y altos contenidos de aluminio de cambio (Chamorro 1989). Según el IGAC (2000) (citado por Castro 2003), el tipo de suelo más predominante en esta zona es el Oxisol (*Hapludox* y *Haploperox*).

El PNNA presenta sistemas selváticos en la planicie aluvial inundable, bosques de tierra firme y algunas zonas pantanosas (Rudas and Prieto 1998). El estudio se realizó en las primeras 10 ha de una parcela permanente de 25 ha establecida en un bosque primario de tierra firme bien conservado; en ninguna época del año el área de 10 ha se inunda. Predominan especies de las familias Lecythidaceae, Myristicaceae, Arecaceae y Moraceae (Barreto 2009). Cada hectárea presenta una longitud de 20 m de ancho en sentido este – oeste y 500 m de largo en sentido norte-sur y consta de 25 subparcelas de 20*20 m, dentro de las cuales se estableció una grilla de estacas cada 5 m y se delimitaron cuatro subparcelas de 10*10 m (Figura 2).

Las unidades muestrales del presente estudio correspondieron a subparcelas de 10*10 m tomados en el centro de cada subparcela de 20*20 m. La escogencia de este tamaño y localización de las unidades muestrales surge del objetivo general de este estudio, cual es explicar la variabilidad de la estructura en función del ambiente-espacio. Para caracterizar el ambiente lumínico se tomaron fotografías hemisféricas en el centro de cada subparcela de 20*20 m, las cuales solo representan un área aproximada de 100 m^2. De este modo, para esta investigación, se cuenta con un total de 250 unidades muestrales de 10*10m.

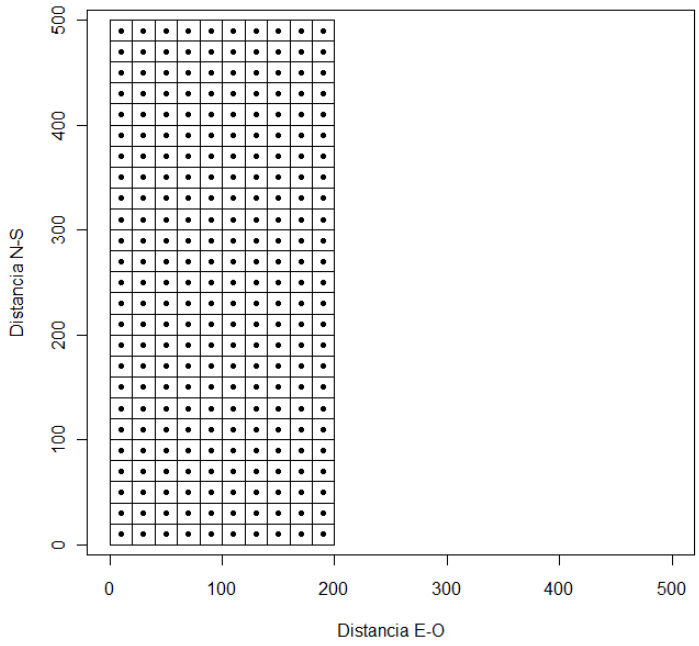

Figura 2. Área y puntos de muestreo en la parcela ubicada en el Parque Nacional Natural Amacayacu.

VARIABLES ESTRUCTURALES

En cada unidad muestral de 10*10 m se midió el diámetro a la altura de pecho (DAP) de los árboles, helechos arbóreos y palmas mayores a 1 cm, con calibrador, forcípula ó cinta métrica, de acuerdo al tamaño del diámetro de los individuos y las posibilidades de medición. Cada individuo medido se marcó con una placa que identifica la respectiva hectárea en el que se encuentra y se ubicó en formularios de mapeo según la metodología propuesta por Condit (1998). Adicionalmente, se tomó la respectiva muestra botánica a cada individuo con DAP> 10 cm y de especie diferente, siguiendo las técnicas estándar de procesamiento de material vegetal para un herbario. Se colectaron 4116 muestras botánicas que fueron identificadas hasta especie y sirvieron para homologar al resto de individuos. La determinación taxonómica de los ejemplares se realizó en el Herbario Amazónico Colombiano (COAH), tomando como base el sistema filogenético propuesto por Cronquist (1981).

Para caracterizar estructuralmente el bosque, el número total de individuos de cada unidad muestral se dividió en dos clases diamétricas, árboles con 1 cm < DAP≤ 10 cm, denominados de aquí en adelante individuos del sotobosque y árboles con DAP> 10 cm, denominados individuos del dosel. A partir de estas medidas se obtuvieron parámetros estructurales de ocupación del sitio como número total de individuos, número de individuos del sotobosque, número de individuos del dosel, área basal total, calculada como la sumatoria del área basal de todos los individuos por subparcela (el área basal de un individuo es $G = \pi * DAP^2/4$), área basal de los individuos del sotobosque, área basal de los individuos del dosel, diámetro promedio cuadrático ($Dq = \sqrt{(1/n * \sum DAP^2)}$) para las dos clases diamétricas y riqueza florística de individuos del dosel hallada como número de especies por unidad muestral.

VARIABLES AMBIENTALES

En cada subparcela de 10*10 m se tomaron tres muestras de suelo a 10 cm de profundidad del primer horizonte mineral. Estas muestras individuales se tomaron cada cinco metros por la línea central en dirección N-S y se mezclaron para finalmente formar una muestra compuesta que fuera representativa de cada unidad muestral. Los análisis de las propiedades físico-químicas se determinaron en el Laboratorio de Ecología “Cesar Pérez Figueroa” del Departamento de Ciencias Forestales de la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín; se determinó el contenido de Ca, Mg y K por absorción atómica, el porcentaje de materia orgánica (MO) con la prueba de Walkley & Black, el contenido de P mediante emisión de UV-VIS con espectrofotómetro, el pH con el método potenciométrico de suelo y la textura por el método de Bouyoucos para obtener el porcentaje de arena, limo y arcilla (A, L y Ar, respectivamente) (Carter and Gregorich 2007).

Adicionalmente, definimos para cada subparcela de 10*10 m tres variables topográficas; elevación, pendiente y convexidad, usando los datos de distancia vertical medidas cada cinco metros. Se inició con una altitud de 105,5 m en el punto de amarre (0,0) de la parcela para hallar las elevaciones restantes con base en la distancia vertical; la elevación de cada cuadrante de 10*10 m se halló como la elevación media de todos los puntos contenidos en cada unidad muestral (9 puntos en total). Para encontrar la pendiente

media se construyó un modelo de elevación digital del terreno con base en las elevaciones registradas cada cinco metros por medio del programa *ArcGIS* 9.2 (Environmental System Research Institute, Inc., Redlands, California, United States). A partir de este modelo se hizo un mapa de pendiente aplicando la función *slope*, la cual calcula el desnivel entre cada celda y las 8 más próximas. La pendiente se calcula como la máxima tasa de cambio de la elevación por unidad de distancia; cada celda (pixel) del mapa resultante tiene asociado un valor de pendiente en grados. La inclinación de cada subparcela de 10 *10 m se halló como la inclinación media ponderada por el área compuesta de los pixeles con igual inclinación dentro de la misma subparcela. Finalmente, la convexidad para cada unidad muestral se definió como la elevación de cada subparcela de 10*10 m menos la elevación promedia de las ocho subparcelas circundantes. Para las subparcelas ubicadas en el borde, la convexidad se definió como la elevación del punto central menos la elevación media de las cuatro esquinas (Valencia *et al.* 2004).

En el centro de cada unidad muestral (10*10m) se tomó una fotografía hemisférica del dosel con un lente “ojo de pescado” (180° de vista angular), instalado en una cámara digital Colpix 8400 (Nikon). La cámara se fijó sobre un monópodo a un metro por encima del piso del bosque, donde se niveló y se orientó hacia el verdadero Norte por medio de una brújula incorporada en el marco del lente. Las fotografías se tomaron bajo condiciones de cielo nublado ó al amanecer para evitar regiones sobre-expuestas y reducir el reflejo de la luz sobre las hojas, las cuales pueden ser interpretadas como aberturas del dosel por los programas de procesamiento de imágenes.

Las fotografías hemisféricas se clasificaron con el software SideLook 1.1 (Copyright © M. Nobis 2005, University of Technology, Darmstadt, Germany and Swiss Federal Institute of Technology, Zurich, Switzerland). Este procedimiento consistió en convertir cada fotografía hemisférica a color en una imagen binaria o mapa de bits en blanco y negro, que representa cuáles puntos del dosel están ocupados o vacíos, lo que permite distinguir los componentes de la vegetación y el cielo (Jonckheere *et al*. 2005).

Posteriormente, las fotografías clasificadas se analizaron con el software HemiView 2.1 (Delta- T Devices, Cambridge, Universidad de Kansas) para obtener las siguientes variables lumínicas: índice de área de la planta (IAP), apertura del dosel (AD), factor de sitio directo (DSF), factor de sitio indirecto (ISF) y factor de sitio global (GSF). El índice de área de la planta se define como la mitad del área total de los elementos del dosel por

unidad de superficie de suelo; la apertura del dosel se refiere a la cantidad total de aperturas, y es la fracción ó porcentaje de cielo visible a través del hemisferio. Los factores de sitio son índices de la proporción de radiación que llega a un sitio determinado y sus valores se presentan en un rango de 0 a 1. Se obtienen valores de 0 para sitios en el bosque donde el cielo está completamente obstruido y 1 en sitios totalmente abiertos. El ISF representa la proporción de radiación solar difusa que llega a una localización dada, mientras que el DSF representa la proporción de radiación solar directa en comparación a un sitio completamente abierto. El GSF es la suma de ISF y DSF (HemiView User Manual Versión 2.1).

ANÁLISIS DE LA INFORMACIÓN

Variación de la estructura y del ambiente

En primer lugar, con el objetivo de describir la variabilidad de los datos, se calcularon la media, la desviación estándar y el coeficiente de variación de cada variable. Posteriormente, se examinaron el grupo de variables estructurales y ambientales para observar si cumplían con el supuesto fundamental subyacente requerido para el análisis multivariante: "la normalidad". Tanto los métodos estadísticos univariantes como los multivariantes se basan en el supuesto de normalidad univariante; por lo tanto, una situación en la que todas las variables exhiben normalidad univariante ayudará a obtener normalidad multivariante (Hair *et al*. 1999). Para verificar este supuesto, se evaluó con el programa STATGRAPHICS© Centurion (Versión 15.1) cada una de las variables por medio de histogramas de frecuencia y la prueba de Kolmogorov-Smirnov. Las variables que no fueron normales se transformaron utilizando funciones *boxcox*, logarítmicas y arcsen (√x). Esta última transformación se utilizó únicamente para las variables lumínicas, las cuales están medidas en una escala proporcional (Hair *et al*. 1999, Griffith *et al*. 2001).

Autocorrelación espacial de las variables estructurales y ambientales

Se utilizaron técnicas geoestadísticas para detectar el grado de regionalización de las variables estructurales y ambientales. El análisis de la variación espacial de la estructura del bosque, se realizó con base en los componentes principales del sotobosque y del dosel. El uso de los componentes principales en este análisis en lugar de las variables independientes busca mantener la coherencia con el método de la partición de la varianza descrito adelante, pues este análisis se basa en el conjunto de datos para cada categoría estructural, y no en cada variable de manera independiente. Por su parte, el análisis geoestadístico del ambiente no se realizó para todas las variables muestreadas sino solamente para aquellas variables ambientales que fueron significativas a la estructura del bosque con base en los resultados de la selección *forward* que se describe más adelante bajo el título "Partición de la variación de la estructura del bosque".

Inicialmente, se realizaron análisis exploratorios espaciales y se ajustaron modelos teóricos a los semivariogramas empíricos para cada una de las variables. Finalmente, para aquellas variables con estructura espacial se realizaron mapas de contorno a través del método de interpolación conocido como *Krigging* (Gallardo 2006). Todos los análisis geoestadísticos se realizaron con el programa R-language (R Development Core Team 2006) por medio de los paquetes estadísticos *geoR* y *sp*.

En los análisis exploratorios se observó el comportamiento de cada variable en función de sus coordenadas geográficas X (N-S) y Y (E-O). Para realizar este análisis, se suele recurrir a ciertos tipos de gráficos, como por ejemplo, la partición de valores por cuartiles y su asociación en el espacio geográfico; y la tendencia espacial de cada una de las variables en función de las coordenadas geográficas. Posteriormente se hallaron los semivariogramas empíricos de las variables y se evaluó la anisotropía de las variables; una variable con comportamiento anisotrópico presenta diferente variación espacial en distintas direcciones (por ejemplo, 0°, 45°, 90° y 135°).

Para hallar el semivariograma empírico se debe tener en cuenta la naturaleza ó forma común del modelo espacial, el cual es una función aleatoria que se descompone en una estructura media determinística ($\mu(\mathbf{s})$) y un proceso estocástico espacial ($W(\mathbf{s}) + \eta(\mathbf{s}) + e(\mathbf{s})$, Ecuación 1). Esta descomposición es similar al desglose por fuentes de variabilidad

cuando se realizan análisis de varianza, donde es imposible separar los componentes para una aplicación particular (Schabenberger and Pierce, 2002). El modelo espacial ó semivariograma empírico está determinado por los siguientes componentes:

$$Z(\mathbf{s}) = \mu(\mathbf{s}) + W(\mathbf{s}) + \eta(\mathbf{s}) + e(\mathbf{s}) \qquad (1)$$

Donde:

Z (**s**): modelo espacial de una variable aleatoria.

μ (**s**): Representa la variación a escala grande; y se expresa a través de una media determinística, la cual puede ser constante ó presentar variación lineal (función de primer orden) ó cuadrática (función de segundo orden) a través del espacio.

W(**s**): Es la variación a escala pequeña y es un proceso estacionario; este componente lo representan los parámetros de un semivariograma (rango (Ao) y *Sill*) (Figura 3). La estacionariedad es un supuesto de la estadística espacial, según el cual la media y varianza son iguales para todo punto del área de estudio (Fortin and Dale 2006). El rango es la distancia a partir de la cual la semivarianza deja de aumentar e indica el tamaño de grano o mancha que presenta la variable; es decir, por encima de este valor las muestras son espacialmente independientes unas de otras. La máxima semivarianza encontrada entre pares de puntos se conoce como *Sill* y coincide con la varianza de la población.

η(**s**): Se denomina *nugget* ó variación a microescala. Representa la varianza no explicada por el modelo y se calcula como la intercepción con el eje Y (Figura 3). La varianza no explicada por el modelo se debe a la falta de muestreos a distancias menores que la distancia mínima entre muestras.

*e(**s**):* este componente representa el ruido producido por el error de medición de una variable.

