

Aberturas del dosel y espectro de la luz en el sotobosque de una selva nublada andina de Venezuela

Miguel F. Acevedo^{1,4*}, Susan Monteleone², Michele Ataroff³ y Carlos A. Estrada³

¹Department of Geography and Institute of Applied Sciences,
University of North Texas. Denton, Texas 76203, EE.UU.

²Biology Department, Lindsey Wilson College. Columbia, Kentucky 42728, EE.UU.

³Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Facultad de Ciencias,

⁴Centro de Simulación y Modelos (CESIMO), Facultad de Ingeniería,
Universidad de Los Andes. Mérida 5101, Venezuela.

Recibido: 02-10-00 Aceptado: 30-03-01

Resumen

Se analizó el efecto de las aberturas del dosel sobre el espectro de la luz recibida en el sotobosque de la selva nublada de La Mucuy, Parque Nacional Sierra Nevada, en Los Andes de Venezuela. Se midieron 22 puntos en el sotobosque en dos transectas de 40 m con direcciones Este-Oeste (EW) y Norte-Sur (NS) intersectadas en su punto medio. Para cada punto, se analizó la imagen digital del 60% de una fotografía hemisférica del dosel, tomada desde el sotobosque. De cada imagen se calculó el porcentaje de área abierta del dosel (PAA) y de hojas reflectoras (AFR), así como de seis métricas de fragmentación de las aberturas del dosel: su número (NA), densidad (DA), área media (AMA), índice de abertura máxima (IAM), media del índice de forma (MIF), y media de la dimensión fractal (MDF). Estas variables, más el índice de área foliar (IAF) medido en el campo, se seleccionaron como variables estructurales. Valores bajos de PAA revelaron condiciones de sombra y su correlación con AFR indicó que la luz reflejada por las hojas hacia el sotobosque disminuye con la reducción del área de aberturas. El IAF resultó independiente de las medidas de aberturas del dosel. El área abierta se encuentra muy fraccionada, con muchas aberturas pequeñas y de forma irregular. Los espectros de transmitancia del dosel (razón entre la luz en el sotobosque y la incidente sobre el dosel) indican también condiciones de sombreado, con atenuación fuerte en la banda fotosintética y un flanco de subida cerca de 700 nm. Los espectros en la transecta NS mostraron mayor magnitud y menor variabilidad que en la EW. Se observaron dos máximos prominentes, el mayor en el rojo lejano y el otro en el verde. Como variables espectrales, se seleccionaron los dos picos y sus flancos; las variables del verde resultaron relacionadas con las del rojo lejano. Un análisis canónico de correlación indicó que existe relación entre las variables espectrales y las estructurales. En la transecta NS la relación más fuerte fue del pico en el rojo lejano con el PAA, pero en la EW, la relación más fuerte fue del pico en el verde con el IAM y el NA. Debido a que el IAM es mucho mayor en la transecta EW, con valores menores de PAA y NA, el tamaño de la abertura máxima pudiera incidir en las características espectrales. No se detectaron relaciones entre el IAF y las variables espectrales, sugiriendo que el espectro de la luz en el sotobosque de esta selva está controlado por el área de aberturas, su distribución y su forma, más que por la luz transmitida por las hojas.

Palabras clave: Aberturas del dosel; Andes; espectro; luz; radiación solar; selva nublada; Venezuela.

* Autor para la correspondencia. E-mail: acevedo@unt.edu

Canopy gaps and understory light spectrum in a Venezuelan Andean cloud forest

Abstract

The effect of canopy gaps on the spectral characteristics of light received by the understory of a cloud forest was studied at La Mucuy, Sierra Nevada National Park, in the Venezuelan Andes. Measurements were taken at 22 points along two 40m transects oriented in the east-west (EW) and north-south (NS) directions and that intersected at the middle. For each point, a digital image of 60% of the area of a hemispherical photograph was analyzed calculating the percent of gap area (PAA) and reflecting foliage (AFR), as well as six canopy gaps fragmentation metrics. These metrics were: number of gaps (NA), gap density (DA), mean area of gaps (AMA), largest gap index (IAM), mean shape index (MIF) and mean fractal dimension (MDF). These variables, in addition to leaf area index (IAF) measured in the field, were selected as variables to represent canopy structure. Low values of PAA revealed shaded conditions; its correlation with AFR indicated that light reflected by the foliage towards the understory decreased with a reduction in gap area. The IAF resulted independent of the other structural variables. The area in gaps was found to be highly fragmented in many small and irregularly shaped gaps. Canopy transmittance (ratio of understory over incident light) spectra indicated shaded conditions with strong attenuation in the photosynthetic range and a steep slope near 700 nm. The spectra taken along the NS transect showed a larger magnitude and lower variability than in the EW transect. Two prominent peaks were observed and found to be correlated, one in the far red and another in the green. These two peaks and their corresponding slopes were selected to represent spectral characteristics. A canonical correlation analysis indicated a relationship between the structural and spectral variables. In the NS transect the strongest relationship was for the peak in the far red with PAA, but in the EW transect, the strongest relation was for the peak in the green with IAM and NA. Since IAM is very large in the EW transect, with low PAA and NA, the size of the largest gap may affect the understory spectral characteristics. No relationship was found between IAF and the spectral variables, suggesting that the understory light spectrum in this forest site is controlled by the area in gaps, its size distribution and shape, rather than by light transmitted through the foliage.

