

Aplicación de algunas técnicas de muestreo en el análisis de la vegetación de Chile Central*

The use of some sampling techniques in the analysis of Central Chile vegetation

JUAN J. ARMESTO y JULIO R. GUTIERREZ

Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile, y Laboratorio de Ecología, Instituto de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile.

(Recibido el 18 de enero de 1980/6 de marzo de 1980)

ARMESTO, J.J., GUTIERREZ, J.R. Aplicación de algunas técnicas de muestreo en el análisis de la vegetación de Chile Central. (The use of some sampling techniques in the analysis of Central Chile vegetation). *Arch. Biol. Med. Exp.* 13: 403-412, 1980.

The application of some sampling techniques in plant populations and communities of Central Chile is critically evaluated. The first section of this work concerns with intra—and inter-population variations in morphological characters. As an example, the latitudinal size variation of *Acacia caven* pods is analyzed. Importance of the sample size for comparing highly variable populations is emphasized. Another case discussed is the spatial distribution of plant populations. For *Muehlenbeckia hastulata* and *Acacia caven* populations colonizing open habitats of Central Chile, it is shown that results are dependent on the plant's dimensions and density. Pielou's method is proposed as more appropriate for detecting intra— and inter-specific competition. This model yields a positive linear relation between nearest-neighbor distances and plant sizes. The hypothesis that competition results in a regular pattern of individuals in the field is criticized.

The second section, which deals with sampling in plant communities, discuss formerly the validity of Minimal Area concept. Lack of an appropriate statistical method for establishing the borders of natural communities is pointed out. With regard to the abundance measures, their applicability in the study of matorral vegetation is analyzed. It is concluded that cover, if it is not possible to measure Biomass or productivity, is the best estimator of species abundance in such type of community. A new method of measuring cover applicable to matorral, as well as other types of vegetation, is described. Finally, the techniques of Gradient Analysis of vegetation are briefly explained. This kind of analysis has been rarely used in Chilean vegetation studies. Examples are shown that indicate the valuable information about the factors controlling the distribution and abundance of species and life-forms along environmental gradients that can be obtained from Gradient Analysis.

La primera etapa de todo trabajo ecológico consiste en la transformación de las observaciones hechas en el terreno, en un conjunto de datos que puedan ser manipulados matemáticamente con el objeto de describir, comparar, o bien, aceptar o refutar hipótesis. La recolección de este conjunto de datos en la naturaleza se denomina

muestreo. Esta etapa es determinante en el cumplimiento de los objetivos teóricos planteados por el investigador.

Para elegir entre los numerosos métodos de muestreo, el ecólogo debe pesar la bondad de una determinada técnica de muestreo y la factibilidad de aplicarla al problema biológico que está analizando. El

* Trabajo presentado en el Coloquio "Aplicación de Métodos Cuantitativos en Ecología de Poblaciones y Comunidades". (Santiago, 2 y 3 de agosto de 1979).

desconocimiento de un espectro suficientemente vasto de métodos, o de las propiedades y limitaciones de una técnica dada, pueden resultar en la elección de un método inapropiado para el estudio de un problema particular, o la aplicación reiterativa de una técnica de muestreo a situaciones ecológicas diversas.

Por otra parte, la experiencia de los investigadores en el terreno, ha mostrado que una mayor sofisticación de las técnicas de muestreo empleadas no necesariamente resulta en una mayor precisión de los datos o en un aumento de la información recopilada. Más aún, enfrentado a dos métodos de muestreo que conducen a resultados semejantes, pero que difieren en su complejidad, es aconsejable escoger el procedimiento más simple. En este sentido, la elección de una técnica particular deberá considerar el esfuerzo invertido y la recompensa conseguida en términos del aprovechamiento de los datos.

Hasta la fecha, la mayoría, si no todos los análisis y críticas de los métodos de muestreo tradicionales en vegetación, se basan en resultados obtenidos en comunidades de plantas frecuentemente muy distintas a las encontradas en Chile (e.g. 1-5). Los métodos de muestreo más conocidos provienen de las escuelas europeas y norteamericanas, que han desarrollado esas técnicas con el propósito de estudiar las comunidades de bosques boreales, muy homogéneas en cuanto a las formas de vida representadas, y donde los individuos y los estratos de la vegetación son claramente identificables (cf. 3). La vegetación de Chile central, en cambio, es un matorral esclerófilo, caracterizado por una gran diversidad de formas de vida presentes (52, 63), en el cual, la mayoría de las veces, no es posible reconocer estratos ni plantas individuales. Por esta razón, sería de enorme importancia examinar críticamente la aplicación de técnicas conocidas al estudio de la vegetación chilena, así como desarrollar las modificaciones necesarias para su adaptación a las características de dichas comunidades. El presente trabajo constituye un primer aporte al cumplimiento de este objetivo, y corresponde, fundamentalmente, a nuestra propia experiencia en el muestreo de la vegetación

en Chile central. Primeramente, discutiremos el uso de algunas técnicas de muestreo en problemas ecológicos relacionados con poblaciones, y en la segunda parte del trabajo nos referiremos al estudio de comunidades vegetales.