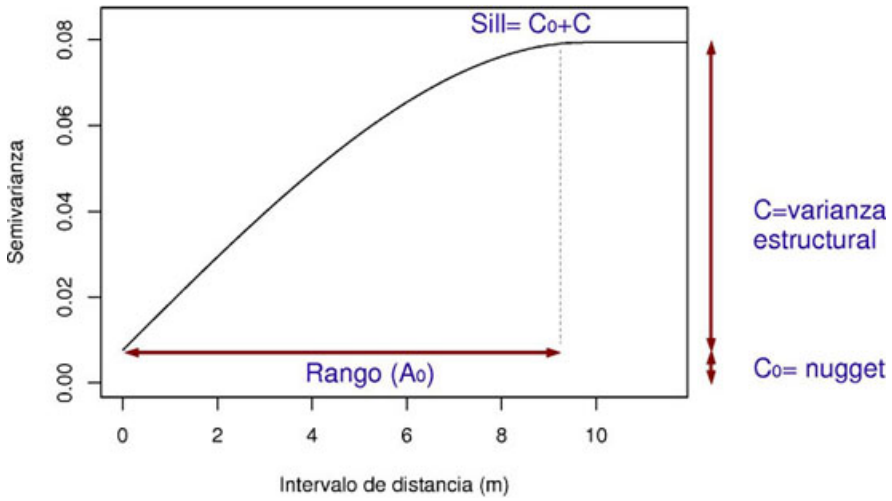

Figura 3. Semivariograma empírico y parámetros. Fuente Gallardo 2006.

Debido a que no es posible separar los componentes para una aplicación particular, se pueden obtener dos tipos de modelos que se derivan del anterior:

$$Z(s) = \boldsymbol{(\mu(s) + W(s) + \eta(s))} + e(s). \qquad (1a)$$

Este modelo se denomina señal y no asume estructura espacial de los residuales (error). Toda la estructura espacial está contenida en el componente agrupado entre paréntesis.

$$Z(s) = \mu(s) + \boldsymbol{(W(s) + \eta(s) + e(s))}. \qquad (1b)$$

Este modelo se denomina media, ya que se extrae la tendencia de los datos ($\mu(s)$) y se observa si los residuales contenidos en el resto de la ecuación presentan estructura espacial. Por esta razón, es común que también los denominen semivariogramas empíricos de residuales.

A partir del modelo de media (ecuación 1b) se halló la envoltura de los semivariogramas empíricos calculados desde permutaciones aleatorias de los residuales (simulación de Montecarlo). La envoltura del semivariograma empírico de residuales es un análisis exploratorio geoestadístico dentro de la cual no existe autocorrelación espacial. Este análisis sirve para verificar si existe verdadera estructura espacial en una variable que parece mostrar poco aumento de la semivarianza en función de la distancia. Existe verdadera autocorrelación espacial si algún punto de la gráfica del semivariograma

residual está por fuera de la gráfica de la envoltura ó si algunos puntos en las distancias más cortas del semivariograma residual se interceptan con ésta (Diggle and Ribeiro 2007). Por el contrario, si la gráfica del semivariograma se encuentra dentro de los limites de la envoltura, significa que los valores de la variable son independientes, y por lo tanto, la estructura inicial es aleatoria entre todas las simulaciones de variogramas realizados. Es importante recordar que un punto en el semivariograma representa la semivarianza promedia de muchos puntos que están a la misma distancia, y si solo un punto está por fuera de la envoltura, se rechaza la hipótesis nula del análisis exploratorio geoestadístico (Ho = no existe estructura espacial).

Finalmente, por medio del método de máxima verosimilitud se ajustó el modelo teórico *Matérn* a los semivariogramas empíricos de cada una de las variables; este modelo es especial porque abarca una familia de funciones de covarianza que están representadas por el valor del parámetro Kappa (K). Por ejemplo, con un valor de K= 0.5 la función de correlación *Matérn* se reduce a la familia exponencial y con un valor de K= 1 la función se reduce a la familia *gaussiana* (Diggle and Ribeiro 2007). La escogencia del mejor modelo entre todos los modelos evaluados, se realiza con base en el coeficiente de *Akaike* (AIC, Akaike 1977); este coeficiente representa la entropía de un modelo teórico: mientras menor sea el valor de AIC menor será su entropía, y por tanto, mejor es su capacidad para representar el semivariograma empírico. En consecuencia, el mejor modelo es el que presenta el menor valor de AIC. El modelo de Matérn estima los parámetros estadísticos espaciales que se explicaron anteriormente (tendencia, rango, *sill* y *nugget*). Adicionalmente, si la variable es anisotrópica estima el ángulo (PsiA) para el cual existe el mayor rango de autocorrelación espacial.

Partición de la variación de la estructura del bosque

Aunque las comunidades de plantas y los factores ambientales frecuentemente presentan estructura espacial, la partición de la variación no está entre los métodos estadísticos de uso común para estudiar la variabilidad de la estructura del bosque en función de algunas variables explicativas; los métodos de ordenación han sido usados por los investigadores para analizar principalmente la variabilidad florística en diferentes escalas espaciales. Muchos de los métodos estadísticos estándar usados para evaluar las comunidades de plantas parten del supuesto de que los árboles se distribuyen independientemente unos

de otros, lo cual posiblemente no se cumple cuando se estudia la variabilidad de la estructura forestal en un área boscosa con base en unidades muestrales continuas. Por el contrario, cuando las parcelas son ampliamente espaciadas a través de un rango de hábitat, la autocorrelación espacial podría ser débil o ausente entre unidades muestrales, en cuyo caso se podrían utilizar los métodos estadísticos que asumen independencia de los datos (Harms *et al*. 2001). Por ello, además de su utilidad para comprender la ecología del bosque, el estudio de la estructura espacial de estas variables es importante porque evita los sesgos en las estimaciones derivados del supuesto de independencia. Los métodos de ordenación podrían ser una herramienta útil para entender la variación de la estructura del bosque a escala local que se busca en la presente investigación.

Con el objetivo de seleccionar las variables que contribuyen de manera significativa a la explicación de la variación de la estructura total, estructura del dosel y estructura del sotobosque (P≤ 0,05 después de 999 permutaciones aleatorias), se realizaron varios análisis de selección *forward* para cada uno de los dos grupos de variables explicatorias "ambientales y espaciales" de acuerdo a la metodología utilizada por Blanchet *et al*. (2007). Este análisis se realizó con el programa R-language (R Development Core Team 2006) con la función *forward.sel* disponible en el paquete *Packfor*. Solo las variables que fueron estadísticamente significativas fueron utilizadas en los análisis posteriores.

Borcard *et al*. (1992) propusieron un método para evaluar en qué medida diferentes factores controlan los patrones espaciales de las variables ecológicas dependientes. En nuestro caso, por medio de este método la variación total del grupo de variables de la estructura del bosque se descompuso en 4 fracciones. La primera fracción corresponde al puro ambiente, y es aquella en la cual la estructura del bosque puede ser explicada por el grupo de variables ambientales, independientemente de alguna estructura espacial. La segunda fracción se refiere a aquella variación de la estructura del bosque que es explicada por el ambiente espacialmente estructurado. La tercera fracción indica la variación de la estructura explicada por el espacio, y por tanto, refleja los patrones espaciales de las variables estructurales. Esta fracción puede representar las variables ambientales con estructura espacial que no fueron tenidas en cuenta, procesos bióticos en la comunidad ó la dinámica de disturbios. Finalmente, la cuarta fracción es la indeterminada y se refiere a la variación de la estructura del bosque que no es explicada por las variables espaciales y ambientales evaluadas (Legendre 1993, Borcard *et al*. 1992).

Con base en esta metodología se realizó un análisis de partición de la variación (Borcard *et al.* 1992) para cada grupo de datos estructurales del bosque (total, dosel y sotobosque), con el objetivo de cuantificar el porcentaje de su variación que es explicado por el grupo de variables ambientales y espaciales significativas según la selección *forward*. Para obtener la partición de la variación se realizaron varios análisis de gradiente directo, los cuales combinan aspectos de ordenación y regresión para detectar los patrones de variación de un grupo de variables dependientes en función de un grupo de variables explicatorias (ter Braak 1995). Puesto que las variables de comunidad exhiben respuestas lineales a los gradientes ambientales (Griffith *et al*. 2001), se escogió el análisis de redundancia canónica (ADR) restringido y parcial por medio del programa CANOCO para cada categoría de estructura del bosque (ter Braak and Smilauer 2002). Mediante este análisis se midió la cantidad de variación explicada (suma de todos los valores propios canónicos) por el grupo de variables ambientales, por el grupo de variables espaciales, por el grupo de variables ambientales controlando el efecto espacial y por el grupo de variables espaciales controlando el efecto ambiental. Todas las variables fueron estandarizadas con el algoritmo incorporado en CANOCO para este análisis.

Finalmente, con la suma de los valores propios de los ejes canónicos se calculó el porcentaje de explicación debida solo al ambiente, el porcentaje de explicación debida solo al espacio, la fracción ambiental espacialmente estructurada y la fracción indeterminada (Borcard *et al.* 1992). La significancia de los ejes canónicos se evaluó por medio del test de permutación de Montecarlo, con 999 permutaciones bajo el modelo reducido. Mayores detalles sobre este método aparecen descritos en Borcard *et al.* (1992).

VARIABLES ESPACIALES

Si bien el método anterior permite estimar la variabilidad puramente espacial de la estructura del bosque, no brinda información sobre la escala de tal variación espacial. Para caracterizar el espacio en mayor detalle se usó el método de análisis conocido como “Coordenadas Principales de Matrices Vecinas” (PCNM en inglés) (la descripción detallada del método aparece en Borcard and Legendre 2002). Este método crea un conjunto de variables explicatorias constituidas por ondas ortogonales, cuyos valores

representan rangos a través de todas las escalas posibles en el espacio muestreado; es decir, desde escalas muy finas hasta escalas muy amplias (Jones *et al*. 2008). Cuando el diseño de muestreo es un transecto lineal con puntos equidistantes, las variables espaciales están representadas por una serie de sinuosidades con períodos decrecientes; bajo otro diseño de muestreo, el número y forma de las variables PCNM podrían diferir.

En esencia, para hallar las variables espaciales siguiendo la metodología propuesta por Borcard and Legendre (2002), se construyó una matriz truncada de distancias euclidianas entre todos los cuadrantes de 10*10 m presentes en las 10 ha, la cual se modificó con base en un umbral apropiado según las recomendaciones de los autores. Luego se realizó el análisis de coordenadas principales de la matriz de distancias euclidianas modificada. Esto se hizo mediante el paquete PCNM del programa R-language (R Development Core Team 2006). De este análisis sólo se utilizan las coordenadas principales ó vectores propios que presentan valores propios positivos, ya que estos están representando el componente euclidiano de la matriz inicial de distancias. Un total de 182 PCNM fueron generadas para esta investigación. El número y posición de un PCNM refleja una escala espacial determinada; así, las primeras variables representan escalas muy gruesas y las últimas representan las escalas más finas de un área estudiada (Figura 4). Una vez halladas las PCNM, el paso siguiente fue identificar las coordenadas principales significativas para cada categoría de estructura del bosque. Ello se logró mediante el método de análisis de selección *forward*, ya explicado en el capítulo anterior titulado “Partición de la variación de la estructura del bosque”.

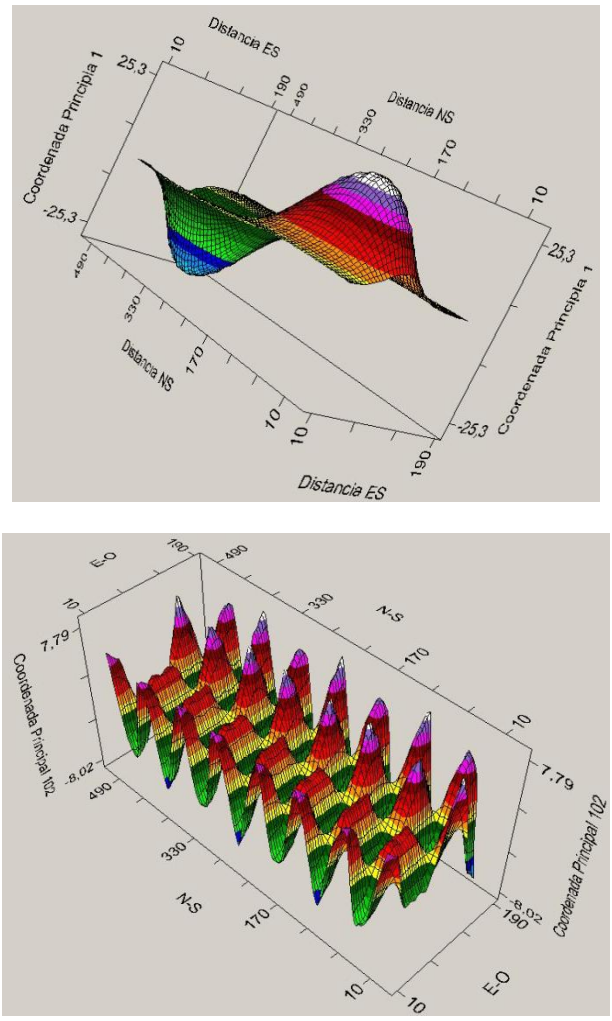

Figura 4. Coordenada Principal 1 y 102. Representan la escala gruesa y fina del área estudiada.

RESULTADOS

VARIACIÓN DE LA ESTRUCTURA Y DEL AMBIENTE

Para cada una de las categorías, dosel y sotobosque, hay variables estructurales aparentemente asociadas entre sí (Tabla 1); por ejemplo, las medidas estadísticas descriptivas del número total de individuos (Media= 48,32 SD=13,12 CV=27,14%) se asemejan a aquellas que representan al número de individuos del sotobosque (Media=

42,46 SD= 12,90 CV= 30,38%); los cuales totalizan aproximadamente el 88% del número total de árboles promedio de cada unidad muestral. Algo similar ocurre con el área basal del dosel, la cual representa el 88% del área basal total. Finalmente, en promedio cada cuadrante presenta casi tantas especies del dosel (SPdosel= 5,37) como número de individuos para esta categoría estructural (Ndosel= 5,91), lo cual indica la baja abundancia de las especies presentes (1.1 individuos por especie). Los coeficientes de variación de las variables estructurales del dosel (Ndosel=38,56%, Gdosel=76,43%, SPdosel=38,87%, Dqdosel= 29,40%) son mayores que para las variables estructurales del sotobosque (Nstob=30,38%, Gstob= 48,32%, Dqstob= 21,61%).