Key words: Andes; canopy; cloud forest; gap; light; solar radiation; spectra; Venezuela.

Introducción

Las selvas presentan una compleja matriz de micrositios, con ambientes lumínicos cambiantes y heterogéneos, condicionados por la estructura y diversidad de la vegetación, las condiciones meteorológicas, la posición topográfica, la época del año y la hora del día (1, 2). Los estudios sobre características lumínicas en las selvas tropicales se han centrado en el análisis de la intensidad de la radiación fotosintéticamente acti-

va, relacionándola con regeneración y tasas de asimilación de carbono por las plantas, así como comparando las condiciones entre el sotobosque y claros de diversos tamaños (2-7).

El conocimiento de las características espectrales de la luz en el sotobosque es necesario para comprender la morfogénesis y fisiología de las plantas que crecen en este ambiente (1, 8-18). En cualquier punto del sotobosque de una selva, la distribución es-

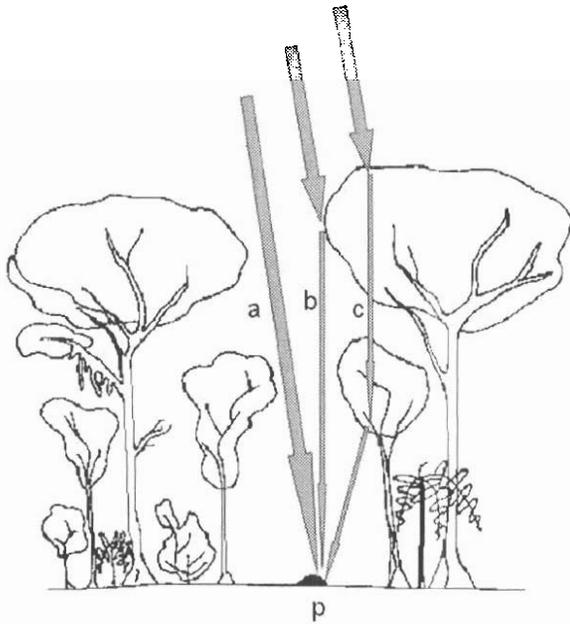


Figura 1. Diferentes componentes de radiación que contribuyen a la composición espectral en un punto P del sotobosque: a) luz que llega directamente desde las aberturas, b) luz reflejada por las hojas, c) luz transmitida por las hojas.

pectral de la luz depende del tipo de radiación que recibe. Esa radiación es una combinación de: a) la luz que llega directamente del cielo o del sol a través de las aberturas (huecos) existentes en el dosel, b) de la luz reflejada por el follaje, por las cortezas leñosas y la hojarasca, y c) de la luz transmitida a través del follaje (Figura 1). Endler (1), propuso un modelo predictivo de la importancia de las cuotas de luz directa del cielo y luz modificada por la vegetación, según el cual la variable determinante del tipo de radiación con la cuota más importante es la proporción del área del dosel ocupada por las aberturas. Sin embargo, la relevancia de la geometría de esas aberturas en la luz del sotobosque, ha sido enfocada principalmente hacia el análisis de los rayos de sol y su importancia fotosintética (2, 17, 19- 21) y a las estimaciones del índice de área foliar (22, 23) antes que a las características espectra-

les del ambiente lumínico de ese estrato del bosque.

Las selvas de montañas tropicales han sido poco estudiadas en relación a sus características lumínicas (1, 24). Sin embargo, para algunos de estos sistemas, como por ejemplo las selvas nubladas, la luz es uno de los factores ambientales más críticos desde el punto de vista de la fisiología de las plantas. Las especies que crecen en el sotobosque reciben luz que ha pasado por dos filtros: el primero debido a la frecuente capa de nubes bajas característica de estas selvas y el segundo, debido al dosel que la luz debe atravesar antes de llegar al estrato inferior. Las selvas nubladas andinas presentan una estructura compleja, con estratos de distribución irregular, que determinan una repartición heterogénea del área foliar y en consecuencia, de las aberturas dejadas entre el follaje.

En este trabajo, se analiza el efecto de algunas variables estructurales del dosel de una selva nublada sobre las características espectrales de la luz recibida en el sotobosque. Como variables estructurales se utilizarán el índice de área foliar y otras relacionadas con las aberturas del dosel, analizadas a partir de fotografías hemisféricas, mientras que las espectrales serán seleccionadas a partir de características prominentes de los espectros de la luz en el sotobosque.