POBLACIONES

Variación dentro y entre poblaciones

En general, al estudiar poblaciones localizadas en diferentes hábitats es esperable encontrar diferencias morfológicas y fisiológicas entre ellas, que representen adaptación a situaciones ecológicas distintas (e.g. 6-8). La magnitud de la diferenciación entre poblaciones dependerá tanto de la diversidad de situaciones ecológicas a que los individuos se ven enfrentados, como del nivel de aislamiento reproductivo entre ellas (7, 9-10). Sin embargo, al comparar varias poblaciones, muchas veces es necesario tomar en cuenta la variación de caracteres entre los individuos dentro de cada población. Si la varianza intra-poblacional, en un determinado carácter es muy grande, las diferencias entre los valores promedios de poblaciones pueden carecer de significado. El aumento del tamaño de la muestra (es decir, el número de individuos considerados) disminuye el valor de la varianza dentro de la población (4). Esta situación muchas veces no es analizada antes de llegar a conclusiones sobre diferencias detectadas entre plantas de una especie que crece en distintos hábitats.

Recientemente hemos estudiado la variación geográfica en el tamaño de las vainas de *Acacia caven* (11). Dos consideraciones sobre el análisis de la variación entre poblaciones resaltan de este estudio: En primer lugar existe una gran variación en el tamaño de las vainas entre los individuos de una población, y aun dentro de un mismo individuo (Tabla 1). Este resultado sugiere la necesidad de analizar un gran número de árboles dentro de una población para compararla con otras. Un criterio recomendable para decidir el tamaño de la muestra, apropiado para hacer comparaciones confiables, consiste en el estudio del decrecimiento de la varianza hasta que la media llega a un valor relativamente constante (1,4; Fig. 1).

TABLA I
Análisis de varianza para el promedio de longitud de las vainas de una población de *Acacia caven* localizada en Los Dominicos, Santiago

Arbol	N	Longitud de las vainas		
		\bar{X} (mm)	σ^2	rango
1	25	54.23	111.72	28.5 - 71.9
2	26	44.88	34.32	32.4 - 54.4
3	14	43.14	47.35	33.2 - 51.4
4	27	56.77	95.84	39.9 - 71.9
5	20	45.98	151.29	21.2 - 69.2
6	32	46.76	62.09	29.0 - 64.7
7	26	54.16	67.73	23.6 - 63.0
8	25	68.92	48.58	58.4 - 87.0
9	16	48.41	34.22	37.3 - 60.1
10	26	58.14	21.81	45.6 - 66.2

$$F_{12,226} = \frac{\sigma^2 \text{ entre árboles}}{\sigma^2 \text{ dentro árboles}} = 64.75; p < 0.001$$

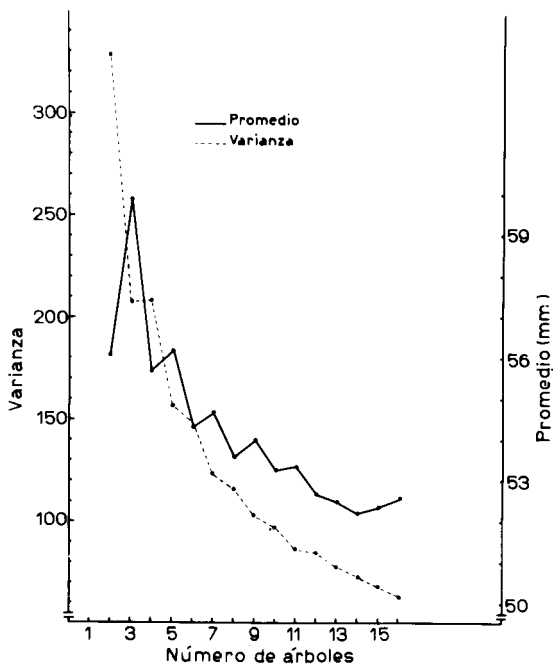


Fig. 1: Decrecimiento de la varianza (línea discontinua) al aumentar el tamaño de la muestra (número de árboles considerados) para el cálculo de la longitud media de las vainas de una población de *Acacia caven* (línea continua), localizada en Los Dominicos, Santiago. Cuando el número de la muestra es alrededor de 15 árboles, la varianza es mínima y el promedio llega a ser constante.

Distribución espacial

La distribución espacial es el orden particular con que los individuos de una población de plantas se encuentran localizados en el terreno. Con el propósito de estudiar el tipo de distribución de las plantas en un

área, ésta se ha analogado con la distribución de puntos en un plano (12). La probabilidad de que un área pequeña (dA) del plano contenga un punto (P(1)) es

$$P(1) = m dA \quad (1)$$

donde m es la densidad media de puntos en el plano. Si se extiende este cálculo para n puntos resulta:

$$P(n) = \frac{m^n}{n!} e^{-m} \quad (2)$$

fórmula que corresponde a la distribución de Poisson (12). Para aplicar este modelo en el terreno, debe subdividirse el área de muestreo en subunidades más pequeñas (cuadrados), encontrándose que éstas contienen diferentes números de individuos. La frecuencia de cuadrados con 0, 1, 2, 3 o más individuos puede ser comparada con las probabilidades calculadas de acuerdo a la ec. (2) o frecuencias esperadas. Si las frecuencias observadas no difieren significativamente de las esperadas, la distribución de las plantas es al azar. Cuando el número de cuadrados vacíos y con muchos individuos superan las frecuencias esperadas, la distribución es agrupada. En el caso opuesto la distribución es regular.