Tabla 1. Estadística descriptiva de las variables estructurales del bosque (n = 250). Donde SD = Desviación estándar, C:V: (%) = Coeficiente de variación, NT = Número total de árboles en 0.01 ha, Nstob = Número total de árboles con DAP < 10 cm, Ndosel = Número total de árboles con DAP ≥ 10 cm, GT = Área basal total en 0.01 ha, Gstob = Área basal total para árboles con DAP < 10 cm, Gdosel = Área basal total para árboles con DAP ≥ 10 cm, Dqstob = Diámetro promedio cuadrático de árboles con DAP < 10 cm, Dqdosel = Diámetro promedio cuadrático de árboles con DAP ≥ 10 cm y SPdosel = número de especies para árboles con DAP ≥ 10 cm.

Variables estructurales del bosque	Medidas de descripción				
	Mínimo	Máximo	Media	SD	C.V (%)
NT	16	89	48,32	13,12	27,14
Nstob	16	87	42,46	12,90	30,38
Ndosel	0	13	5,91	2,28	38,56
GT (m^2/0.01 ha)	0,009	1,35	0,29	0,19	67,98
Gstob (m^2/0.01 ha)	0,005	0,09	0,03	0,02	48,32
Gdosel (m^2/0.01 ha)	0	1,33	0,26	0,19	76,43
Dqstob (cm)	1,54	4,76	2,79	0,60	21,61
Dqdosel (cm)	10,39	41,09	22,51	6,62	29,40
Spdosel	0	11,00	5,37	2,09	38,87

Las 10 ha de la parcela Amacayacu evaluadas se caracterizan por tener suelos ácidos (pH = 4,43), así como una alta proporción de la CICE representada por el Aluminio (30%); sin embargo, calcio representa una fracción aún más alta en esta variable edáfica (37,7%, Tabla 2). Con respecto a la textura, los suelos presentan en promedio un alto porcentaje de limo (47,49%), cuyos valores están por encima de los de arena (30,20%) y arcilla (22,30%). Las variables edáficas que presentaron los valores más altos de CV fueron Calcio (94,86%) y Magnesio (69,29%). Las variables con el menor coeficiente de variación

fueron Aluminio (29,75%), porcentaje de Arena (22,26%), porcentaje de Limo (18,13%) y pH (7,25%); el resto de variables edáficas presentaron coeficientes de variación superiores al 30%.

En promedio, la apertura del dosel fue de solo 5 %, lo cual indica que los bosques evaluados de la parcela Amacayacu se caracterizaron por tener un dosel cerrado (Tabla 2). Por otro lado, si se tiene en cuenta que los valores de los factores de sitio pueden oscilar entre cero y uno -cero para lugares obstruidos y uno para lugares totalmente abiertos-, los valores de la radiación difusa (FSI = 0,07), directa (FSD = 0,09) y global (FSG = 0,09) sugieren que estos bosques son densos en cobertura. El índice de área de la planta presentó un rango de variación amplio, entre un valor mínimo de 2,27 y máximo de 15, lo cual sugiere la existencia de áreas con claros y dosel cerrado respectivamente. Los coeficientes de variación de los factores de sitio y del índice de área de la planta son relativamente altos (FSD = 46.9%, FSI = 40.12%, FSG = 46.12%, IAP = 32,774%), lo cual sugiere a su vez que se presenta una variación espacial importante entre cuadrantes.

Finalmente, la topografía de la parcela es relativamente plana, con una pendiente promedia de 8,66° (Tabla 2); el valor máximo de esta variable (20°) representa las áreas por donde fluyen quebradas de segundo y tercer orden, con flujos de agua continuos ó intermitentes; además representan colinas con pendientes no muy inclinadas. La altitud promedia de la parcela es de 96,25 msnm con poca variación en las 10 ha estudiadas (CV = 4,21%). Por lo que se refiere a la curvatura, el valor promedio es negativo (-0,31), lo cual significa que predominan las geoformas convexas; pero también se presentan formas cóncavas (el valor máximo es 4.50 y el mínimo es -6,10).

ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES DE LA ESTRUCTURA DEL SOTOBOSQUE Y DEL DOSEL

En el ACP de las variables estructurales del sotobosque (Tabla 3), se encontraron dos componentes principales con valores propios superiores a 1 que explicaron un 92% de la variación total. Algunos coeficientes del primer componente fueron negativos; sus valores fueron altos y similares entre sí para las variables que en conjunto representan la ocupación de sitio del sotobosque (G_{stob}, N_{stob} y N_{Total}); este componente explicó el 64,09% de la variabilidad total. El segundo componente explicó el 27.99% de la variabilidad total y

representa principalmente al diámetro promedio cuadrático del sotobosque (Dq_{stob}). La gráfica de los vectores correspondientes (resultados no mostrados) sugiere que existe una alta redundancia entre el área basal del sotobosque, número de individuos del sotobosque y número de individuos total.

Tabla 2. Estadística descriptiva de las variables ambientales (n = 250). Donde CICE = Capacidad de intercambio catiónico efectivo, MO = porcentaje de materia orgánica, Text A = porcentaje de Arena, Text Ar = porcentaje de Arcilla, Text L = porcentaje de Limo, FSD = factor de sitio directo, FSG = factor de sitio global, FSI = factor de sitio indirecto, IAP = mitad del área total de los elementos del dosel por unidad de suelo y AD = Apertura del dosel.

Tipo de variables ambientales	Variables Ambientales	Valores				
		Mínimo	Máximo	Media	SD	C.V (%)
Edáficas	Al (meq / 100g)	0,10	1	0,62	0,18	29,75
	Ca (meq / 100g)	0,12	6,22	0,75	0,72	94,86
	CICE	0,69	8,33	1,99	0,95	47,98
	K (meq / 100g)	0,07	0,59	0,23	0,09	43,49
	MO (%)	0,57	6,12	2,57	0,99	38,39
	Mg (meq / 100g)	0,03	2,44	0,42	0,29	69,29
	P (ppm)	0,35	15,05	4,67	2,00	42,90
	pH	3,75	5,13	4,43	0,32	7,25
	Text A (%)	16,00	58	30,20	6,72	22,26
	Text Ar (%)	2,00	40	22,30	6,74	30,19
	Text L (%)	22,00	68	47,49	8,61	18,13
Lumínicas	FSD	0,02	0,27	0,09	0,04	46,81
	FSG	0,02	0,26	0,09	0,04	46,04
	FSI	0,01	0,19	0,07	0,03	40,69
	IAP	2,27	15,00	3,52	1,15	32,77
	AD	0,01	0,12	0,05	0,02	37,76
Topográficas	Altitud (msnm)	90,80	108,50	96,26	4,06	4,22
	Curvatura	-6,10	4,50	-0,31	1,35	433,02
	Pendiente (°)	1,16	20	8,66	3,96	45,77

En el ACP del dosel (Tabla 3), se encontraron de manera similar dos componentes principales, los cuales explicaron el 93,85% de la variabilidad total. El primer componente también representa la ocupación del sitio (G_{dosel}, G_{total}), la densidad de individuos y la riqueza de especies del dosel y explicó un 70,48% de la variabilidad total. El segundo componente explicó el 23,36% y representa principalmente el diámetro promedio cuadrático, cual es la variable con mayor peso en este último componente, además de la

densidad de individuos y la riqueza de especies del dosel. La gráfica de los vectores correspondientes (resultados no mostrados) sugiere que existe una alta redundancia entre área basal del dosel y el área basal total, así como entre número de individuos del dosel y la riqueza de especies del dosel.

Tabla 3. Análisis de componentes principales para la estructura del sotobosque y para la estructura del dosel. Donde Gstob = Área basal total para árboles con DAP < 10 cm, Gdosel = Área basal total para árboles con DAP ≥ 10 cm, Nstob = Número total de árboles con DAP < 10 cm, Ndosel = Número total de árboles con DAP ≥ 10 cm, SPdosel = número de especies para árboles con DAP ≥ 10 cm, Dqstob = Diámetro promedio cuadrático de árboles con DAP < 10 cm y Dqdosel = Diámetro promedio cuadrático de árboles con DAP ≥ 10 cm.

Categoría estructural	Componentes	Valores propios	Varianza (%)	Varianza acumulada (%)	Pesos de los componentes								
					Dqstob	Gstob	Nstob	Ntotal	Dqdosel	Gdosel	Gtotal	Ndosel	Spdosel
Sotobosque	C1sotb	2,56	64,08	64,08	0,19	-0,52	-0,59	-0,59					
	C2sotb	1,119	27,994	92,079	0,87	-0,30	0,28	0,27					
Dosel	C1dosel	3,52	70,49	70,49					0,36	0,51	0,50	0,43	0,42
	C2dosel	1,17	23,36	93,85					-0,61	-0,21	-0,22	0,51	0,53

ANÁLISIS ESPACIAL DE LAS VARIABLES ESTRUCTURALES Y AMBIENTALES

Análisis espacial de la estructura del Bosque

El análisis exploratorio de la estructura espacial de los componentes del sotobosque mostró una fuerte tendencia en sentido Este-Oeste (90°) (resultados no mostrados), lo cual indica la necesidad de incluir una ecuación de superficie de tendencia en el modelo teórico, pues la media varía espacialmente a través del área de estudio. Por otra parte, los semivariogramas empíricos muestran que existe autocorrelación espacial en la escala estudiada (Figura 5), la cual se conserva aún después de extraer la tendencia lineal y cuadrática (Ecuación 1b; resultados no mostrados). Así mismo, los dos componentes estructurales del sotobosque presentan comportamiento anisotrópico, es decir, en la gráfica se observa un mayor rango de autocorrelación espacial en los ángulos de 90 y 45°. Finalmente, para los dos componentes principales del sotobosque se ajustó un modelo teórico *Matérn* con tendencia lineal y corrección anisotrópica (Figura 5, Tabla 4).

Los rangos de autocorrelación indican que más allá de 80 metros aproximadamente, los componentes son aleatorios e independientes; los valores de *nugget* representan una alta proporción de la variación total (más del 65%), lo cual sugiere que posiblemente existe autocorrelación espacial en distancias menores a la distancia mínima de muestreo.

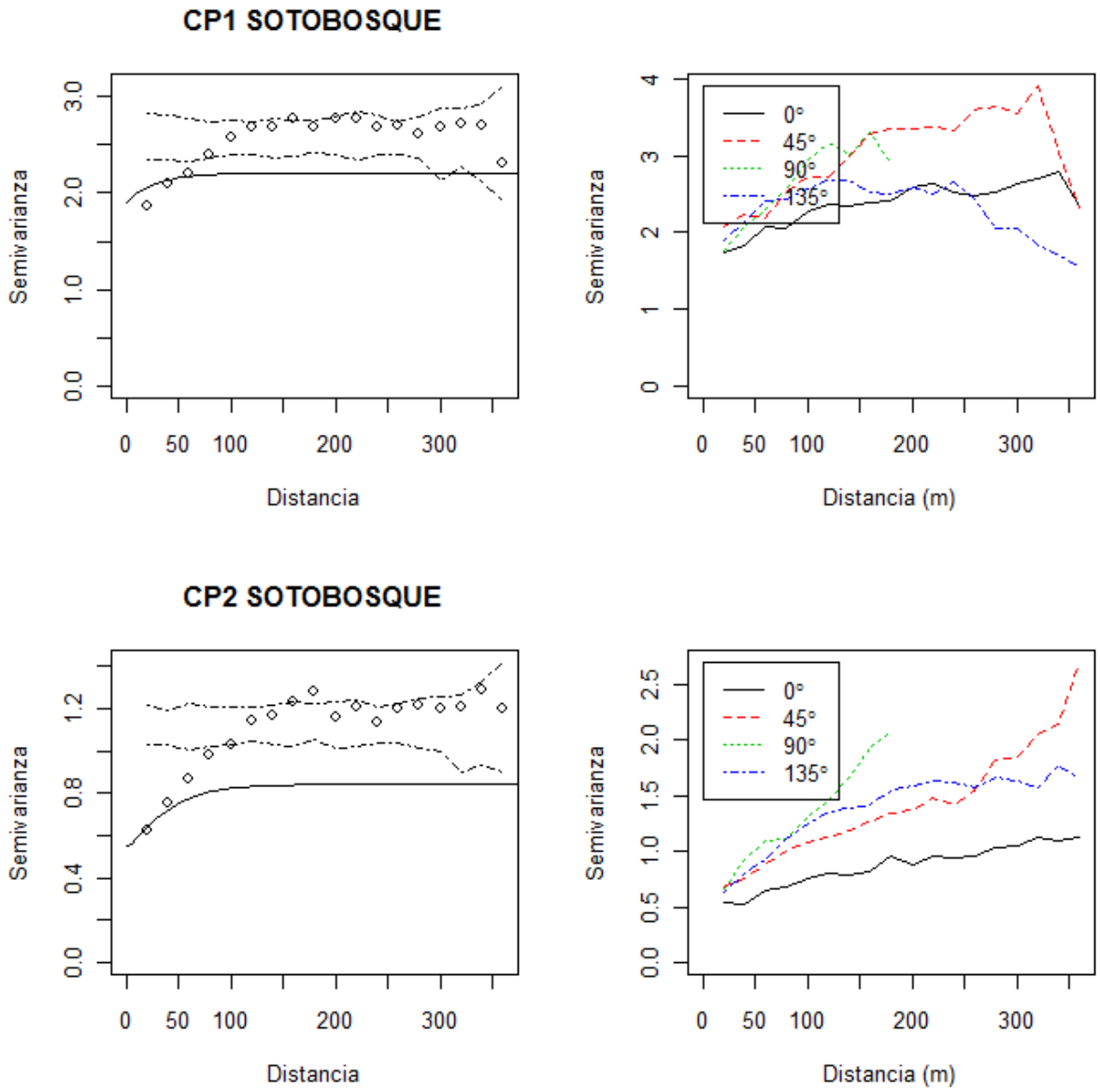

Figura 5. Izquierda: semivariogramas empíricos (rombos), envolturas de residuales después de extraer la tendencia constante (líneas punteadas) y modelos Matérn ajustados (líneas continuas). Derecha: semivariogramas direccionales para los componentes principales del sotobosque. Donde CP1 Sotobosque: representa principalmente la ocupación del sitio del sotobosque, CP2 Sotobosque: representa principalmente el diámetro cuadrático promedio del sotobosque (Dqsotob).

Tabla 4. Parámetros de estimación del modelo teórico Matérn para cada uno de los componentes estructurales y cada una de las variables ambientales significativas. Donde: Beta 0 = constante (término independiente), Beta 1 = coeficiente de variación en dirección E-O, Beta 2 = coeficiente de variación en dirección N-S. Beta 0 + Beta 1 + Beta 2 = tendencia lineal, *sill* = varianza total de la población, rango práctico = distancia de autocorrelación espacial, Nugget = varianza no explicada por el modelo, kappa = valor que representa el modelo exponencial ó gaussiano y PsiA = dirección anisotrópica donde existe el mayor rango de autocorrelación espacial.