Materiales y Métodos

El área de estudio

Este estudio se realizó en La Mucuy (8° 38' N, 70° 02' W), a 2300 m, en el Parque Nacional Sierra Nevada, estado Mérida, en los Andes de Venezuela. La vegetación corresponde a una selva nublada montano-alta, la cual se desarrolla en un ambiente muy húmedo y con alta nubosidad. Su estructura es muy compleja: tiene un dosel abierto e irregular que alcanza 20-30 m, que se superpone a árboles menores con al-

turas de 6 a 15 m y a árboles pequeños y arbustos entre 1 y 6 m, todos ellos con una alta masa de epifitas de alta diversidad. Las especies de árboles más frecuentes incluyen *Clusia multiflora*, *Guettarda steyermarkii*, *Laplacea fruticosa*, *Alchornea triplinervia*, *Oreopanax moritzii*, *Sapium stylare* y *Billia columbiana*. Entre las especies más comunes en el sotobosque se encuentran *Palicourea demissa*, *Psychotria aubletiana*, *Solanum meridense*, *Monochaetum meridense*, *Fuchsia venusta* y *Chusquea fendleri*. Las epifitas más frecuentes son *Tillandsia tetrantha*, *T. biflora*, *Epidendrum dendrobii*, *Oncidium falcipetalum* y *Peperomia microphylla* (25, 26).

Climáticamente, el área de estudio se caracteriza por temperaturas medias anuales que varían poco alrededor de 14°C. La precipitación anual oscila entre 1700 y 3500 mm, con un patrón tetraestacional cuyos dos picos ocurren uno entre abril y mayo y el otro entre octubre y noviembre, ambos entre 300 y 360 mm mensuales. Los meses con menores precipitaciones son enero y febrero, con menos de 50 mm mensuales, y junio y julio con 100-150 mm mensuales. La humedad relativa es muy alta, fluctuando entre 80 y 100%. La mayor parte del año, se forma una capa de nubes bajas y neblina durante la tarde hasta medianoche (27).

Transectas de muestreo

Se trazaron dos transectas de 40 m a lo largo de direcciones Este-Oeste (EW) y Norte-Sur (NS), intersectadas en su punto medio (Figura 2). Para garantizar un ambiente de sotobosque, las transectas fueron trazadas lejos de los claros grandes. El punto más cercano a un claro fue el 1E, ubicado a 10 m del borde de un claro de aproximadamente 50 m de diámetro. Los puntos de muestreo distaron 4 m entre sí, para un total de 11 puntos por transecta, compartiendo el punto medio de intersección (6C en la Figura 2). En el texto, se hace referencia a este punto

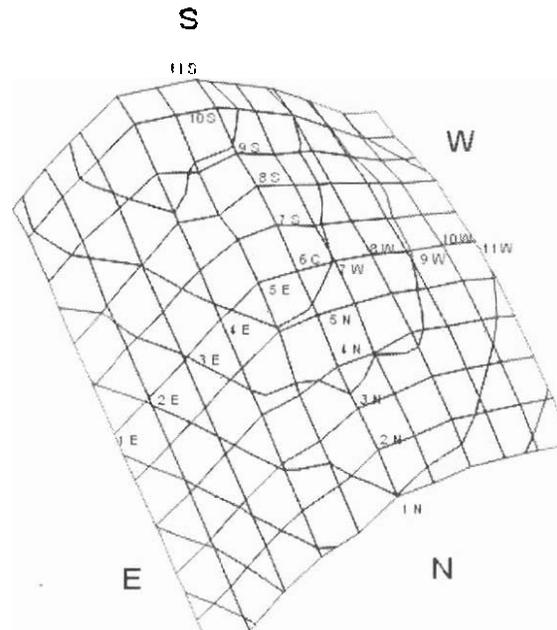


Figura 2. Topografía del área de trabajo, mostrando la disposición de las transectas y los puntos de muestreo, selva nublada de La Mucuy, Mérida, Venezuela. Los lados de los cuadrados corresponden a 4 m.

con la notación 6N y 6E (según se hable de la transecta NS o EW respectivamente), ya que, en este punto, las variables espectrales fueron tomadas a horas distintas y por lo tanto tuvieron valores diferentes.

Las transectas están ubicadas en la vertiente NW de la Sierra Nevada, sobre una ladera con pendientes entre 20 y 30°. En la transecta NS se sube gradualmente desde el punto extremo 1N hasta el extremo 11S, alcanzando la máxima elevación en el punto 10S. La diferencia máxima de elevación en la transecta NS es de 6,8 m. La transecta EW tuvo dos vertientes, una orientada al Este (E) y otra al Oeste (W), siendo 5E su punto más alto. La vertiente E (entre 1E y 5E) presentó un desnivel de 6,4 m, mientras en la vertiente W (entre 5E y 11W) el desnivel fue de 4,8 m.