Numerosos son los trabajos en que se ha analizado el tipo de distribución de las plantas en poblaciones naturales (e.g. 12-25). Generalmente, la distribución agrupada de las plantas ha sido asociada a factores microclimáticos que favorecen la

germinación de las plántulas (23-24, 26), a la existencia de reproducción vegetativa, o con la caída de semillas muy cerca de las plantas parentales (26). Por otra parte, se ha planteado que las distribuciones regulares serían el resultado de la competencia entre las plantas (20-22, 27). Así, también, varios autores (13, 18, 24, 28) han encontrado que la distribución de las plantas de una población cambia con la edad de ésta. En poblaciones de individuos jóvenes es común encontrar distribuciones agrupadas, mientras que en poblaciones maduras las

distribuciones llegan a ser al azar o regulares.

A pesar de su uso difundido, esta técnica ha sido fuertemente criticada, porque los resultados dependen tanto del tamaño de la unidad de muestreo como de la densidad y tamaño de las plantas (1, 4, 29). El estudio de la distribución espacial de poblaciones de *Muehlenbeckia hastulata* y *Acacia caven* que colonizan sitios alterados de Chile central, fundamenta adecuadamente las críticas a este tipo de análisis. En la Tabla 2 se muestra que, al variar el tamaño de la

TABLA 2
Análisis de la distribución espacial de *Muehlenbeckia hastulata* en un campo abandonado de la zona central de Chile, usando diferentes tamaños de cuadrado de muestreo (Armesto y Gutiérrez, datos no publicados)

Tamaño del Cuadrado (m ²)	Número de Cuadrados	Varianza/Promedio *	t	P
1	256	0.895	0.12	n.s.
2	128	1.080	0.62	n.s.
4	64	1.200	1.11	n.s.
8	32	1.180	0.72	n.s.
16	16	1.560	4.28	<0.001
32	8	2.560	2.89	<0.025
64	4	2.610	1.96	n.s.
128	2	0.014	0.68	n.s.

* Los valores mayores que 1.0 indican distribución agrupada; valores alrededor de 1.0 indican distribución al azar (cf. 4). n.s. = no significativo.

unidad de muestreo, cambia el valor de la razón varianza/promedio para la distribución de individuos por cuadrado; sólo a ciertos tamaños de cuadrado estos valores se apartan del esperado por azar. En el caso de *A. caven* (Tabla 3), al utilizar un mismo tamaño de cuadrado encontramos que en

aquellos lugares en que las plantas son de mayor tamaño y la densidad es más alta, la distribución es agrupada; en cambio, en los restantes casos no difiere del azar. Parece conveniente, entonces, tomar en cuenta esas limitaciones al interpretar resultados obtenidos por medio de esta técnica.

TABLA 3

Distribución espacial de *Acacia caven* en el sector de Los Dominicos, Santiago. Los muestreos se realizaron en tres sitios: en el sitio 1 se muestreó una parcela de 1.600 m², en los sitios 2 y 3 el área muestreada fue de 3.600 m². Todas las parcelas fueron subdivididas en una red de cuadrados de 4 x 4 m. Las frecuencias observadas de individuos por cuadrado fueron comparadas con las esperadas por la distribución de Poisson, mediante una prueba de χ^2 . Obsérvese que donde las plantas son de mayor tamaño y la densidad es más alta, la distribución espacial es agrupada.

	Densidad (ind. x há)	Tamaño de los Arbustos* \bar{X} (cm ²) \pm e.s. (N)	χ^2	P	Distribución
Sitio 1	230	37.55 \pm 4.95 (37)	0.10	n.s.	al azar
Sitio 2	137	no calculado	0.59	n.s.	al azar
Sitio 3	305	94.83 \pm 7.92 (110)	124.99	<0.001	agrupada.

* Radio de los troncos al cuadrado. Este valor es proporcional al volumen de la copa de los árboles. (Gutiérrez, datos no publicados).

Competencia

En plantas, las principales evidencias de competencia provienen de estudios realizados con especies de interés agronómico (e.g. 30-33). Dichas experiencias, realizadas en condiciones artificiales, han consistido, fundamentalmente, en la siembra de semillas de una o más especies, a diferentes densidades y con abastecimiento controlado de recursos. El resultado de la competencia, en esos casos, se expresa en el crecimiento, productividad o mortalidad diferencial de las poblaciones mezcladas con respecto a plantaciones puras (34).

En situaciones naturales, las condiciones son diametralmente opuestas a las experiencias reseñadas. El primer problema que se le presenta al investigador es la dificultad de manipular las variables ambientales; la segunda es la identificación del factor limitante y, por último, los plazos requeridos para detectar los efectos de la competencia en plantas de ciclo de vida largo, son demasiado prolongados. Por ello, el ecólogo, que intenta detectar competencia en el terreno, debe preguntarse por lo que esperaría observar en poblaciones de plantas genéticamente heterogéneas que han estado compitiendo.

Algunos ecólogos han respondido a esta pregunta sugiriendo que sería esperable encontrar un mayor espaciamiento relativo en plantas en competencia, respecto a una situación de no-competencia. En estudios de zonas semiáridas se ha asociado la ocurrencia de competencia con distribuciones regulares de individuos en el terreno (12, 20, 21, 27). Aun cuando esta situación podría ser cierta para plantas de cultivo, generalmente homogéneas en sus formas de crecimiento y características genéticas, su validez para plantas silvestres ha sido cuestionada (18-19, 25, 29, 35). Pielou (29) ha demostrado que si las plantas no son consideradas como puntos en un plano (ver sección anterior), sino como círculos de dimensiones variables, la relación propuesta entre competencia y distribución regular carece de sentido. Esta misma autora, en base a su modelo que trata a las plantas como círculos, propone una relación lineal positiva entre el tamaño de las plantas y la

distancia a sus vecinos más cercanos, es decir, el tamaño de plantas más cercanas entre sí, sería menor que el de individuos que se encuentran más alejados.