Variable ecológica	Tendencia			Estructura espacial				
	Beta 0	**Beta 1**	**Beta 2**	***Sill***	**Rango práctico**	***Nugget***	***Kappa***	**PsiA**
CP1 Sotb	-1,43	0,01	0,003	2,21	83,51	1,89	0,5	45°
CP2 Sotb	-1,31	0,01	0,00	0,84	106,29	0,55	1	45°
CP1 Dosel	0,00			3,51	0,00	3,51	0,5	90°
CP2 Dosel	-0,02			1,09	4,98	0,00	1	135°
Altitud	103,86	-0,03	-0,01	21,28	222,65	0,00	1,0	45°
Curvatura	-1,32	0,01	-0,001	2,35	201,75	0,80	0,5	135°
Fósforo	4,84			0,54	129,84	3,53	1,5	
Calcio	0,80			0,27	76,63	0,25	0,5	
FSD	0,09			0,001	45,48	0,0007	0,5	
FSI	0,07			0,0009	40,46	0,00	0,5	
IAP	3,52			1,32	22,26	0,00	0,5	

En el mapa espacial del primer componente principal del sotobosque, se pueden observar las áreas con mayor o menor ocupación de sitio por esta categoría estructural. Las isolíneas con valores positivos corresponden a sitios con baja densidad del sotobosque; por el contrario, los valores negativos corresponden a sitios con alta ocupación. Para el segundo componente principal de esta categoría, el cual está principalmente representado por el diámetro promedio cuadrático, las isolíneas positivas corresponden a sitios que presentan un diámetro promedio cuadrático cercano a 1 cm, mientras que las isolíneas negativas corresponden a sitios con diámetros superiores a este valor (Figura 6).

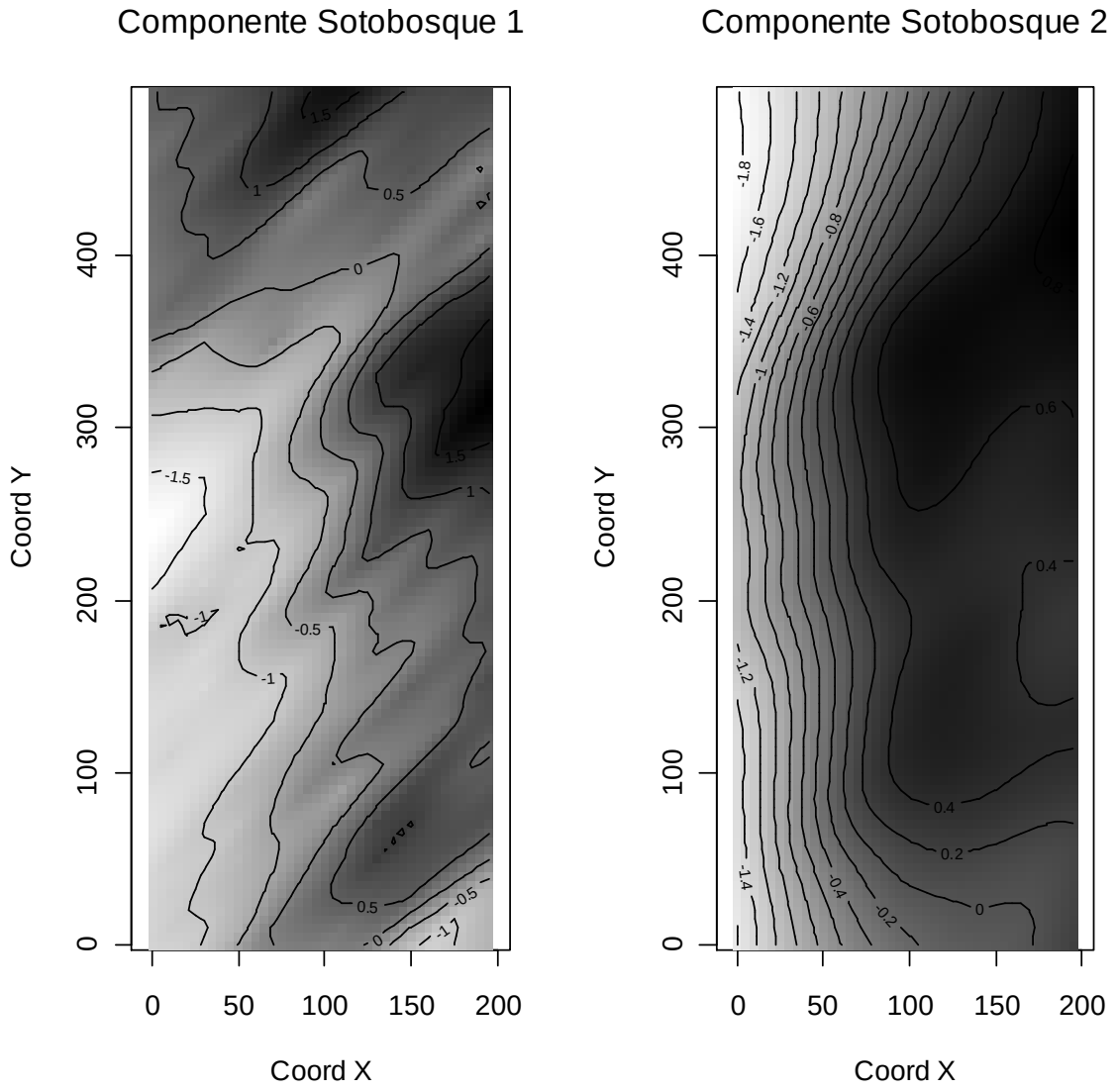

Figura 6. Predicción espacial de los componentes principales del sotobosque. Donde: CP1 Sotobosque representa principalmente la ocupación del sitio del sotobosque y CP2 Sotobosque representa principalmente el diámetro cuadrático promedio del sotobosque (Dqsotob).

En la gráfica de puntos para los valores de cada componente principal del dosel por subparcela (Figura 7) no es usual encontrar puntos negros cerca de puntos blancos, lo cual sugiere que no existe una distribución aleatoria de los valores de estos, es decir, que los componentes estructurales del dosel posiblemente presentan estructura espacial. Adicionalmente, los cuatro semiviariogramas direccionales muestran que la variable presenta un comportamiento anisotrópico, es decir, en las direcciones de 90° y 135°

ocurre un aumento de la semivarianza en función de la distancia (Figura 7). Así mismo, los semivariogramas en estas direcciones están por fuera de las envolturas, lo cual significa que, al menos en estas dos direcciones, existe verdadera estructura espacial (Figura 8).

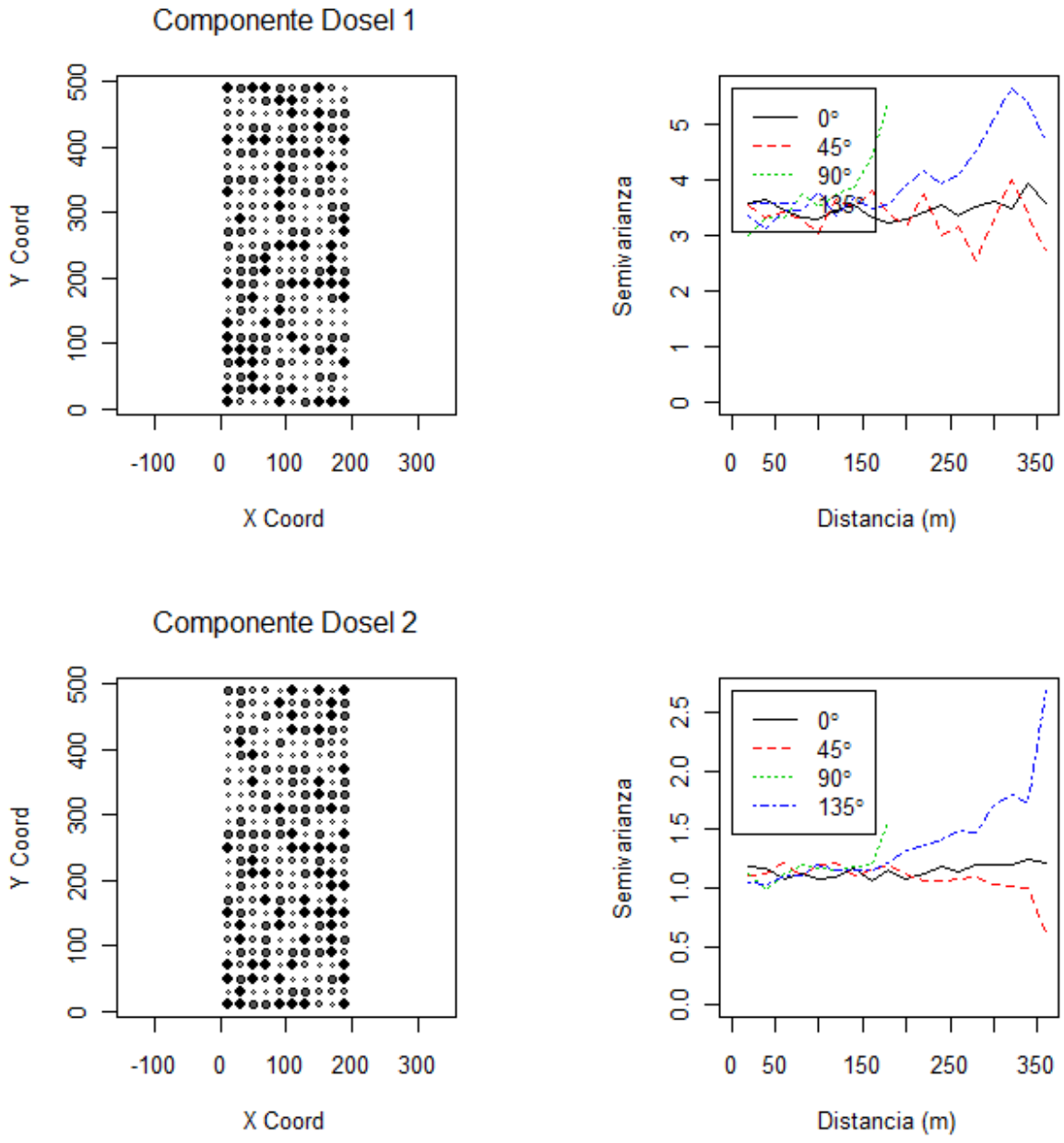

Figura 7. Izquierda superior: dispersión de puntos para el CP1 del dosel, los círculos de mayor tamaño representan las subparcelas con mayor ocupación de sitio y los círculos de menor tamaño representan las subparcelas con menor ocupación de sitio. Izquierda inferior: dispersión de puntos para el CP2 del dosel, los círculos de mayor tamaño representan las subparcelas con un diámetro

cuadrático promedio superior y los círculos de menor tamaño representan las subparcelas con un diámetro cuadrático promedio inferior. Derecha: semivariogramas direccionales para cada componente principal del dosel.

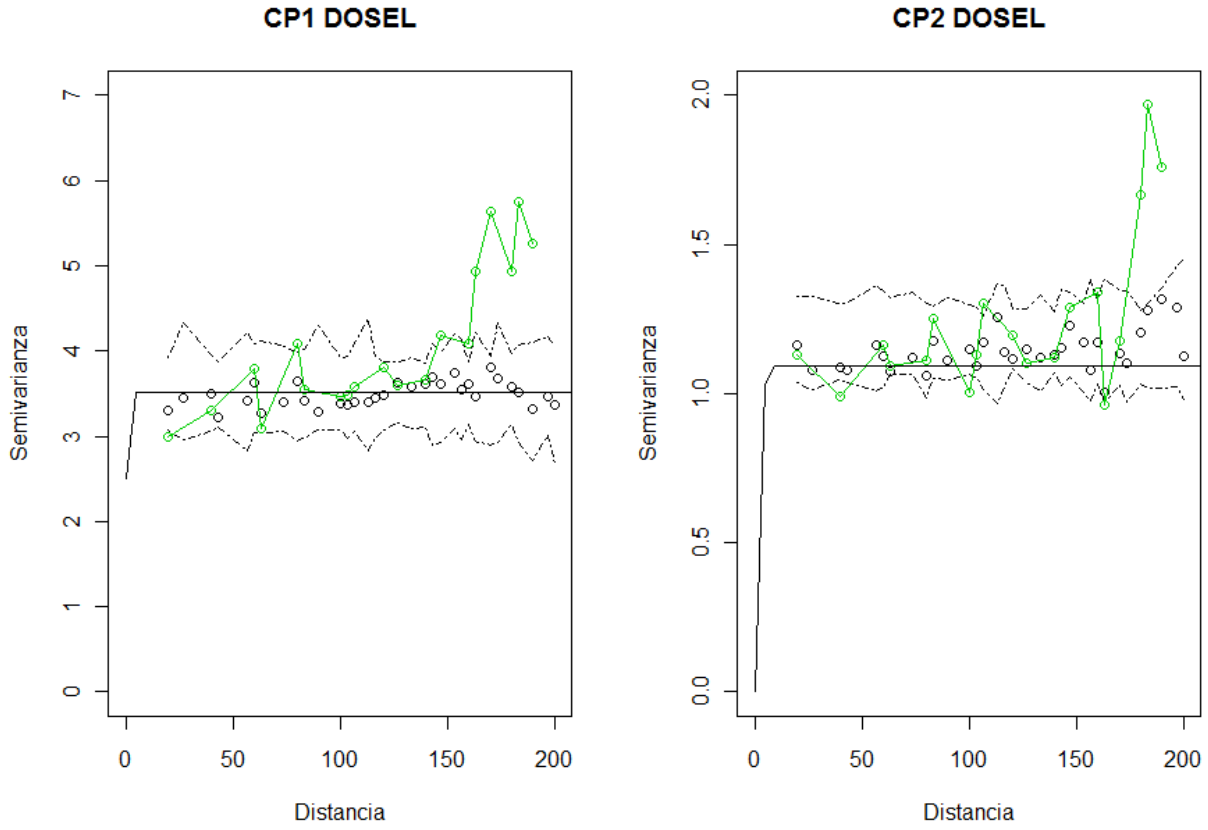

Figura 8. Semivariogramas empíricos (rombos) para los componentes principales de dosel, envolturas de residuales después de extraer la tendencia constante (líneas punteadas), modelos Matérn ajustados (líneas continuas) y semivariograma direccional de 90° (línea continua color verde).