Variables estructurales del dosel: mediciones y procesamiento

En cada uno de los puntos de muestreo, a una altura de 1 m, el 1° de marzo de 1997 se tomó una fotografía hemisférica (ángulo de visión de 180) mirando hacia el dosel con un lente "ojo de pez" (Canon EF 15 mm f/2.8) instalado en una cámara de 35 mm (Canon EOS) para estudiar las características de las aberturas en el dosel. Las fotos resultantes fueron rectangulares, con un tamaño de 36 x 24 mm, siendo la diagonal 43 mm y su área 864 mm². De acuerdo con el fabricante del lente (Canon), este rectángulo está inscrito en la fotografía hemisférica circular de 43 mm de diámetro, con área de 1452 mm². Por lo tanto, la fracción del área cubierta por la imagen rectangular, utilizada en este trabajo, es de aproximadamente 60% de la foto hemisférica original. Las fotos hemisféricas no fueron tomadas con orientación constante, por lo tanto no pueden usarse para el cálculo de trayectoria solar sobre el dosel. Sin embargo, esto no afecta el análisis comparativo de características estructurales del dosel entre diferentes puntos de las transectas (28). Las fotos fueron tomadas entre 11:30 y 12:00 h en la transecta NS, y entre 12:30 y 13:30 h en la EW.

Cada foto hemisférica se digitalizó mediante un "scanner" (Nikon Coolscan) para obtener una imagen formato TIF con resolución de 1200 pixels por pulgada y de 8 bits; por tanto cada pixel puede tener un valor digital de 0 hasta 255 (de negro hasta blanco, respectivamente). Se analizaron los histogramas de valor o intensidad de los pixels de cada imagen por medio de un programa de procesamiento gráfico (Adobe Photoshop, con resolución de 600 pixels por pulgada), en conjunto con una revisión del valor de los pixels correspondientes a los diferentes elementos (aberturas, follaje y troncos) de la imagen. Como resultado, se seleccionaron dos gamas de intensidad, una de 90 a 230, correspondiente a tonos grises claros que representan las hojas reflectoras (que refle-

jan luz hacia el sotobosque) y otra de 230 a 255, correspondiente a tonos blancos que representan las aberturas del dosel. El número de pixels en cada una de estas gamas se dividió entre el total de pixels en la imagen para obtener el porcentaje del área de la imagen ocupada por hojas reflectoras (AFR) y por aberturas del dosel (PAA).

Adicionalmente, cada imagen TIF fue convertida a una imagen formato vectorial de un sistema de información geográfica (Arc-Info), donde todos los pixels contiguos con el mismo valor dentro del rango de valores correspondientes a aberturas desde 230 hasta 255, fueron unidos formando polígonos. Cada uno de estos polígonos representa un hueco del dosel y el número de pixels que lo constituyen es proporcional a su área. Esta imagen vectorial fue procesada a su vez, por el programa FRAGSTATS (29) para determinar métricas de fragmentación o fraccionamiento del área de aberturas del dosel. El área total analizada fue el área de la foto, todas las demás áreas están dadas en relación a este área total y por consiguiente sus unidades son relativas. Las métricas seleccionadas fueron las siguientes: a) número de aberturas (NA); b) densidad de aberturas (DA), calculada como número de aberturas dividido entre el área total abierta; c) área media de las aberturas (AMA); d) índice de abertura máxima (IAM), calculado como el área de la abertura más grande dividida entre el área total abierta y expresado en porcentaje, f) media del índice de forma de las aberturas (MIF) calculada como la media del cociente del perímetro de las aberturas entre la raíz cuadrada del área abierta, g) media de la dimensión fractal de las aberturas (MDF).

Las medidas del índice de área foliar (IAF) fueron realizadas en cada uno de los puntos de muestreo del sotobosque utilizando un Plant Canopy Analyzer LAI-2000 de LI-COR. En cada punto se midió una secuencia de tres repeticiones intercaladas entre dos medidas de referencia hechas en el claro grande cercano mencionado anterior-

mente, con una diferencia máxima de 5 minutos entre el primero y el último dato. Por razones logísticas, las medidas fueron tomadas en dos momentos diferentes: aproximadamente la mitad de los puntos fueron medidos el 20 de octubre de 1997 y el resto el 02 de febrero de 1998. Sin embargo, en este último día pudo repetirse la medida de cinco puntos, lo que permitió establecer una relación del cambio ocurrido en ese índice por tener datos de momentos climáticamente distintos. En base a estos cinco puntos, se calculó una diferencia promedio del 16,9% entre los datos de ambas épocas y se corrigió en consecuencia los valores de octubre para ajustarlos a las medidas correspondientes al mes de febrero (acorde con la fecha de las medidas de espectros luminicos a ser descritas más adelante).

Medición de espectros y procesamiento

Las medidas de espectros de luz fueron hechas utilizando un espectrómetro portátil de fibra óptica Ocean Optics SD-1000, el cual mide el espectro electromagnético entre el ultravioleta y el infrarrojo cercano, en un rango de 275 nm hasta 775 nm, con intervalos de medida de 0,5 nm y con una resolución (FWHM) de 10 nm, cuando es utilizado con una fibra de 0,2 mm de diámetro.