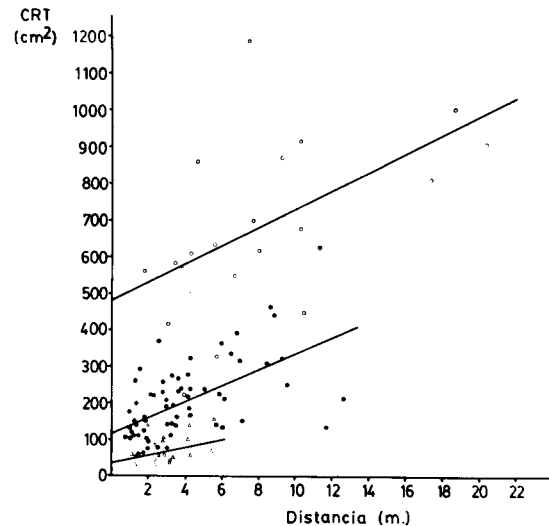


Fig. 2: Regresiones lineales entre la distancia de vecinos más cercanos y la suma de cuadrados de radios de sus troncos para tres poblaciones de *Acacia caven* localizadas en la zona central de Chile. Población 1, triángulos, $r = 0.35$, $p < 0.05$; población 2, círculos oscuros, $r = 0.57$, $p < 0.001$; población 3, círculos claros, $r = 0.54$, $p < 0.01$. Tomado de Gutiérrez y Fuentes (36).

Este modelo, modificado por Gutiérrez y Fuentes (36), ha sido aplicado a poblaciones de *Acacia caven* (Fig. 2). Para tres poblaciones analizadas, la correlación entre la suma de áreas de troncos de vecinos cercanos y la distancia entre ellos es estadísticamente significativa, lo que es interpretado como evidencia de competencia intraespecífica. Sin embargo, para las mismas poblaciones no se encuentra una distribución regular de las plantas (25, 37).

El modelo propuesto por Pielou (29) ha mostrado ser aplicable a situaciones de competencia intra e interespecífica (38-40). De acuerdo con el tipo de vegetación analizada pueden usarse otras dimensiones diferentes al área de los troncos (e.g. superficie fotosintética, volumen de las plantas) como medida del tamaño de los individuos.

COMUNIDADES

Área mínima de muestreo

El área mínima es definida por Mueller-Dombois y Ellenberg (5) como el área más

pequeña en la cual la composición de especies de la comunidad que se está analizando está adecuadamente representada. El tamaño de la parcela de muestreo para una comunidad vegetal debería corresponder al área mínima calculada en función de la curva especies-área (Fig. 3). Al comienzo, el número de especies aumenta pronunciadamente a medida que se incrementa el área, hasta llegar a un punto en que el número de especies que se agregan a las presentes va disminuyendo, lo que produce un aplanamiento de la curva. Cain (41) propuso que el área mínima fuera definida por el punto de la curva en el cual un incremento del 100% en el área total muestreada corresponde a un aumento del 100% en el total de especies registrado. No obstante, ningún método estadístico apropiado ha sido desarrollado hasta ahora para definir objetivamente el área mínima (42). Tampoco es claro cómo las diferentes definiciones de área mínima propuestas (cf. 5) se relacionan con la estructura de la vegetación (1).

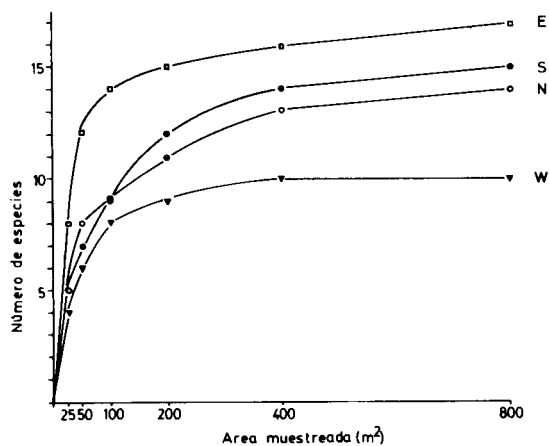


Fig. 3: Curvas especies-área para la vegetación de cuatro laderas con exposiciones Norte(N), Sur(S), Oeste(O) y Este(E), en la zona mediterránea de Chile. Tomado de Armesto (51). Ver el texto para una explicación.

La determinación de un área mínima de muestreo, tal como ha sido definida, presupone la existencia de cierto grado de homogeneidad dentro de las comunidades (43). Sin embargo, esta premisa no parece ser universalmente válida, como se desprende de numerosos análisis de comunidades

vegetales (4, 44, 45). Por otro lado, parece razonable que un aumento en el área de muestreo esté positivamente relacionado con un incremento de la heterogeneidad del hábitat (cf. 46), propiciando la coexistencia de un mayor número de especies (47).