Sin embargo, los modelos teóricos ajustados con corrección anisótropica para los componentes del dosel indican la ausencia de autocorrelación espacial, pues el rango de cada uno es prácticamente cero (Tabla 4). Lo mismo se concluye de los semivariogramas empíricos de la Figura 8, los cuales siempre están por dentro de la envoltura. En resumen, los componentes del dosel tienen estructura espacial débil en dos de las cuatro direcciones estudiadas; por esto, los modelos teóricos, los cuales toman en cuenta el comportamiento promedio de la semivarianza en todas las direcciones, no logran identificar la presencia de estructura espacial. Desafortunadamente, en las direcciones donde existe estructura espacial, la distancia de muestreo fue menor (por ejemplo, 200 m

en dirección E-W), lo cual sugiere que posiblemente podría existir un rango más alto de autocorrelación si se muestreara a una distancia mayor en tal dirección.

Análisis espacial de las variables ambientales

El análisis espacial del ambiente se hizo solamente para las variables altitud, curvatura, Ca, P, FSD, FSI e IAP, pues de acuerdo con los resultados de la selección *Forward* mostrados adelante en el título “Partición de la variación”, estas fueron las variables que presentaron una relación significativa con la estructura del bosque. Se encontró que las únicas variables que presentaron una fuerte tendencia con respecto a las coordenadas geográficas fueron las topográficas (altitud y curvatura) (resultados no mostrados); esta tendencia espacial fue más fuerte en dirección E-O que en dirección N-S. Adicionalmente, la altitud y la curvatura fueron las únicas variables que presentaron un comportamiento anisotrópico, es decir, diferente estructura espacial en cada dirección estudiada (0°, 90°, 45° y 135°) (Figura 9). Las demás variables ambientales, además de no presentar una tendencia espacial de variación, tuvieron una estructura espacial similar en cada dirección (isotropía).

Por otro lado, según los semivariogramas empíricos, las únicas variables ambientales que no presentaron estructura espacial son Calcio y el índice de área de la planta (IAP); las variables ambientales restantes presentaron autocorrelación espacial pero de diferente escala (Figuras 10). La estructura espacial se corroboró para cada una de las variables a través de la envoltura de los semivariogramas de residuales, ya que algunos puntos en las primeras clases de distancia estuvieron por fuera de estos ó tuvieron contacto con las envolturas (Figuras 9 y 10). Además, las estructuras espaciales se conservaron aún después de haber extraído la tendencia lineal en el caso de las variables topográficas y la media en el resto de variables ambientales (resultados no mostrados).

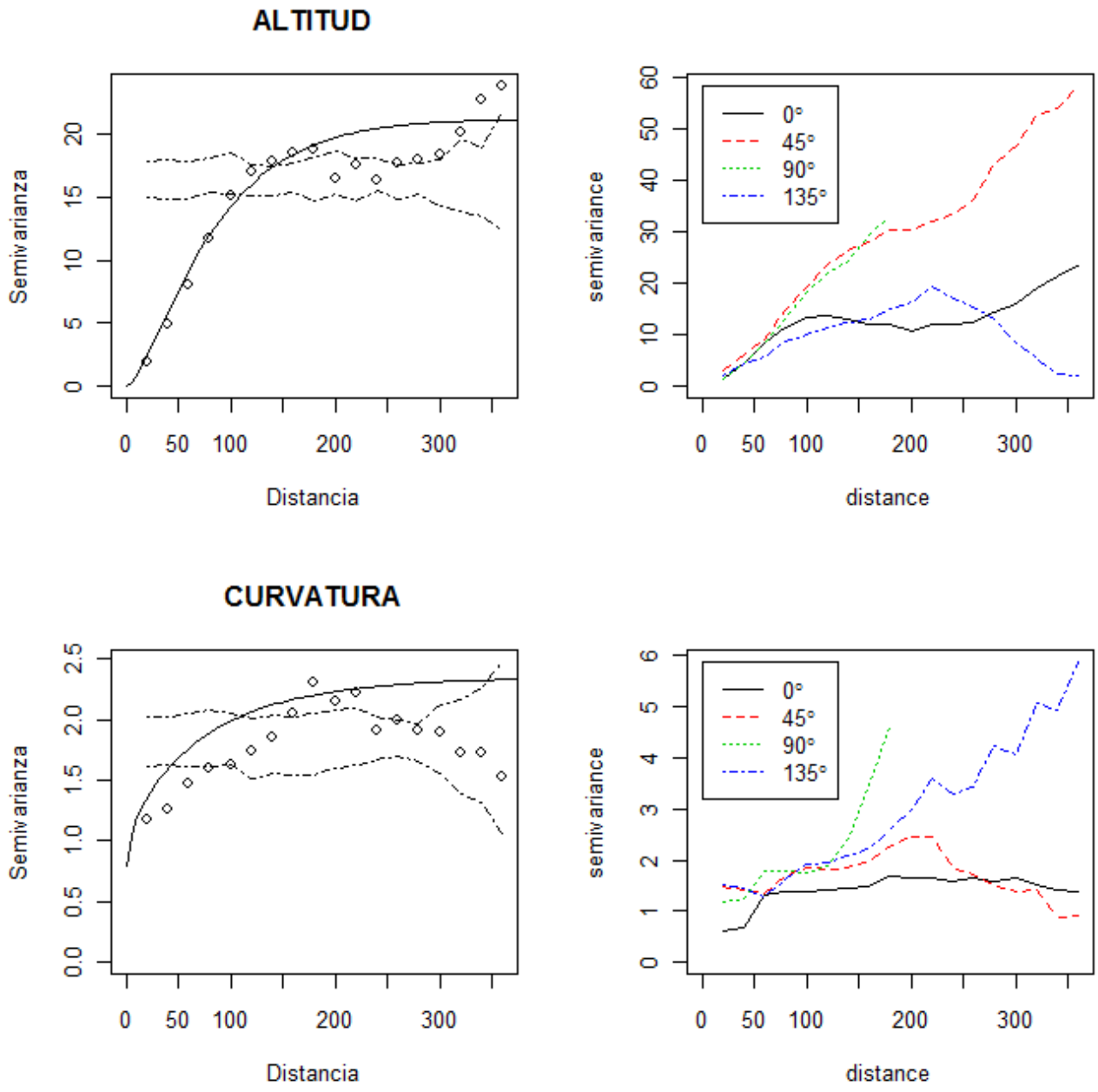

Figura 9. Izquierda: semivariogramas empíricos (rombos), envolturas de residuales después de extraer la tendencia constante (líneas punteadas) y modelos Matérn ajustados (líneas continuas) para las variables topográficas significativas. Derecha: semivariogramas direccionales para las variables topográficas.

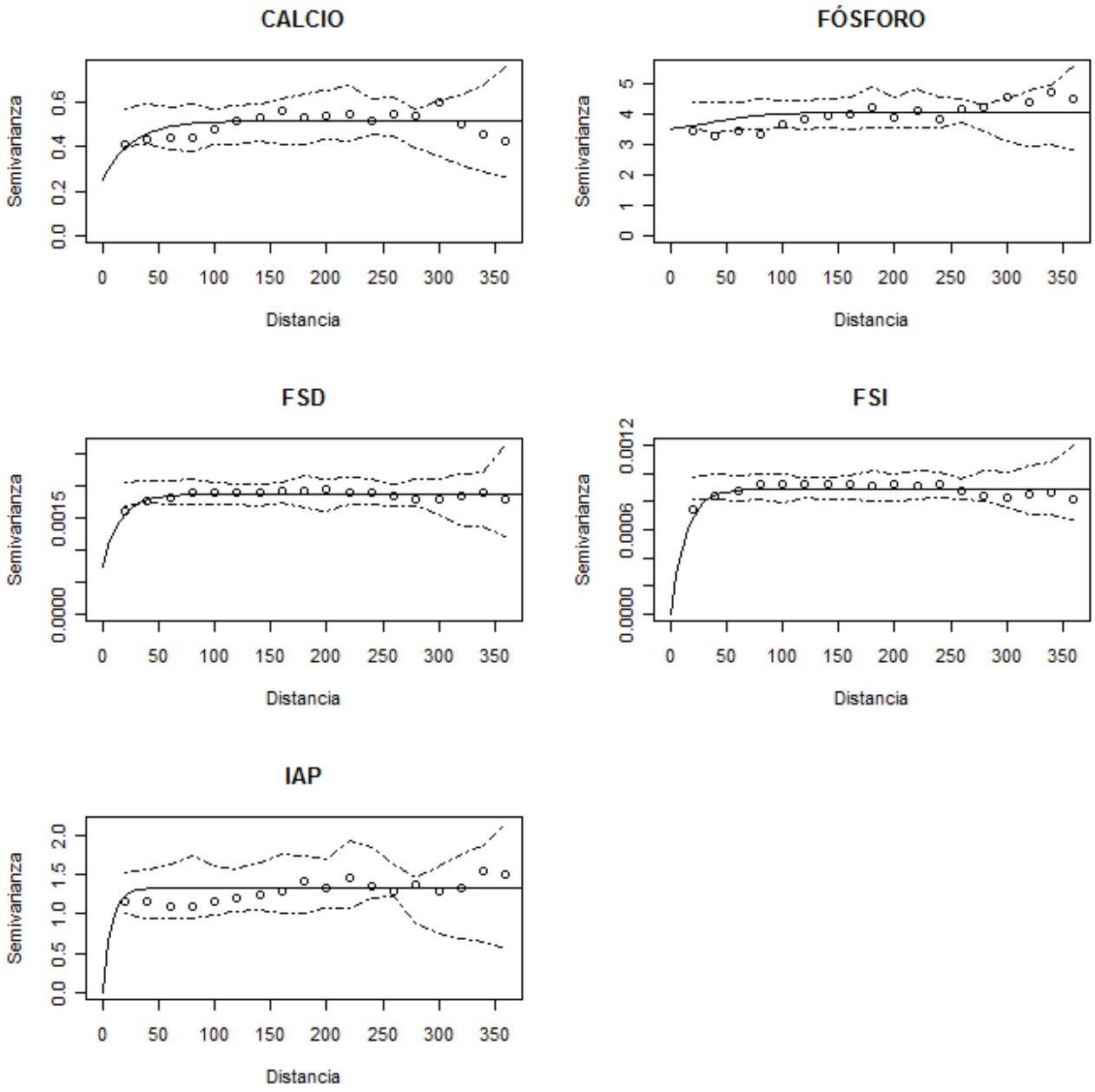

Figura 10. Semivariogramas empíricos (círculos abiertos)**,** envolturas de residuales después de extraer la tendencia constante (líneas punteadas) y modelo teórico Matérn ajustado para las variables edáficas y lumínicas significativas (línea continua)**.**

Para las variables topográficas altitud y curvatura se ajustó un modelo teórico *Matérn* con tendencia lineal; los coeficientes negativos B1 y B2 de la variable Altitud, indican que hay

una leve tendencia negativa (disminución en la altitud) en dirección O-E y S-N, a partir de la coordenada 0,0 localizada en la esquina SO de la parcela (Tabla 4). Estas fueron las variables que presentaron mayor estructura espacial, pues el valor del rango práctico indica que la altitud está autocorrelacionada hasta distancias de 222 m y la curvatura hasta distancias de 201 m. Por otra parte, los bajos valores de *nugget* (altitud = 0,000 m y curvatura = 0,800) indican que la variación a microescala es muy baja.

Para las variables edáficas y lumínicas se ajustó un modelo teórico *Matérn* con tendencia constante (Tabla 4); el mejor ajuste se obtuvo para un Kappa = 0.5 (tipo exponencial) para casi todas las variables. El Fósforo presentó un rango práctico significativo (P = 129 m), pero menor que el rango de las variables topográficas. Los valores estimados de *nugget* para estas variables fueron altos, lo cual sugiere que posiblemente hay estructura espacial a una distancia menor que la distancia mínima evaluada entre muestras. Finalmente, las variables lumínicas presentaron autocorrelación espacial a distancias menores de 50 m; es decir, por encima de esta distancia las muestras son aleatorias e independientes.

Para concluir, los diferentes rangos de autocorrelación que presentan las variables ambientales concuerdan con las predicciones espaciales que se observan en los mapas de contorno, donde los valores de las variables topográficas presentan grandes áreas de regionalización, mientras que las variables lumínicas presentan parches a una escala menor (Figura 11). Por ejemplo, las zonas de mayor altitud se encuentran concentradas al extremo sur occidental y en la parte central de la parcela; el fósforo se encuentra en bajas concentraciones en el centro de la parcela y aunque los valores del FSD están regionalizados en parches pequeños, estos presentan una distribución aparentemente aleatoria.

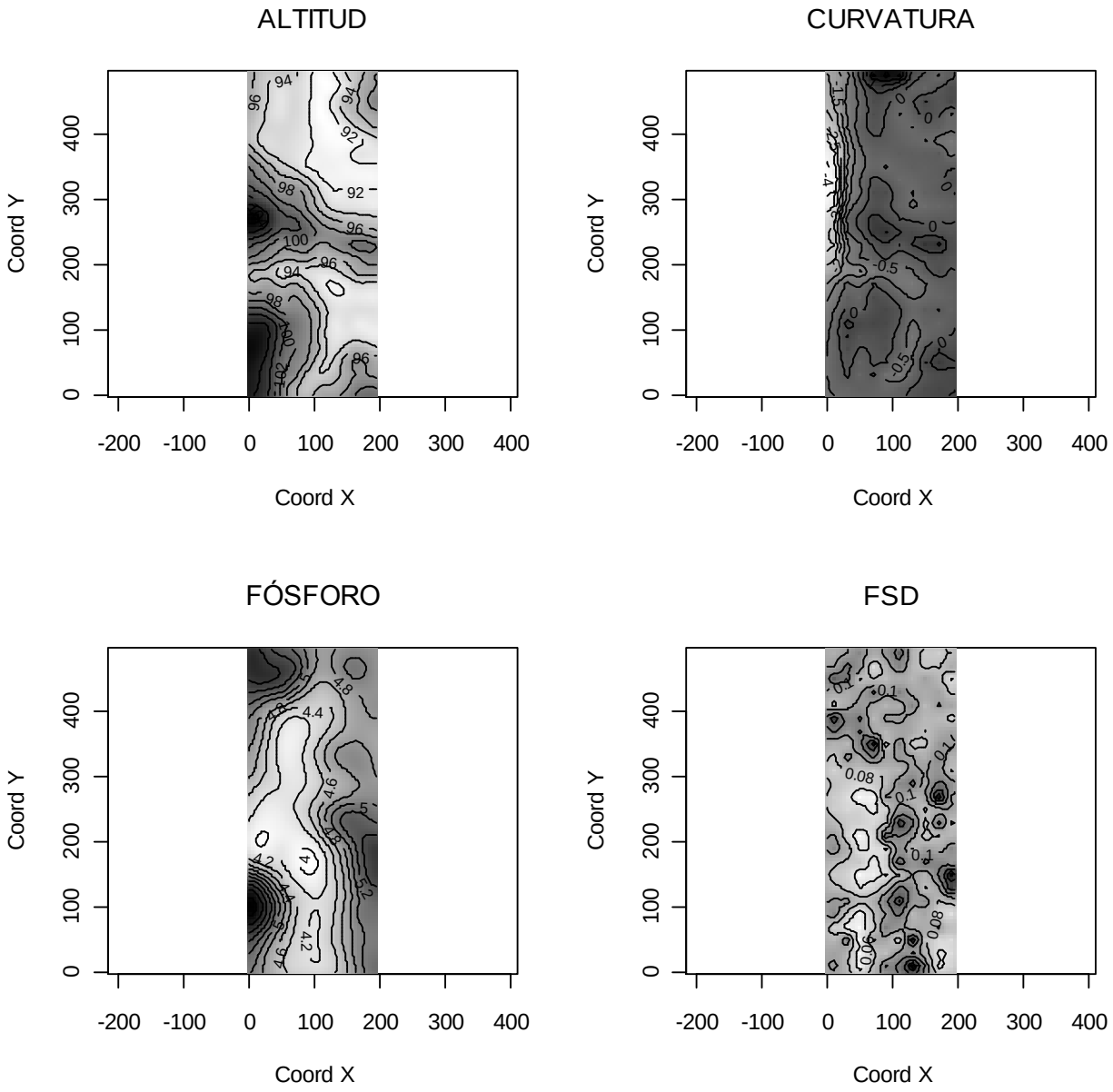

Figura 11. Predicción espacial de algunas variables ecológicas con autocorrelación espacial.