Los datos fueron tomados simultáneamente a través de dos canales con especificaciones semejantes, usando dos fibras ópticas del mismo diámetro (0,2 mm). Una de las fibras fue usada para coleccionar datos de referencia de luz incidente en el tope del dosel y para ello un extremo de la fibra fue instalado en el claro grande más cercano a las transectas. El extremo de la fibra se fijó en el ápice de una vara a 4 m del suelo y orientada de forma de tener un campo de visión de cielo no obstruido por la vegetación circundante. Esta fibra, de 50 m de longitud y 0,2 mm de diámetro, se mantuvo en el mismo punto del claro durante todas las mediciones. Sobre la misma vara y con la misma orientación, se fijó también un piranómetro LI-200SA de LI-COR.

La otra fibra, de 70 m de largo y 0,2 mm de diámetro, fue usada para coleccionar datos de luz en el sotobosque y para ello un extremo se fijó en el ápice de una vara de 1 m y fue trasladada hasta todos los puntos de las transectas, donde se midió apuntando el extremo de la fibra verticalmente hacia el dosel.

Los otros extremos de ambas fibras se conectaron a obturadores ópticos que permitían al operador bloquear la luz que llega al espectrómetro y así obtener medidas que se abstraen de los datos para eliminar la corriente de ruido de los dispositivos electrónicos del espectrómetro. Ambos obturadores se conectaron al espectrómetro usando fibras de 1 m de largo y del mismo diámetro (0,2 mm), con el propósito de tener una resolución espectral idéntica para los dos canales. Al extremo de la fibra de muestreo del sotobosque se le colocó un difusor o corrector de coseno para obtener medidas hemisféricas (visión de 180°). Con el propósito de excluir la vegetación circundante y maximizar la captura de luz proveniente del cielo visible desde el claro, a la fibra de referencia no se le colocaron dispositivos ópticos adicionales, y por lo tanto, su campo de visión fue de 25°, el nominal para esta fibra.

Todas las medidas espectrales fueron tomadas el 20 de febrero de 1997, bajo condiciones que se listan en la Tabla 1. Durante todo el lapso de medidas el cielo se mantuvo despejado (sin nubosidad). Todas las medidas se realizaron entre las 11:10 y las 15:17 h (Tabla 1), en el entorno del mediodía solar, el cual ocurrió ese día alrededor de las 13:00 h. Ese lapso se escogió para que las medidas fuesen tomadas cuando el sol estuviese cerca del cenit (31, 32).

Los archivos de datos generados por el espectrómetro fueron procesados y convertidos en ASCII para análisis estadístico. Todas las señales o series espectrales, tanto de referencia como de sotobosque, fueron suavizadas por medio de un promedio móvil central de siete puntos. Se llamará "luz

Tabla 1

Cambios en la radiación total medida a diferentes tiempos en cada punto de las transectas Norte-Sur (NS) y Este-Oeste (EW), selva nublada de La Mucuy, Mérida, Venezuela.

Aunque 6N y 6E corresponden al mismo punto central de intersección de las transectas (6C); las medidas de radiación y espectrales, difieren por haber sido tomadas a horas distintas

	Puntos de Transecta										
	1N	2N	3N	4N	5N	6N	7S	8S	9S	10S	11S
Radiación (watt m ⁻²)	922	908	920	920	946	902	780	770	770	550	780
Hora	14:44	14:40	14:36	14:31	14:16	14:50	14:52	14:58	15:10	15:15	15:17
	1E	2E	3E	4E	5E	6E	7W	8W	9W	10W	11W
Radiación (watt m ⁻²)	997	1008	1058	1070	1080	1083	996	960	1068	1072	1070
Hora	11:10	11:12	11:32	11:39	11:49	11:59	12:08	12:13	12:02	12:25	12:36

transmitida por el dosel" a aquella compuesta por: a) la que pasa por las aberturas, b) la reflejada hacia el sotobosque por las hojas, troncos y hojarasca, y c) la transmitida por el follaje (Figura 1). El porcentaje de luz transmitida por el dosel en cada longitud de onda, se obtuvo dividiendo el valor de la muestra tomada en el sotobosque entre la muestra de referencia tomada en el claro (fuera del dosel) en esa misma longitud de onda. Este cociente fue llamado "transmitancia del dosel", para diferenciarlo de la transmitancia del follaje que se refiere a la luz transmitida por las hojas (componente c en la Figura 1). Se seleccionaron los picos y flancos del espectro de la transmitancia del dosel en cada punto de muestreo para conformar variables espectrales que resuman las características prominentes de estos espectros.

Sólo se consideró el espectro de los puntos del 1N al 10S en la transecta NS, del 3E al 7W, el 9W y el 11W en la EW; el resto se descartó debido a lecturas anómalas en alguno de los dos canales.

Análisis de variables estructurales y espectrales

El conjunto de variables estructurales fue analizado para buscar posibles relaciones

entre ellas, y así determinar las más representativas para ser relacionadas con los espectros. Con este propósito, se realizó un análisis de componentes principales y numerosos análisis de regresión simple entre pares de variables.