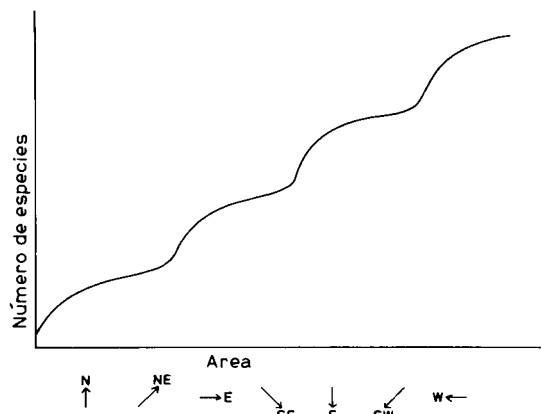


Fig. 4: Relación hipotética entre el área muestreada y el número de especies que se obtendría del muestreo de la vegetación en torno a un cerro. Cuando la exposición de la ladera cambia, como se muestra al pie del gráfico, el número de especies vuelve a aumentar en la forma de la típica curva especies-área. Ver el texto para una discusión.

A manera de ejemplo, si consideramos sólo la variable exposición al estudiar la vegetación en torno a un cerro, podría esperarse la siguiente situación teórica: Al muestrear una ladera se encuentra la típica curva especies-área, con un aumento inicial en el número de especies hasta acercarse a un plateau (Fig. 4). A medida que la exposición cambia, se produce un nuevo incremento en la relación especies-área, volviendo a repetirse esta situación al cambiar nuevamente la exposición de la ladera. Frente al caso mostrado en la Fig. 4, el ecólogo debe responder a la pregunta: ¿Cuántas comunidades está analizando? ¿Una? ¿Cuatro? De acuerdo con el concepto de área mínima podrían separarse cuatro comunidades. Pero esta definición podría estar en conflicto con otros criterios de definición de comunidades considerados igualmente válidos, por ejemplo, en base a las especies dominantes (3).

Medidas de abundancia

Algunas medidas de abundancia o importancia de las especies en una comunidad, comúnmente usadas en plantas, son: (i) *densidad*: número de individuos de una especie por unidad de área de suelo; (ii) *frecuencia*: porcentaje del total de muestras en que los individuos de una especie están presentes; (iii) *biomasa*: la masa total (peso seco) de materia orgánica vegetal presente en un tiempo dado por unidad de superficie de suelo; (iv) *productividad*: materia orgánica neta producida por fotosíntesis en un año; y (v) *cobertura*: porcentaje del área del suelo cubierta por el follaje de las plantas.

La densidad es una medida fácil de tomar en los casos en que los individuos de una población pueden ser fácilmente identificados y contados (e.g. árboles). Los valores de densidad pueden ser determinados contando individuos dentro de parcelas de muestreo, o a través del llamado "método de los cuartos" (48). Para el caso de hierbas y arbustos, esta medida de abundancia no parece aconsejable, debido, principalmente, a dos fuentes de error: la imprecisa identificación de los individuos que se encuentran frecuentemente formando grupos compactos, y la reproducción vegetativa que predomina muchas veces en estas plantas, lo que plantea dudas en torno al significado biológico del concepto "individuo" (1, 49).

La frecuencia, en cambio, puede ser fácilmente determinada para cualquier tipo de plantas, pues sólo está basada en registros de presencia o ausencia en las parcelas o puntos de muestreo. Sin embargo, su interpretación acarrea graves problemas, ya que esta medida es fuertemente dependiente, tanto de las condiciones de muestreo, i.e. tamaño y número de las parcelas, como de características propias de los individuos de las especies involucradas, i.e. tipo de distribución espacial, dimensiones de las plantas (1, 4).

Las medidas más apropiadas para estimar la importancia de las especies de una comunidad son, sin duda, biomasa y productividad, pues estos parámetros son proporcionales a la utilización de recursos ambientales por las plantas y a sus capaci-

dades fotosintéticas (49). Sin embargo, muchas veces puede ser muy costoso, tanto en tiempo como en esfuerzo, tomar estas medidas, especialmente en trabajos con vegetación arbórea o arbustiva. En estos casos es aconsejable el empleo de la cobertura como medida de abundancia. Ludwig *et al.* (50) han mostrado que existe una alta correlación entre las medidas de cobertura arbustiva y biomasa.

La cobertura puede ser determinada a través de distintos métodos. Uno de los más conocidos es el de "la línea interceptada" (cf. 5), que consiste en determinar el porcentaje de una cinta o línea extendida sobre el suelo, que es cubierto por el follaje de las especies. La dificultad principal de este método es la falta de un criterio que permita especificar, tanto el largo de la cinta como el número de veces que las medidas deben repetirse para una comunidad. También puede estimarse cobertura midiendo uno o dos diámetros de las copas y suponiendo que el follaje cubre un área circular o elíptica. Este procedimiento es bastante inexacto en vegetación densa, muy estratificada (e.g. matorral) o donde las plantas tienen formas irregulares.