PARTICIÓN DE LA VARIACIÓN

La selección *forward* (P≤ 0,05) incluyó diferentes grupos de variables ambientales y espaciales significativas para cada grupo de datos estructurales del bosque (total, dosel y sotobosque) (Tablas 5 y 6). Las variables ambientales significativas para la estructura total fueron en orden: factor de sitio indirecto (FSI), altitud, calcio y fósforo; y de las 182

variables espaciales generadas en el PCNM solo 27 fueron significativas para este grupo de datos estructurales. Por otra parte, para la estructura del dosel solo el índice de curvatura, el Factor de sitio directo (FSD) y el índice de área de la planta (IAP) fueron estadísticamente significativos y la selección *forward* de las variables espaciales incluyó únicamente 13 PCNM. Finalmente, las mismas variables ambientales que fueron significativas para la estructura total lo fueron para la estructura del sotobosque (FSI, altitud, calcio y fósforo); y fue el grupo de datos estructurales que obtuvo el mayor número de variables espaciales significativas (31 PCNM).

Tabla 5. Variables ambientales significativas a la estructura total, estructura del dosel y estructura del sotobosque según el análisis de selección *forward* (Pvalue < 0,05).

Estructura Total		**Estructura Sotobosque**		**Estructura Dosel**	
Variable	**Pvalue**	**Variable**	**Pvalue**	**Variable**	**Pvalue**
FSI	0,001	FSI	0,001	Curvatura	0,005
Altitud	0,001	Altitud	0,001	FSD	0,006
Ca	0,001	Ca	0,001	IAP	0,036
P	0,006	P	0,012		

Por otro lado, el porcentaje de variación explicado por el grupo de variables ambientales y espaciales significativas varió entre categorías de estructura del bosque (Figura 12). Las variables incluidas en el modelo explicaron un mayor porcentaje de variación de la estructura del sotobosque (51,0%), seguida por la estructura total (33,8%) y por la estructura del dosel (24,12%); sin embargo, el porcentaje explicado solo por el ambiente fue bastante similar para las tres categorías estructurales (Total = 3,43%, Dosel = 3,70% y Sotobosque = 4,0%). La gran diferencia entre los porcentajes de explicación total se debió al espacio y a las variables ambientales que presentaron estructura espacial, es decir, al ambiente espacialmente estructurado, siendo en la mayoría de los casos más alta la contribución del puro espacio. Por ejemplo, el espacio explicó un porcentaje más alto de variación de la estructura del sotobosque (27,5%), seguido por el ambiente espacialmente estructurado (19,5%); de manera similar, estas dos fuentes de variación también explicaron un porcentaje relativamente alto de la estructura total (espacio = 20,88% y ambiente espacialmente estructurado = 9,52%). Aunque el espacio también explicó un porcentaje relativamente alto de la variación de la estructura del dosel (18,52%), su gran

diferencia con la estructura total y del sotobosque es que el ambiente espacialmente estructurado fue la fuente de variación con el porcentaje de explicación más bajo para esta clase estructural (1,90%).

Tabla 6. Variables espaciales significativas a la estructura total, estructura del dosel y estructura del sotobosque según el análisis de selección *forward* (Pvalue < 0,05).

Estructura Total		Estructura Sotobosque		Estructura Dosel	
PCNM	**Pvalue**	**PCNM**	**Pvalue**	**PCNM**	**Pvalue**
2	0,001	2	0,001	17	0,001
14	0,003	14	0,003	46	0,007
6	0,005	6	0,013	109	0,002
17	0,006	17	0,011	154	0,006
15	0,023	15	0,024	167	0,01
29	0,027	29	0,013	82	0,014
154	0,024	169	0,027	38	0,016
169	0,022	154	0,03	133	0,015
88	0,028	88	0,026	122	0,025
142	0,022	142	0,03	103	0,025
46	0,033	153	0,033	173	0,026
150	0,028	150	0,022	102	0,031
111	0,026	111	0,037	67	0,04
12	0,028	46	0,024		
101	0,03	12	0,022		
19	0,042	22	0,023		
1	0,033	101	0,03		
78	0,028	126	0,031		
4	0,032	19	0,035		
65	0,025	1	0,031		
39	0,034	78	0,023		
82	0,035	65	0,032		
167	0,03	4	0,029		
107	0,045	39	0,04		
8	0,03	82	0,038		
106	0,042	107	0,035		
59	0,046	167	0,035		
		8	0,035		
		106	0,027		
		59	0,048		

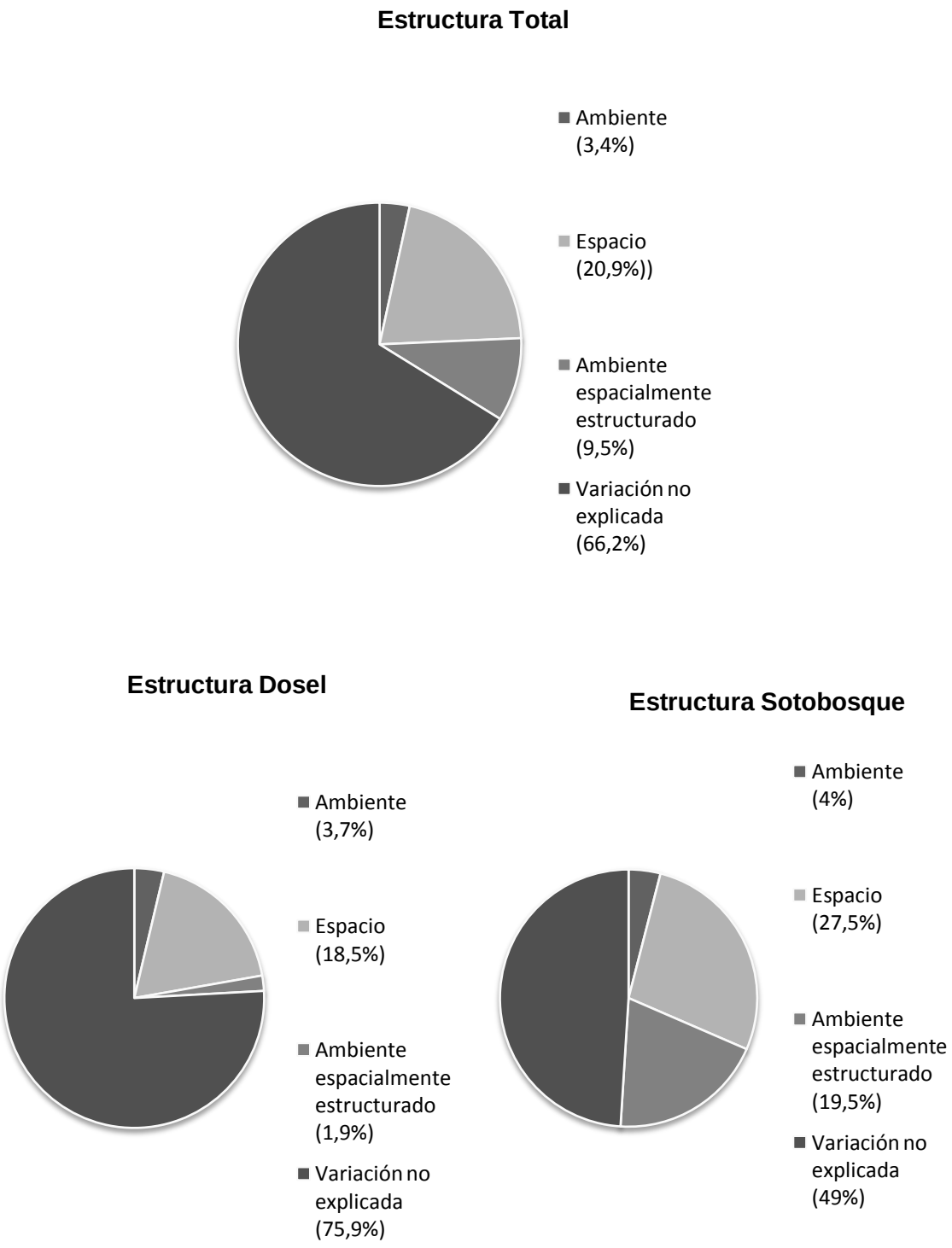

Figura 12. Partición de la variación de la Estructura Total, Estructura del Dosel y Estructura del sotobosque.

DISCUSIÓN

AUTOCORRELACIÓN ESPACIAL DE LAS VARIABLES ESTRUCTURALES Y AMBIENTALES

Estructura del Bosque

La presente investigación encontró que mientras la estructura de los árboles inferiores a 10 cm de DAP presentó regionalización en la escala estudiada, la estructura espacial de la vegetación del dosel fue débil y no consistente en todas las direcciones evaluadas. Esta aparente discrepancia se explica porque los patrones espaciales de las variables ecológicas dependen de la naturaleza de las variables, de la interacción con diversos procesos ecológicos y de las escalas espaciales en las que son estudiadas (Legendre 1993), las cuales probablemente varían entre la vegetación del dosel y del sotobosque.

Los semivariogramas en las direcciones 90° y 135° de los componentes del dosel, indican que los parches de regionalización pueden abarcar distancias superiores al área máxima de muestreo (200 m), pues a esta distancia la semivarianza sigue aumentando, y por lo tanto, las muestras aún no son independientes (Figura 7). Según los resultados de la partición de la variación, la curvatura de la parcela está entre las variable significativas que explican la variación de la estructura del dosel. Además, los análisis geoestadísticos revelan que hay similaridad en los semivariogramas direccionales del dosel y de la curvatura (Figura 7 y 9). Por esta razón, es posible que la curvatura sea el patrón subyacente que causa la autocorrelación espacial de la estructura del dosel en estas direcciones (90° y 135°). No obstante no se descarta la posibilidad de que existan factores subyacentes a escalas más grandes que estén relacionados con su autocorrelación espacial (por ejemplo tipos de suelo, clima o estado sucesional), tal y como ha sido constatado en estudios a escalas regionales y de paisaje, donde han tenido en cuenta estas variables y han encontrado patrones espaciales contundentes de la vegetación del dosel (Clark and Clark 2000, Laurance *et al*. 1999, Kapos *et al*. 1990, Holdridge 1979, Lugo and Scatena 1996, Saldarriaga *et al*. 1988).

No obstante, otras variables estructurales no tenidas en cuenta en el presente estudio, como por ejemplo la altura de los árboles, podrían presentar autocorrelación espacial a escala local; por ejemplo Clark *et al*. (1996) encontró en un bosque lluvioso tropical de Costa Rica, que la altura máxima de los árboles muestreados cada 2.5 m presentaba regionalización hasta una distancia de 20 m. Así mismo, se ha encontrado que la evaluación basada en categorías diamétricas más estrechas para árboles del dosel (por ejemplo, 10-30, 30-60, >60 cm de DAP), evidencian patrones espaciales más contundentes que los hallados en la presente investigación (Montgomery and Chazdon 2001, Losos and CTFS Working Group. 2004).

La vegetación de sotobosque por su parte, presentó autocorrelación espacial a escala local, con un rango máximo de regionalización de 106 m (Tabla 4). Este rango de autocorrelación difiere de los encontrados en otros bosques tropicales (Montgomery and Chazdon 2001, Nicotra et al. 1999, Bebber et al. 2002). Por ejemplo, Nicotra et al. (1999) encontró en bosques con diferente estado de intervención, que el rango de autocorrelación para la densidad de plántulas varió desde 14.9 a 91.6 metros. Montgomery and Chazdon (2001) encontraron en bosques tropicales de Costa Rica, que la densidad de árboles mostró autocorrelación espacial débil ó no significante en distancias desde 10 hasta 50 m.

La gran distancia de dependencia espacial encontrada para la estructura del sotobosque en esta parcela, puede estar relacionada con la heterogeneidad espacial de las variables del medio físico que fueron significativas a la estructura del sotobosque (entre ellas la luz, la topografía y los minerales del suelo). De acuerdo con esto, y si se tiene en cuenta que la máxima distancia en las 10 ha evaluadas de la parcela es de 500 m, los semivariogramas demuestran que la autocorrelación espacial de la altitud y curvatura (rango de 222 y 201 m, respectivamente) podrían estar afectando la estructura a escalas grandes en la parcela, el fósforo (rango de 129 m) a una escala intermedia y las variables lumínicas (rango de 45 m) a una escala fina.

El Ambiente

La luz no se distribuye independientemente entre sitios como muchas variables ecológicas, pues nuestros análisis mostraron dependencia espacial de las dos variables

lumínicas significativas a la estructura del bosque. Los análisis de semivarianza revelan que el tamaño de parche de dependencia espacial de la luz es en promedio de 45 metros, mayor que el tamaño de parche promedio reportado para otros bosques tropicales (20 m) (Nicotra *et al*. 1999, Clark *et al.* 1996, Bebber *et al*. 2002).