Usando regresión simple, se determinaron también las posibles relaciones entre las variables espectrales entre sí, y se decidió cuáles variables utilizar para estudiar su relación con las variables estructurales. Con esto, se determinó un conjunto reducido de variables para realizar un análisis canónico de correlación, donde las variables independientes fueron las estructurales y las dependientes fueron las espectrales. Posteriormente, se relacionó cada una de las variables espectrales con las variables estructurales por medio de regresión múltiple y se examinó con más detalle las posibles relaciones usando regresión simple.

Resultados y Discusión

Variables estructurales del dosel

En una de las fotografías hemisféricas del dosel de la selva nublada de La Mucuy, se muestra un ejemplo de la visión desde el sotobosque (Figura 3). Los resultados del



Figura 3. Ejemplo de distribución de aberturas en el dosel: foto hemisférica mostrando características del punto 2N, selva nublada de La Mucuy, Mérida, Venezuela.

análisis del área ocupada por aberturas y su distribución, a partir de las fotografías hemisféricas, pueden verse en las Tablas 2 y 3. Se observa que el porcentaje de área abierta (PAA) varía entre 1,20 y 5,19% en la transecta NS y entre 1,13 hasta 2,81% en la transecta EW, siendo la media y desviación estándar del PAA mayor en la transecta NS que en la EW (Tabla 2). Los valores altos de la media y la desviación en la transecta NS, se deben a los valores elevados en los puntos 5N y 9S, siendo el resto de los puntos menores del 3%. Ninguna de las variables consideradas en la Tabla 2 muestra una respuesta significativa (usando prueba t) con respecto a las diferencias de orientación de pendiente de las vertientes E y W de la transecta EW. La baja proporción de aberturas (menor del 5%) revela que el sotobosque de esta selva se encuentra en condiciones de "sombra", según la caracterización de Endler (1), y debería recibir una cuota de luz modificada por la vegetación suficientemente alta como para ser reconocida en el espectro de cualquier punto. En este estudio se examinan sólo parcialmente estas predicciones, porque las fotografías utilizadas

aquí sólo ocupan un 60% del área circular de la fotografía hemisférica (20).

El porcentaje de hojas reflectoras (AFR) varió entre 4,0 y 16,6%, mostrando la misma tendencia de variación entre puntos que las aberturas (Tabla 2). De hecho, una regresión simple entre ambas variables (AFR como función de PAA) muestra que están estrechamente relacionadas ($R^2 = 0,82$, $p = 4,65 \times 10^{-9}$). Esto indica que, la contribución de la luz reflejada por las hojas hacia el sotobosque, disminuye con la reducción de la proporción del área abierta.

Comparando la regresión entre las transectas NS y EW, se obtiene para el NS ($R^2 = 0,84$, $p = 6,96 \times 10^{-5}$, coef = 0,32) y para el EW ($R^2 = 0,81$, $p = 1,45 \times 10^{-4}$, coef = 0,19). Esto significa que el AFR aumenta en mayor proporción con el PAA en la transecta NS que en la EW (coeficientes 0,32 y 0,19 respectivamente). Esta diferencia se puede explicar por el ángulo de inclinación del sol (en relación al horizonte), el cual fue menor mientras se tomaron las fotos de la transecta NS (entre 11:30 y 12:00 h). Por el contrario, las de la transecta EW fueron tomadas

Tabla 2

Porcentaje de área del dosel ocupada por aberturas (PAA) y por hojas reflectoras (AFR), así como el índice de área foliar (IAF) para las transectas Norte-Sur (NS) y Este-Oeste (EW), selva nublada de La Mucuy, Mérida, Venezuela

	Puntos de Transecta											Media	DE
	1N	2N	3N	4N	5N	6N	7S	8S	9S	10S	11S		
% Área Abierta (PAA)	2,98	1,72	1,21	1,71	5,19	1,57	1,65	1,2	4,36	1,59	2,54	2,34	1,33
% Área Hojas Reflectoras (AFR)	8,02	8,76	5,33	7,27	16,57	4,87	6,64	4	13,16	7,88	11,74	8,57	3,83
Índice de Área Foliar (IAF)	2,29	2,94	2,78	2,53	3,02	1,35	3,07	2,09	2,68	2,69	2,65	2,55	0,50
	1E	2E	3E	4E	5E	6E	7W	8W	9W	10W	11W	Media	DE
% Área Abierta (PAA)	1,23	1,99	1,23	1,67	1,26	1,57	2,81	1,13	1,39	1,98	1,6	1,62	0,49
% Área Hojas Reflectoras (AFR)	6,14	8,97	5,07	7,49	4,56	4,87	10,95	2,99	3,67	7,58	6,05	6,21	2,37
Índice de Área Foliar (IAF)	2,42	2,07	2,19	3,21	1,78	1,35	2,24	2,22	2,22	1,85	1,79	2,12	0,47

Tabla 3

Métricas de la distribución de área (NA, DA, AMA, IAM) y de forma (MIF, MDF) de las aberturas en el dosel de las transectas Norte-Sur (NS) y Este- Oeste (EW), selva nublada de La Mucuy, Mérida, Venezuela