Otro método de determinación de cobertura, que parece ser de aplicación más general, tanto en comunidades herbáceas como de matorral o boscosas, ha sido desarrollado por Armesto (51), adaptado del método del "intercepto de puntos" (5). Este consiste en disponer dentro de la parcela de muestreo una red de puntos separados entre sí por intervalos regulares. En cada punto se determina la o las especies que interceptan con su follaje una vara vertical levantada en ese punto, registrando, al mismo tiempo, su posición dentro de la parcela. Encerrando en un área los puntos vecinos en que una especie ha sido registrada puede construirse un mapa de coberturas de la parcela (ver Fig. 5), en el cual la superficie cubierta por cada especie puede ser calculada directamente usando un planímetro. El establecimiento del tamaño de la parcela y de las distancias apropiadas de separación entre los puntos interiores, dependerán de las dimensiones de las plantas. Indudablemente, en el caso de hierbas, las distancias pueden ser del orden de centíme-

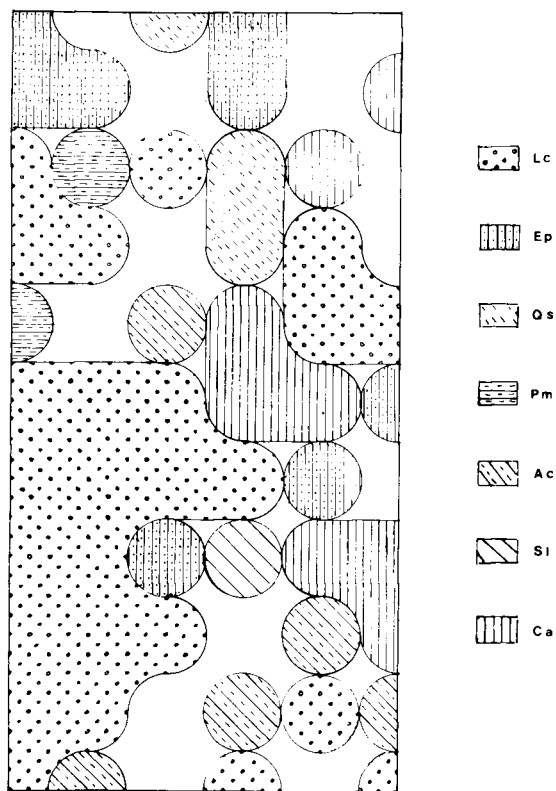


Fig. 5: Mapeo de la cobertura de la vegetación en una parcela de muestreo de 10x20 m. dentro de una comunidad vegetal de la Cordillera de la Costa en Chile central. Tomada de Armesto (51). Los diferentes achurados corresponden al área cubierta por las distintas especies. L.c.: *Lithraea caustica*; E.p.: *Escallonia pulverulenta*; Q.s.: *Quillaja saponaria*; P.m.: *Podanthus mitiqui*; A.c.: *Azara celastrina*; S.l. *Schinus latifolius*; C.a.: *Cryptocarya alba*.

tros, en tanto que para árboles o arbustos las distancias óptimas varían entre 1 y 4 metros. Lógicamente, a menor separación entre los puntos de la red aumenta la exactitud de la medición. Es importante notar que esta red puede ser "colocada" a distintos niveles de altura sobre el suelo, de acuerdo a la estratificación de la comunidad, obteniéndose así la cobertura de las especies en cada estrato. Para transformar las medidas de cobertura por estrato en un valor de cobertura relativa, único por especie en una comunidad, puede utilizarse la fórmula.

$$C_i = \frac{\sum_j x_{ij} x_j}{\sum_{ij} x_{ij} x_j} \times 100$$

donde C_i es la cobertura relativa de la especie i , x_{ij} es la cobertura absoluta de la especie i en el estrato j , y x_j es la contribución relativa del estrato j a la cobertura total de los estratos (52).

Una medida que combina la suma de los valores de densidad, frecuencia y cobertura relativas de las especies ha sido utilizada también como un Índice o Valor de Importancia (53-55). Esta medida fue desarrollada para comparar especies de comunidades muy homogéneas en cuanto a las formas de crecimiento representadas (i.e. bosques de coníferas, árboles de dimensiones similares), en las cuales no se presentan dificultades para el conteo de individuos y donde, en general, los individuos de diferentes especies no difieren significativamente en su distribución espacial. No parece adecuada entonces su aplicación en comunidades vegetales, donde estas condiciones no se cumplen, como por ejemplo, el matorral de Chile central (56).

Muchas veces, en lugar de las medidas antes mencionadas se prefiere usar estimaciones cualitativas (e.g. escala de cobertura-abundancia, de Braun-Blanquet, cf. 5) en el análisis de una comunidad vegetal. Tomando como base el compromiso que exige el muestreo, entre esfuerzo invertido e información recopilada, este tipo de estimaciones parecen ser más adecuadas que las medidas cuantitativas cuando la meta del muestreo es la descripción de comunidades. Sin embargo, nos parece que la obtención de valores cuantitativos de abundancia de las especies es imprescindible en el tratamiento estadístico necesario para comparar comunidades o verificar hipótesis sobre la estructura de la vegetación.

Comunidades en gradientes ambientales

El análisis de comunidades en gradientes ambientales desarrollado por Whittaker (3, 45) consiste esencialmente en determinar la forma en la cual las especies están distribuidas y cómo la estructura de la vegetación cambia a través de un gradiente continuo en algún parámetro o conjunto de parámetros abióticos. Este tipo de estudios considera relaciones entre las especies y los factores físicos del medio, que no son

relevantes para fines de clasificación de comunidades. En Chile, los análisis de vegetación han sido enfocados fundamentalmente en la clasificación de unidades vegetacionales (57-62), pero son escasos los estudios de la variación en la estructura de comunidades asociadas a gradientes ambientales (e.g. 51, 63-64).