Según Nicotra *et al*. (1999) el tamaño de regionalización (parche) ó de autocorrelación espacial de la luz puede dar un indicio de los tamaños de claro promedios en un bosque; así, las diferencias de distancia entre parches de diferentes bosques probablemente reflejen diferencias en tamaño de claros. De acuerdo con esto y dados los rangos de autocorrelación espacial de la luz en distintos bosques tropicales, los bosques estudiados presentarían una mayor dinámica con respecto a la caída de árboles y formación de claros que la mayoría de los bosques reportados en la literatura. Sin embargo, las diferencias entre bosques con respecto a la escala espacial de la heterogeneidad lumínica puede deberse a otros factores diferentes a la dinámica, como los gradientes en la composición de la vegetación (Kabakoff and Chazdon 1996), distribución vertical del follaje (Montgomery and Chazdon 2001), diferencias en la arquitectura y alometría de los árboles del dosel (Yamada *et al*. 2000) y densidad de la vegetación del sotobosque (Montgomery 2004).

Por el contrario, el ambiente edáfico no mostró alto grado de complejidad y variación espacial en este bosque; ya que sólo una de las dos variables edáficas que resultaron significativas a la estructura del bosque (fósforo) presentó autocorrelación espacial en la escala estudiada (Tabla 4). Es conocido que el contenido de nutrientes del suelo es altamente heterogéneo y frecuentemente está asociado con la variación de las comunidades de plantas terrestres (Kapos *et al*. 1990, Laurence *et al*. 1999, Clark and Clark 2000). Entre sitios, la variación en la estructura de plantas ha sido asociada con la tasa y variabilidad del ciclo de nutrientes. Igualmente, dentro de un sitio, los niveles de nutrientes pueden variar hasta en un orden de magnitud en escalas espaciales relativamente pequeñas (Gross *et al*. 1995). Por ejemplo, Jackson and Caldwell (1993) han mostrado que la heterogeneidad espacial de algunos nutrientes, así como de la materia orgánica y pH pueden variar a escala de plantas individuales, ya que en los semivariogramas de estas variables se evidenció autocorrelación espacial a distancias menores a 1 m.

La distancia mínima entre muestras en el presente estudio es de 10 m; en otras investigaciones se ha encontrado que los rangos de autocorrelación espacial de los factores edáficos pueden ser menores de 8 metros (Lechowics and Bell 1991, Jackson and Caldwell 1993, Gross *et al*. 1995, Gallardo 2006). Por tal razón, existe la posibilidad de que muchas de las variables edáficas aquí evaluadas presenten estructura espacial a una escala menor a la muestreada en este estudio y que presenten una relación significativa con la estructura de la vegetación, sobre todo con la de los individuos de menor porte, como por ejemplo la regeneración natural.

Según se mencionó atrás, los rangos de regionalización de las variables topográficas fueron mayores que los de las variables lumínicas y edáficas (Tabla 4). Además, aunque la pendiente no tuvo una relación estadísticamente significativa con la estructura del bosque, esta variable también presentó un rango de autocorrelación similar a las otras dos variables topográficas evaluadas (curvatura y altitud). Se ha documentado que la pendiente y posición topográfica pueden influenciar el modo de muerte del árbol, creando una variedad de micrositios de claro (Palmiotto *et al.* 2004, Okuda *et al*. 2004). A lo largo de una pendiente es posible encontrar una zonificación de propiedades edáficas con diferencias en cantidad de nutrientes, textura del suelo y pH; a su vez, estas variables también pueden modificar otros factores ambientales, entre ellos la cantidad de agua disponible en el suelo y la lixiviación de nutrientes (Condit 2004, Palmiotto *et al.* 2004). Es de esperar entonces que la topografía sea una de las variables ambientales más importantes, ya que podría ser el factor subyacente que causa autocorrelación espacial de las otras variables ambientales que influyen sobre la variación espacial de la vegetación del bosque.

PARTICIÓN DE LA VARIACIÓN DE LA ESTRUCTURA FORESTAL

Fracción espacial

Se encontró que el espacio fue mejor predictor de la variabilidad estructural del bosque en la parcela Amacayacu que las variables ambientales. El espacio es una fuente de variación de la comunidad que puede estar asociada con una estructura espacial precisa pero que no es explicada por la heterogeneidad ambiental. En algunos casos, esta

fracción espacial de variación podría ser explicada por otras variables ambientales no tenidas en cuenta en el estudio. En otros casos, esta fracción podría referirse a procesos bióticos dentro de la comunidad, a interacciones con otros organismos de la comunidad biótica (competencia, depredación) ó a eventos históricos como la dinámica de disturbios (Legendre 1993).

Para esta investigación en particular, se considera poco probable el efecto de otras variables ambientales no tenidas en cuenta, toda vez que se evaluaron 19 variables ambientales las cuales caracterizan la fertilidad del suelo, el ambiente lumínico y la variación topográfica en la parcela. Además, como se mencionó anteriormente, la topografía es una variable que puede expresar el efecto de otras variables ambientales que no fueron medidas y que podrían estar relacionadas con la estructura del bosque, como por ejemplo, la lixiviación de nutrientes y el contenido de humedad. Por ello se cree que la fracción espacial está principalmente relacionada con la dinámica del bosque e interacciones bióticas.

Los bosques lluviosos tropicales pueden diferir considerablemente en la incidencia e intensidad de los disturbios naturales, sin embargo, se ha reportado una tasa promedio relativamente baja de formación de claros (2% mortalidad de árboles por año) (Turner 2001, Asquith 2002). No obstante, en los bosques tropicales los claros típicamente son más pequeños que 1 ha, y por lo tanto, una parcela puede incluir una amplia variedad de claros que pueden afectar la estructura del bosque (Condit 2004). Se supone que cada punto del bosque es igualmente susceptible de que se forme un claro; sin embargo, se ha demostrado que la caída de un árbol no es un proceso totalmente aleatorio en el espacio. En efecto, los árboles que se encuentran más cercanos a la orilla de los claros tienen más probabilidades de caer, que aquellos que se encuentran más alejados, además estos tienden a caer hacia el centro del claro preexistente (Young and Hubbell 1991). Esto podría explicar por qué algunos claros tienden a expandirse y a estar agrupados, en vez de encontrarse distribuidos al azar (Asquith 2002).

Después de los disturbios locales se establece una secuencia mini sucesional, conocida como regeneración de fase de claro que culmina con el reemplazo del árbol del dosel que ha muerto, por uno ó varios árboles nuevos (Hubbell and Foster 1986). Esto significa, que el régimen del disturbio incrementa marcadamente la densidad de tallos de plantas jóvenes en comparación con áreas de no claro (Hubbell *et al*. 1999), por lo cual la variación temporal y espacial de la ocurrencia de claros afecta la estructura del bosque.

Así, si los claros no están distribuidos al azar sino que presentan agrupamiento, entonces la densidad de la vegetación del sotobosque, también estará autocorrelacionada a través del espacio evaluado.

A medida que pasa el tiempo ocurre una gran reducción de la densidad total de tallos debido al autorraleo natural ó aclareo diferencial de la vegetación (*natural thinning* en inglés) (Hubbell *et al*. 1999, Melo and Vargas 2003, Coomes and Allen 2007). En esta etapa se establecen procesos competitivos que pueden influir sobre la estructura espacial de los árboles que se van estableciendo en el dosel. No obstante, se debe tener en cuenta que la estructura espacial del dosel es el resultado de una larga historia de vida sobre la cual han influido múltiples factores, además de los procesos competitivos.

Según el análisis anterior, la fracción puramente espacial de la variación de la estructura del bosque puede ser el reflejo de procesos dinámicos y disturbios pasados de la vegetación; no obstante, nuestro muestreo de la estructura del bosque y de las condiciones lumínicas fueron estáticas en el tiempo, es decir, se midieron solamente una vez durante el levantamiento de la parcela. Pero estas variables cambian continuamente, por lo cual nuestra información es en realidad muy limitada para inferir sobre los procesos sucesionales y dinámicos del bosque. Por tal razón, estudios que contemplen mediciones de la estructura y de la variabilidad lumínica a través del tiempo, podrían aumentar el porcentaje de explicación de la varianza de la estructura que está relacionada con el espacio y nuestra capacidad para comprender el efecto de la dinámica del bosque sobre su estructura. En estos estudios sería útil evaluar además la frecuencia de creación de claros, su tamaño, la tasa de mortalidad de los árboles remanentes y el efecto del tamaño de claros sobre el reclutamiento de plantas, entre otros (Runkle 1982, Brokaw 1985, Sheil and May 1996, Wells *et al*. 2001).

Fracción Ambiental

Los resultados de esta investigación son similares a los encontrados por He *et al.* (1996), quienes estudiaron entre otras variables, la heterogeneidad de la abundancia de árboles en 50 ha de un bosque lluvioso tropical de Malasia. Ellos encontraron características comunes en los resultados de la partición de la varianza para esta variable, como por ejemplo, un pequeño porcentaje de explicación debida solo al ambiente, un alto

porcentaje al espacio y una gran proporción indeterminada. La baja proporción explicada por el ambiente en el estudio de He *et al* (1996) fue atribuida a tres causas: 1) la ausencia de factores dominantes que controlan el ambiente, 2) la topografía relativamente plana del área de estudio, la cual es típica de los bosques lluviosos tropicales de tierras bajas y 3) la no inclusión en el estudio de variables claves del ambiente. Las 10 ha de la parcela Amacayacu también presentan una topografía relativamente plana, pero a diferencia del estudio citado, las variables topográficas (altitud y curvatura) explicaron una proporción más alta de la variación de la estructura del bosque; en efecto, según los análisis geoestadísticos, éstas fueron las variables que presentaron los rangos más altos de autocorrelación espacial (Tabla 4). Posiblemente por esta razón y por otras como la inclusión de variables edáficas y lumínicas, en el presente estudio el puro ambiente y el ambiente espacialmente estructurado explicaron una mayor proporción de la variación que en el bosque de Malasia. En un bosque de 25 ha de la Amazonía ecuatoriana (Yasuní) también se encontró que la partición de nichos topográficos contribuyó a la variación de la estructura, la cual cambia desde los valles hasta las crestas de las montañas, de tal forma que los valles estuvieron representados por especies de menor altura, pocos individuos y menor área basal (Valencia *et al*. 2004).

En el presente estudio se encontró una gran diferencia entre las fuentes que explican la variación de la estructura del dosel y del sotobosque; en primer lugar, el ambiente espacialmente estructurado explicó una proporción mucho mayor de la variación de la estructura del sotobosque que del dosel (dosel = 1.9% y sotobosque = 19.5%, Figura 12). Así mismo, las únicas variables edáficas que resultaron significativas (Ca y P), sólo lo fueron para la estructura del sotobosque. La menor relación entre la estructura de la vegetación del dosel y las variables ambientales evaluadas, podría ser el resultado de la incidencia de un conjunto de factores cada vez mayor, a medida que pasa el tiempo y la vegetación se desarrolla, lo cual “diluye” el efecto de cada factor individual y aumenta la variabilidad aleatoria de la vegetación más antigua de dosel (49% para el sotobosque y 75.9% para dosel). En consecuencia, los factores ambientales que varían a escalas espaciales muy finas ó micrositios afectarían principalmente la vegetación del sotobosque, mientras que la estructura de la vegetación del dosel estaría más afectada por factores ambientales que exhiben patrones espaciales que varían a escalas más grandes.

La variación sustancialmente mayor de la estructura del sotobosque en función del ambiente espacialmente estructurado, así como la significancia de las variables edáficas

sobre este componente del bosque, indican su mayor dependencia de las variables ambientales del micrositio. Las plantas del sotobosque tienen acceso limitado al espacio de crecimiento, tanto aéreo como subterráneo, pues están confinadas a vivir en ambientes con baja disponibilidad de luz y a explotar solo las porciones superiores del suelo. Por ello, son más vulnerables a la variación ambiental y a la oferta de recursos que las plantas del dosel, las cuales tienen acceso a mayores niveles de luz y pueden explotar un volumen de suelo significativamente superior, lo cual mejora su acceso a agua y nutrientes, entre otros. Estos resultados están de acuerdo con los encontrados por Duque *et al*. (2002), en bosques de tierra firme del Caquetá (Amazonia Colombiana), donde las especies del sotobosque tuvieron mejor correlación con los suelos que los árboles del dosel.

No obstante, en nuestros resultados se evidencia, que hay una correlación negativa entre la estructura del sotobosque y el fósforo (Figuras 6 y 11); en los mapas espaciales se observa que en las áreas donde existe mayor número de individuos del sotobosque (CP1 Sotobosque) hay menor cantidad de este elemento. El muestreo de suelos se realizó en la capa de 0-10 cm de profundidad, donde es mayor la densidad de raíces del sotobosque. Posiblemente, las raíces de la vegetación del sotobosque extraen el P del suelo de manera más activa donde existe mayor ocupación por esta categoría estructural, y por tal razón hay menor nivel de P en el suelo. Adicionalmente, para este bosque en específico la transferencia de nutrientes podría ser un mecanismo muy importante para su conservación, y por esta razón el nutriente en cuestión no es limitante para árboles del sotobosque de mayor porte (5 a 10 cm de DAP). Vitousek and Sanford (1986) argumentaron que el grado de transferencia de fósforo – de las hojas senescentes a otros tejidos vivos de la planta- varía de acuerdo al tipo del bosque, y parece ser más alto en los bosques tropicales (bosques que crecen sobre suelos muy pobres en P, como por ejemplo Oxisoles y Ultisoles). La tendencia, en los bosques tropicales, hacia una utilización más eficiente del fósforo parece estar relacionada con una transferencia más eficaz de este elemento antes de que la hoja se desprenda del árbol.

Finalmente, el uso de combinaciones de las variables ambientales y funciones de orden más alto, podría reflejar relaciones no lineales entre la variación ambiental y la estructura del bosque, pues en el presente estudio se encontró que la relación lineal entre la estructura y el ambiente fue relativamente débil, con un porcentaje máximo de variación explicada de 4% (Figura 4). Por ejemplo, en un estudio hecho en bosques lluviosos de

Costa Rica, la variación de la composición florística de pteridofitas explicada por el ambiente incrementó moderadamente cuando se incluyeron polinomios de las variables ambientales (Jones *et al.* 2008).

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación contó con la financiación parcial de COLCIENCIAS (CT 1118-333-18676), Center for Tropical Forest Science (CTFS; subcontrato # 08-440- 0000137735) y el Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI.

Agradezco en especial a mi director Flavio Humberto Moreno Hurtado, a los profesores Álvaro Duque Montoya y Kenneth Roy Cabrera por su constante asesoría y orientación, así como a los demás profesores de la Maestría en Bosques y Conservación Ambiental, quienes realizaron aportes muy valiosos a mi vida profesional, académica y personal.