	Puntos de Transecta										
	1N	2N	3N	4N	5N	6N	7S	8S	9S	10S	11S
Número de Aberturas (NA)	1915	2207	1602	2342	2953	1308	1601	1111	1955	1883	3030
Densidad de Aberturas (DA)	7,37	12,29	13,08	13,45	6,51	9,23	10,11	9,56	5,26	11,61	11,84
Área Media de Aberturas (AMA)	0,14	0,08	0,08	0,07	0,15	0,11	0,10	0,11	0,19	0,09	0,08
Índice de Abertura Máxima (IAM)	15,73	4,23	8,35	15,30	5,08	25,52	8,95	8,64	7,77	12,25	5,49
Media del Índice de Forma (MIF)	1,30	1,30	1,29	1,28	1,34	1,28	1,31	1,30	1,36	1,30	1,30
Media de la Dimensión Fractal (MDF)	1,55	1,55	1,56	1,56	1,54	1,56	1,55	1,55	1,53	1,55	1,55
	1E	2E	3E	4E	5E	6E	7W	8W	9W	10W	11W
Número de Aberturas (NA)	1921	2338	1552	1867	1003	1308	1834	508	548	1660	1665
Densidad de Aberturas (DA)	14,29	11,70	12,43	11,18	8,54	9,23	7,29	5,56	4,74	8,94	10,57
Área Media de Aberturas (AMA)	0,07	0,09	0,08	0,09	0,12	0,11	0,14	0,18	0,21	0,11	0,10
Índice de Abertura Máxima (IAM)	6,85	5,97	8,71	8,77	12,13	25,52	13,37	67,22	20,67	31,19	10,05
Media del Índice de Forma (MIF)	1,28	1,30	1,29	1,30	1,32	1,28	1,33	1,27	1,32	1,30	1,29
Media de la Dimensión Fractal (MDF)	1,56	1,56	1,55	1,55	1,55	1,56	1,54	1,56	1,56	1,55	1,55

entre las 12:30 y las 13:30 h, más próximo a la hora en que el sol alcanzaba el cenit ese día (aproximadamente a las 13:00 h). Por lo tanto, la mayor verticalidad de la luz que pasa a través de las aberturas en la transecta EW a la hora en que se tomaron las fotos, genera menor área de hojas reflectoras que en el caso de los rayos más inclinados a la hora en que se tomaron las fotos en la transecta NS. Este período, más próximo a la hora del cenit, también compensa la desigualdad de la orientación de la pendiente topográfica entre los sectores E y W de la transecta EW.

Como variable estructural potencialmente relacionada con el otro componente de la luz del sotobosque, se seleccionó el índice de área foliar (IAF). Los valores varían entre 1,35 y 3,21, siendo la media y desviación estandar en la transecta EW semejantes a los de la transecta NS (Tabla 2), lo cual indica que el IAF es poco variable entre puntos y entre orientación de transecta ($t = 2,09$, $p = 0,05$). Contrariamente a la relación demostrada entre aberturas y hojas reflectoras, el IAF es una variable independiente de las anteriores; una regresión simple de IAF con el PAA lo demuestra ($R^2 = 0,0002$, $p = 0,97$ para EW y $R^2 = 0,087$, $p = 0,37$ para NS).

Además de que el área abierta del dosel es pequeña, ésta se encuentra altamente fraccionada. Las aberturas poseen una distribución de tamaño caracterizada por muchas aberturas pequeñas. Tal como se aprecia en la Tabla 3, el número de aberturas (NA) es alto, en el orden de 500-3000, con área media (AMA) baja (aproximadamente 0,07-0,21). Según el índice de abertura máxima (IAM), la mayor de las aberturas ocupa menos del 20% en la mayoría de los puntos (con excepción de la vertiente W que se discutirá más adelante). Este fraccionamiento resulta evidente también al examinar la alta densidad de aberturas (DA), con valores entre 4,74 y 14,29. Estas aberturas son de forma irregular, como lo demuestra la media del índice de forma (MIF) que excede 1,27, y

el promedio de la dimensión fractal (MDF), que es superior a 1,53 en todos los puntos de ambas transectas. Estos resultados muestran que la vegetación por encima de 1 m sobre el suelo de la selva nublada, genera una distribución fraccionada de aberturas, probablemente relacionada con la alta diversidad en especies vegetales y su compleja y variable estratificación. Como consecuencia de estas condiciones de sombra y fraccionamiento, es de esperarse que pase poca luz directa y difusa del cielo al piso de la selva y que su distribución espacial sea heterogénea.

Algunas de las variables estructurales están relacionadas por definición. La DA es proporcional al cociente de NA entre PAA. Por su parte, el AMA es el inverso de la DA. Por consiguiente, en los análisis posteriores se considerarán solamente el NA y PAA.