Los métodos usados en el muestreo de comunidades, para el análisis de gradientes, son los descritos en las secciones previas, i.e. estimaciones de la abundancia de las especies en cuadrados de muestreo u otras unidades de muestreo (65). Estos muestreos se realizan en conjuntos de plantas relativamente homogéneas, midiendo, simultáneamente, variables abióticas, tales como temperatura, precipitación, altitud, topografía, tipo de sustrato, etc. Posteriormente, se grafica como variable dependiente la abundancia de las especies (o formas de vida) y como variable independiente uno de los factores físicos considerados en el análisis. Las muestras deben, para dicho propósito, mantenerse relativamente constantes para el resto de las variables ambientales.

Villagrán y Armesto (datos no publicados) han aplicado esta técnica al análisis de la vegetación a través de una gradiente altitudinal en la cordillera de Santiago (Fig. 6). En general, se observa que las curvas de distribución y abundancia tienen una forma

de campana de Gauss (cf. 45) y que los máximos de abundancia de las especies tienden a localizarse desplazados dentro del gradiente. Este tipo de diagramas pueden revelar interesantes patrones de distribución, posiblemente relacionados con la tolerancia de las especies a los factores ambientales involucrados en el gradiente, o con interacciones competitivas.

Armesto *et al.* (66) han analizado el cambio en la estructura de la vegetación en una gradiente de aridez de la zona central de Chile. En este trabajo los autores utilizan valores de radiación potencial incidente (67) como una medida de la aridez del ambiente. Los resultados muestran un reemplazo de las formas de vida dominantes de la comunidad, cambiando de especies siempre verdes esclerófilas a deciduas de verano a medida que el ambiente es más xérico.

AGRADECIMIENTOS

Expresamos nuestro agradecimiento al Dr. Humberto Maturana, cuyo estímulo nos llevó a emprender este estudio. Agradecemos también a Carolina Villagrán por permitirnos presentar algunos de sus datos no publicados. Mary K. Arroyo, Bernabé Santelices y Fabián Jaksic, hicieron comentarios y sugerencias que nos ayudaron a mejorar el manuscrito.

REFERENCIAS

1. GREIG-SMITH, P., *Quantitative plant ecology*. 2nd ed. Butterworths, Washington, 1964.
2. HANSON, H.C., CHURCHILL, E.D., *The Plant community*. Reinhold, New York, 1964.
3. WHITTAKER, R.H., (Ed.) *Handbook of Vegetation Science*, vol. 5. Dr. W. Junk Pub., The Hague, 1973.
4. KERSHAW, K.A., *Quantitative and dynamic plant ecology*. Amer. Elsevier, Londres, 1973.
5. MUELLER-DOMBOIS, D., ELLENBERG, H., *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. J. Wiley, New York, 1974.
6. STEBBINS, G.L., *Variation and Evolution in Plants*. Columbia, New York, 1950.
7. EHRLICH, P., RAVEN, P.H., *Science* 165: 1228, 1969.
8. GRANT, V., *The Origin of Adaptations*. New York, 1963.
9. SLATKIN, M., *Genetics* 75: 733, 1973.
10. CAISSE, M., ANTONOVICS, J., *Heredity* 40: 371, 1978.
11. GUTIERREZ, J.R., ARMESTO, J.J. *Int. J. Biometeor* 24, en prensa, 1981.

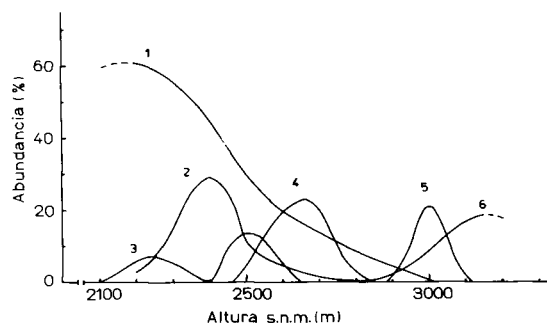


Fig. 6: Distribución y abundancia de seis especies arbustivas a través de un transecto altitudinal en el área de Farellones-La Parva (Villagrán y Armesto, datos no publicados). Ver el texto para una discusión. Las especies incluidas en la figura son: 1. *Chuquiraga oppositifolia*; 2. *Tetraglochin alatum*; 3. *Nardophyllum chilitricoides*; 4. *Nassauvia axillaris*; 5. *Anarthrophyllum gayanum*; 6. *Azorella monanthos*.