Agradezco también al Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI por la determinación del material botánico; y al Parque Nacional Natural Amacayacu por proveer soporte logístico. Además, a los estudiantes de la Universidad Nacional de Colombia, en especial a Bayron Rafael Calle Rendon y a la comunidad indígena de Palmeras que participaron en las actividades de campo.

De manera muy especial, a mi familia, Edinson Palacios Mosquera y a los amigos de siempre, porque me brindaron ánimo, apoyo y alegría además de la fortaleza necesaria para seguir adelante.

BIBLIOGRAFÍA

AKAIKE, H. 1977. On entropy maximization principle. In: Krishnaiah, P.R. (ed.) Applications of statistics, pp. 27-41. North-Holland Publishing Company, Amsterdam, NL.

AMAYA, M. M., STILES, G. F., AND RANGEL, C. J. 2001. Interacción planta- colibrí en Amacayacu (Amazonas, Colombia): una perspectiva palinológica. Caldasia 23(1): 301-322.

ASQUITH, N.M. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. En: GUARIGUATA M. R. & KATTAN G. H. (eds). Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales. Capítulo 16. Editorial LUR, Cartago Costa Rica. p. 383-386.

AUSTIN, M. P., PAUSAS, J. G. AND NICHOLLS, A. O. 1996. Patterns of tree species richness in relation to environment in southeastern New South Wales, Australia. Australian Journal Ecology 21: 154-164.

BARRETO, J. S. 2009. Variación florística de especies arbóreas a escala local en bosques de tierra firme, Amazonia Colombiana. Trabajo de grado Maestría en Bosques y Conservación Ambiental, Departamento de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Colombia, Medellín.

BEBBER. D., BROWM. N., SPEIGHT. M., MOURA-COSTA. P. AND WAI Y. 2002. Spatial structure of light and dipterocarp seedling growth in a tropical secondary forest. Forest Ecology and Management 157: 65-75.

BLANCHET, G., LEGENDRE, P. AND BORCARD, D. 2007. Forward selection of explanatory variables. Ecology 89(9): 2623-2632.

BORCARD, D., LEGENDRE, P. AND DRAPEAU, P.1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. Ecology 73:1045–1055.

BORCARD, D. AND LEGENDRE, P., 1994. Environmental control and spatial structure in ecological communities: an example using Oribatid mites (Acari, Oribatei). Environ. Ecol. Stat. 1: 37-61.

BORCARD, D. AND LEGENDRE, P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. Ecological Modelling 153: 51-68.

BROKAW, N. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. Ecology 66:682-687.

CARTER, M. R. AND GREGORICH, E. G. 2007. Soils sampling and methods of analysis. Canadian society of soil science. Second edition. 896 pag.

CASTRO, M. 2003. Ensayo sobre tipología de suelos colombianos. Énfasis en génesis y aspectos ambientales. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 27(104): 319-341.

CHAMORRO, C. 1989. Biología de los suelos del Parque Nacional Natural Amacayacu y zonas adyacentes (Amazonia, Colombia). Colombia geográfica 15: 45-63.

CLARK, D.B., CLARK, D.A, RICH, P.M, WEISS, S. AND OBERBAUER, S.F. 1996. Landscape-scale evaluation of forest structure and understorey light environments in a neotropical lowland rain forest. Can. J. For Res. 26: 747-757.

CLARK, D.B., CLARK, D.A. AND READ, J.M. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. Journal of Ecology 86: 101-112.

CLARK, D. B. AND CLARK, D. A. 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. Forest Ecology and Management 137: 185-198.

COOMES, D. A. AND ALLEN, R. B. 2007. Mortality and tree-size distributions in natural mixed-age forest. Journal of Ecology 95: 27-40.

CONDIT, R. 1998. Tropical forest census plots. Springer-Verlag, Berlin.211 p.

CONDIT, R. 2004. Local variation in canopy disturbance and soil structure. En: LOSOS, E. AND LEIGH, E. (eds). Tropical forest diversity and dynamism. Parte 4. The University of Chicago Press, United States of América. P 175-176.

CRONQUIST, A. 1981. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. The New York Botanical Garden. Columbia University Press. 1262 p.

DENSLOW, J. S. 1995. Disturbance and diversity in tropical rain forests: the density effect. Ecological Applications 5(4): 962-968.

DIGGLE, P. J. AND RIBEIRO, P. J. 2007. Models based Geostatistics. Springer Science Business Media, New York -USA. 227 p.

DUQUE, A.; SÁNCHEZ, M.; CAVELIER, J.; DUIVENVOORDEN, J.F. 2002. Different floristic patterns of woody understorey and canopy plants in Colombian Amazonia. Journal of Tropical Ecology 18: 499-525.

FORTIN, M. J. AND DALE, M. 2006. Spatial Analysis. A guide for ecologists. Cambridge University Press. 365 p

GALLARDO, A. 2006. Geostadística. Ecosistemas: revista científica y técnica de ecología y medio ambiente. 15 (3):48-58.

GILBERT, G. 2002. Interacciones entre microorganismos y plantas. En: GUARIGUATA M. R. & KATTAN G. H. (eds). Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales. Capítulo 18. Editorial LUR, Cartago Costa Rica. p. 435-465.

GRIFFITH, M. B., KAUFMANN, P. R., HERLIHY, A. T., AND HILL, B. H. 2001. Analysis of macroinvertebrate assemblages in relation to environmental gradients in rocky mountain streams. Ecological Applications 11(2): 498-505.

GROSS, K., PREGITZER, K. AND BURTON, A. 1995. Spatial variation in nitrogen availability in three successional plant communities. Journal of Ecology 83: 357-367.

HAIR, F.J., ANDERSON, E.R., TATHAM, L.R. AND BLACK, C.W. 1999. Análisis Multivariante. Prentice Hall Iberia, Madrid, España. Pag 63-74.

HARMS, K. E., CONDIT, R., HUBBELL, S. P. AND FOSTER, R. B. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a neotropical forest. Journal of Ecology 89: 947-959.

HARTSHORN, G. S. 1980. Neotropical forest dynamics. Biotropica 12 (2): 23-30.

HE, F., LEGENDRE, P. AND LAFRANKIE, J. 1996. Spatial pattern of diversity in a tropical rain forest in Malaysia. Journal of Biogeography 23: 57-74.

HEMIVIEW User Manual Versión 2.1. 1999. Delta- T Devices Instruments for environmental and industrial measurement, Universidad de Kansas, U.S.A.

HOLDRIDGE, L. R. 1979. Ecología basada en zonas de vida. IICA, San José. Costa Rica. 197 p.

HUBBELL, S. AND FOSTER, R. 1986. Plant Ecology. M. J. Crawley Ed. Blackwell scientific, Oxford. 77-96 p

HUBBELL, S., FOSTER, R., O´BRIEN, S., HARMS, K., CONDIT, R., WECHSLER, B., WRIGHT, S. AND LAO, S. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a Neotropical forest. Science 283: 554-557.

HUGUETT, A., GALVIS, J. AND RUGE, P. 1979. Geología. En: Proradam. La Amazonia Colombiana y sus recursos. IGAC-CIAF-FFAA. Bogotá. 29-92 p.

JACKSON, R. AND CALDWELL, M. 1993. The scale of nutrient heterogeneity around individual plants and its quantification with geostatistics. Ecology 74: 612-614.

JONES, M. M., TUOMISTO, H., BORCARD, D., LEGENDRE, P., CLARK, D. B. AND OLIVAS, P. C. 2008. Explaining variation in tropical plant community composition: influence of environmental and spatial data quality. Oecologia 155: 593-604.

JONCKHEERE, I., NACKAERTS K., MUYS, B. AND COPPIN, P. 2005. Assessment of automatic gap fraction estimation of forest from digital hemispherical photography. Agricultural and forest meteorology 132: 96-114.

KABAKOFF, R. AND CHAZDON, R. 1996. Effects of canopy species dominance on understorey light availability in low-elevetion secondary forest stand in Costa Rica. Journal of Tropical Ecology 12: 779-788

KAPOS. V., PALLANT. E., BIEN. A. AND FRESKOS. S. 1990. Gap frequencies in Lowland rain forest sites on constranting soils in Amazonian Ecuador. Biotropica 22 (3): 218-255.

LAURANCE, W.F., FEARNSIDE, P.M., LAURANCE, S.G., DELAMONICA, P., LOVEJOY, T.E., RANKIN DE MERONA, J.M., CHAMBERS, J.Q., GASCON, C., 1999. Relationship between soils and Amazon forest biomass: a landscape-scale study. Forest Ecology and Management 118:127-138.

LECHOWICS, M AND BELL, G. 1991. The Ecology and genetics of fitness in forest plants. II. Microspatial heterogeneity of the edaphic environment. Journal of Ecology 79: 687-696.

LEGENDRE, P. AND FORTIN, M. J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. Vegetatio 80: 107-138.

LEGENDRE, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm?. Ecology 74: 1659–1673.

LOSOS, E. AND CTFS Working Group. 2004. The structure of tropical forest. En: LOSOS, E. AND LEIGH, E. (eds). Tropical forest diversity and dynamism. Capítulo 6. The University of Chicago Press, United States of América. P 69-79.

LUGO, A. E. AND SCATENA, F. N. 1996. Background and catastrophic tree mortality in tropical moist, wet, and rain forests. Biotropica 28: 585-599.

MARTINEZ-RAMOS M., ALVAREZ-BUYLLA E., SARUKHÁN J. AND PIÑERO D. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. Journal of Ecology. 76: 700-716.

MELO, O. & VARGAS, R. 2003. Evaluación ecológica y silvicultural de ecosistemas boscosos. Universidad del Tolima, CRQ, Carder, Corpocaldas, Cortolima. Ibague. 235 p.

MONTGOMERY, R. A. AND CHAZDON, R. L. 2001. Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. Ecology, 82 (10): 2707-2718.

MONTGOMERY, R. A. 2004. Effects of understory Foliage on Patterns of Light Attenuation near the Forest Floor. Biotropica, 36(1): 33-39.

NICOTRA, A. B., CHAZDON, R. L, IRIARTE, S. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. Ecology 80: 1908-1926.

OKUDA, T., ADACHI, N., SUZUKI, M., HUSSEIN, N., MANOKARAN, N., SAW, L., SHARIFF, A. AND ASHTON, P. 2004 Local variation of canopy structure in relation to soils and topography and the implications for species diversity in a rainforest of peninsular Malasya. En: LOSOS, E. AND LEIGH, E. (eds). Tropical forest diversity and dynamism. Capítulo 15. The University of Chicago Press, United States of América. P 221-241.

PALMIOTTO, P., VOGT, K., ASHTON, M., ASHTON, P., VOGT, D., LAFRANKIE, J.,SEMUI, H. AND LEE. H. 2004 Linking canopy gaps, topographic position and edaphic variation in a tropical rainforest: implications for species diversity. En: LOSOS, E. AND LEIGH, E. (eds). Tropical forest diversity and dynamism. Capítulo 14. The University of Chicago Press, United States of América. P 195-221.

R DEVELOPMENT CORE TEAM (2006) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, ISBN 3–900051-07-0, http://www.R-project.org.

RUDAS, A. AND A. PRIETO. 1998. Análisis florístico del Parque Nacional Natural Amacayacu e isla Mocagua. Caldasia 20: 142–172.

RUDAS, A., AND PRIETO. A. 2005. Flórula del Parque Nacional Natural Amacayacu, Amazonas, Colombia. Monographs in systematic botany from the Missouri Botanical Garden. 99.

RUNKLE, J. 1982. Patterns of disturbance in some old- growth mesic forest of eastern North America. Ecology 63:1533-1546.

SALDARRIAGA, J. G., WEST, D. C., THARP, M. L. AND UHL, C., 1988. Long term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. Journal of Ecology 76: 938 - 958.

SCHABENBERGER, O. AND PIERCE, F. 2002.Contemporary Statistical Models for the plant and soil sciences. CRC PRESS. 738 p.

SHEIL, D. AND MAY, R. 1996. Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. Journal of Ecology 84:91-100.

SIDELOOK 1.1. Nobis, M. 2005. Imaging software for the analysis of vegetation structure with true-colour photographs; http://www.appleco.ch.

TER BRAAK, C. J. F. 1995. Ordination. Pages 91-173 in R. H. G. Jongman, C. J. F ter Braak, and O. F R. van Tongeren, editors. Data analysis in community and landscape ecology. New edition. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

TER BRAAK, C. J. F. AND SMILAUER, P.2002. CANOCO reference manual and Canoco Draw for windows user's guide. Software for canonical community ordination. Version 4.5. Centre for Biometris, Wageningen.

TER STEEGE, H., JETTEN, V. G., POLAK, A. M. AND WERGER, M. J. A. 1993. Tropical rain forest types and soil factors in a watershead area in Guyana. Journal of Vegetation Science 4: 705-716.

TUOMISTO, H. AND RUOKOLAINEN, K. 1993. Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along an edaphic gradient in an Amazonian rain forest. Journal of Vegetation Science 4: 25-34.

TUOMISTO, H., RUOKOLAINEN, K., KALLIOLA R., LINNA, A., DAN- JOY, W. AND RODRIGUEZ, Z. 1995. Dissecting Amazonian biodiversity. Science 269:63-66.

TURNER, I. M. 2001. The ecology of trees in the tropical rain forest. Cambridge University press. New York. 298 pag.

VALENCIA, R., FOSTER, R. B., VILLA, G., CONDIT, R., SVENNING, J. E., HERNÁNDEZ, C., ROMOLEROUX, K., LOSOS, E., MAGARD, E., AND BALSLEV, H. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. Journal of Ecology 92: 214-229.

VALVERDE, T. AND SILVERTOWN J. 1997. Canopy closure rate and forest structure. Ecology 78 (5): 1555-1562.

VITOUSEK, P. AND SANFORD, R. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. Annual review of ecology and sistematics 17: 137-167.

WELLS, A., DUNCAN, R. AND STEWART, G. 2001. Forest dynamics in Westland, New Zealand: the importance of large, infrequent earthquake-induced disturbance. Journal ecology 89: 1006–1018.

WHITMORE, T. C. 1998. An introduction a Tropical Rain Forest. Clarendon Press, Oxford. Second edition p 110.

YAMADA, T., YAMAKURA, T. AND LEE, H. 2000. Architectural and allometric differences among *Scaphium* species are related to microhabitat preferences. Functional Ecology 14: 731-737.

YOUNG, T. AND HUBBELL, S. 1991. Crown asymmetry treefalls and repeat disturbance of broad leaved forest gaps. Ecology 72:1464-1471.