12. MAC ARTHUR, R.H., CONNELL, J.H., *The Biology of Populations*. J. Wiley, New York, 1966.
13. KERSHAW, K.A., *J. Ecol.* 46: 739, 1958.
14. KERSHAW, K.A., *J. Ecol.* 47: 31, 1959.
15. KERSHAW, K.A., *J. Ecol.* 48: 643, 1960.
16. GREIG-SMITH, P., *Ann. Bot.* 16: 293, 1952.
17. GREIG-SMITH, P. *J. Ecol.* 49: 695, 1961.
18. ANDERSON, D.J., *J. Ecol.* 59: 555, 1971.
19. ANDERSON, D.J., *En Statistical Ecology* (E.C. Pielou y G. Patil eds.). Pennsylvania, p. 271, 1971.
20. BEALS, E.B., *Ecology* 49: 759, 1968.
21. BARBOUR, M.G., *Ecology* 50: 679, 1969.
22. WOODSELL, S.R.J., MOONEY, H.A., HILL, A., *J. Ecol.* 57: 37, 1969.
23. HALL, J.B., *J. Ecol.* 59: 749, 1971.
24. GUTIERREZ, J., ARMESTO, J., *An. Mus. Hist. Nat. (Valpso.)* 10: 95, 1977.
25. GUTIERREZ, J., ARMESTO, J., *An. Mus. Hist. Nat. (Valpso.)* 11: 117, 1978.
26. KERSHAW, K.A., *Ecology* 44: 377, 1963.
27. KING, T.J., WOODSELL, S.R.J., *J. Ecol.* 61: 761, 1973.
28. GREIG-SMITH, P., CHADWICK, M.J., *J. Ecol.* 53: 465, 1965.
29. PIELOU, E.C., *J. Ecol.* 48: 575, 1960.
30. CLEMENTS, F.E., WEAVER, J.E., HANSON, H.C., *Plant Competition*. Carnegie Inst. Pub. N° 398, Washington, 1929.
31. BLACK, J.N., *Austr. J. Agric. Res.* 9: 299, 1958.
32. BLACK, J.N., *Austr. J. Agric. Res.* 11: 277, 1960.
33. YODA, K., KIRA, T., OGAWA, H., HOZUMI, K., *J. Biol. Osaka City Univ.* 14: 107, 1963.
34. HARPER, J.L., *J. Ecol.* 55: 242, 1967.
35. PIELOU, E.C., *J. Ecol.* 49: 255, 1961.
36. GUTIERREZ, J.R., FUENTES, E.R., *Oecol. Plant.* 14: 151, 1979.
37. GUTIERREZ, J., Factores intra e interespecíficos en la distribución local de *Acacia caven* (Mol.) H. et Arn. Tesis, Facultad de Ciencias, Univ. de Chile, 1977.
38. YEATON, R.I., CODY, M.L., *J. Ecol.* 64: 689, 1976.
39. YEATON, R.I., TRAVIS, J., LINSKY, E., *J. Ecol.* 65: 587, 1977.
40. BUSTAMANTE, R., SEREY, I., GUERRERO, I., *An. Mus. Hist. Nat. (Valpso.)* 11: 55, 1978.
41. CAIN, S.A., *Am. Mid. Nat.* 19: 573, 1938.
42. TRASS, MALMER, N., *En Handbook of Vegetation Science* (R.H. Whittaker, ed.), W. Junk. Pub., The Hague, p. 529, 1973.
43. WHITTAKER, R.H., *Communities and ecosystems*. Second Edition, Mc Millan, New York.
44. GOODALL, D.W., *Austr. J. Bot.* 9: 162, 1961.
45. WHITTAKER, R.H., *Biol. Rev.* 42: 207, 1967.
46. MAC ARTHUR, R.H., WILSON, E.O., *The theory of island biogeography*. Princeton, N. J., 1967.
47. MAC ARTHUR, R.H., *Biol. Rev.* 40: 510, 1965.
48. COTTAM, G., CURTUS, J.T., *Ecology* 37: 451, 1956.
49. WHITTAKER, R.H., *Science* 147: 250, 1965.
50. LUDWIG, J.A., REYNOLDS, J.F., WHITSON, P.D., *Am. Mid. Nat.* 94: 451, 1975.
51. ARMESTO, J. Análisis de la vegetación en un gradiente ambiental de la zona mediterránea de Chile. Tesis, Facultad de Ciencias, Univ. de Chile, 1977.
52. ARMESTO, J.J., MARTINEZ, J.A., *J. Ecol.* 66: 881, 1978.
53. CURTIS, J.T., MCINTOSH, R.P., *Ecology*, 32: 476, 1951.
54. MCINTOSH, R.P., *Science* 128: 115, 1958.
55. COTTAM, G., GOFF, F.G., WHITTAKER, R.H. *En Handbook of Vegetation Science* (R.H. Whittaker, ed.), Dr. W. Junk, The Hague, p. 193, 1973.
56. ARMESTO, J.J., GUTIERREZ, J.R., *Medio Ambiente*, en prensa, 1980.
57. PISANO, V.E., *Agronomía* 2: 30, 1956.
58. OBERDORFER, E., *Pflanzensoziologische studien in Chile*. J. Cramer, Weinheim, 1960.
59. SCHMITHUSEN, J., *Bonner Geog. Abh.* 17: 1, 1956.
60. MOONEY, H.A., SCHLEGEL, F., *Bol. Univ. Chile* 75: 27, 1966.
61. SEREY, I., VILLAGRAN, C., ZULETA, A., SOTO, C., *An. Mus. Hist. Nat. (Valpso.)* 7: 155, 1974.
62. VILLAGRAN, C. Vegetationsgeschichtliche und pflanzensoziologische untersuchungen im Vicente Perez Rosales Nationalpark (Chile). Dissertation, Univ. Göttingen, 1977.
63. PARSONS, D.J., *J. Ecol.* 64: 435, 1976.
64. RUNDEL, O.W., MAHU, M., *Flora* 165: 493, 1976.
65. WHITTAKER, R.H., *En Handbook of Vegetation Science* (R.H. Whittaker, ed.), Dr. W. Junk Pub., The Hague, p. 7, 1973.
66. ARMESTO, J.J., GUTIERREZ, J.R., MARTINEZ, J.A., *Medio Ambiente* 4: 62-70 1979.
67. HUBER, A., Beitrag zur Klimatologie und Klimaökologie von Chile Dissertation, Univ. München, 1975.