La vertiente W presenta valores diferentes a la vertiente E y a la transecta NS (Tabla 3). Como rasgo notable, el IAM de los puntos 6, 8, 9 y 10 tiene valores entre 20 y 68%. Varias métricas de fragmentación son significativamente diferentes en la vertiente W. Usando una prueba F de igualdad de varianzas aplicada a cada métrica, se demuestra que el IAM tiene varianzas diferentes comparando con la vertiente E ($p = 0,001$) y con la transecta NS ($p = 0,002$), pero que todas las demás métricas muestran varianzas semejantes. Usando estos resultados, se aplicó una prueba t de igualdad de medias para cada métrica, obteniéndose que las métricas NA e IAM son significativamente diferentes entre la vertiente W y la vertiente E y la transecta NS (p entre 0,015 y 0,094). Esto significa que la vertiente W tiene un número y distribución de aberturas diferentes al resto, indicando que la vegetación tiene una estructura diferente en esta vertiente.

El conjunto de las siete variables estructurales (PAA, AFR, IAF, NA, IAM, MIF y MDF) fue sujeto a un análisis de componentes principales (Figura 4). La proporción acumulada de varianza fue 0,61; 0,77; 0,87

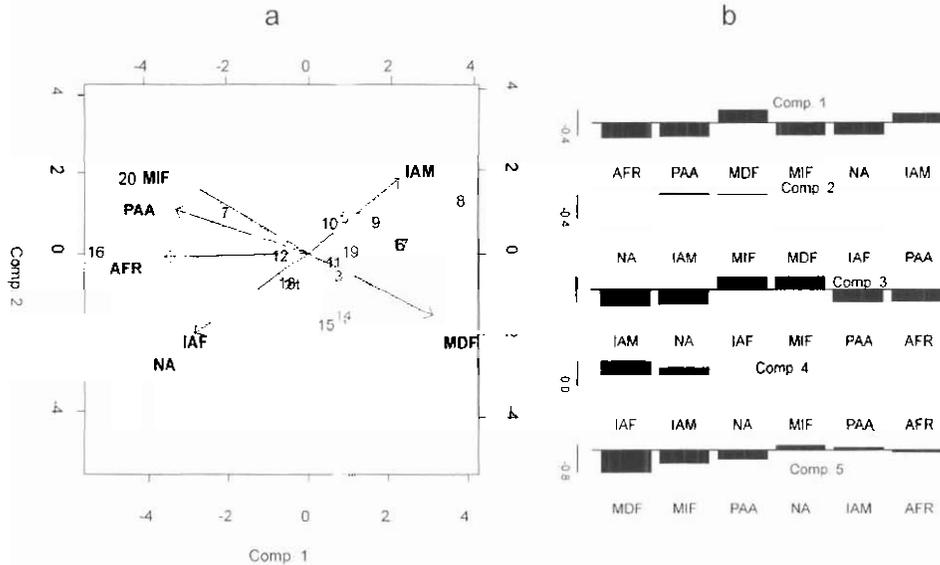


Figura 4. Análisis de componentes principales entre las variables seleccionadas para representar las características estructurales del dosel, selva nublada de La Mucuy, Mérida, Venezuela. a: Gráfico vectorial, donde los puntos de muestreo se numeran del 1 al 22. Los números 1-11 corresponden a 1E, ..., 11W de la transecta EW y los números 12-22 corresponden a 1N, ..., 11S de la transecta NS. b: Diagrama de carga de los primeros 5 componentes.

y 0,96 (para los primeros cuatro componentes, respectivamente), demostrando que con tres componentes se incluye casi el 90% de la variabilidad. Se aprecia que, para los dos primeros componentes, PAA y MIF, así como IAF y NA se comportaron de forma similar entre sí, mientras NA e IAM, así como MIF y MDF, cargaron en forma opuesta. El PAA y AFR se proyectaron en forma similar sobre los componentes primero y tercero.

Dado que ninguna de las variables mostró una proyección dominante sobre los tres primeros componentes, ellas fueron examinadas con análisis de regresión para seleccionar las más representativas. Se encontró que la MDF puede ser explicada a partir del MIF ($R^2 = 0,82$, $p = 6,08 \times 10^{-9}$). Una regresión entre PAA y MIF muestra que estas variables están relacionadas ($p = 0,001$), aunque con un R^2 de 0,53. Siendo estas dos variables de comportamiento similar, se seleccionó solamente el PAA para los análisis posteriores ya que se puede calcular más fácilmente, es menos dependiente de la reso-

lución de la imagen digital de la fotografía y ha sido usado en otros estudios. No se detectó relaciones entre el IAF y el resto de las variables. El AFR no se incluye en los análisis siguientes debido a su relación con el PAA. Finalmente, las variables estructurales escogidas por ser más representativas, para relacionarlas con los espectros, son: PAA, IAF, NA e IAM.

Características espectrales de la luz en el sotobosque

El espectro de la transmitancia del dosel (Figuras 5 y 6) muestra una distribución típica de ambientes sombreados, con atenuación muy fuerte en la banda fotosintética (aproximadamente 400-700 nm) e incremento brusco (flanco) de la transmisión en las cercanías de 700 nm. Se observan dos máximos característicos; el más prominente ocurre en las cercanías de 730 nm (rojo lejano) y el otro ocurre a longitudes de onda más cortas, en la vecindad de 540 nm (verde) y es mucho menos pronunciado que el del rojo

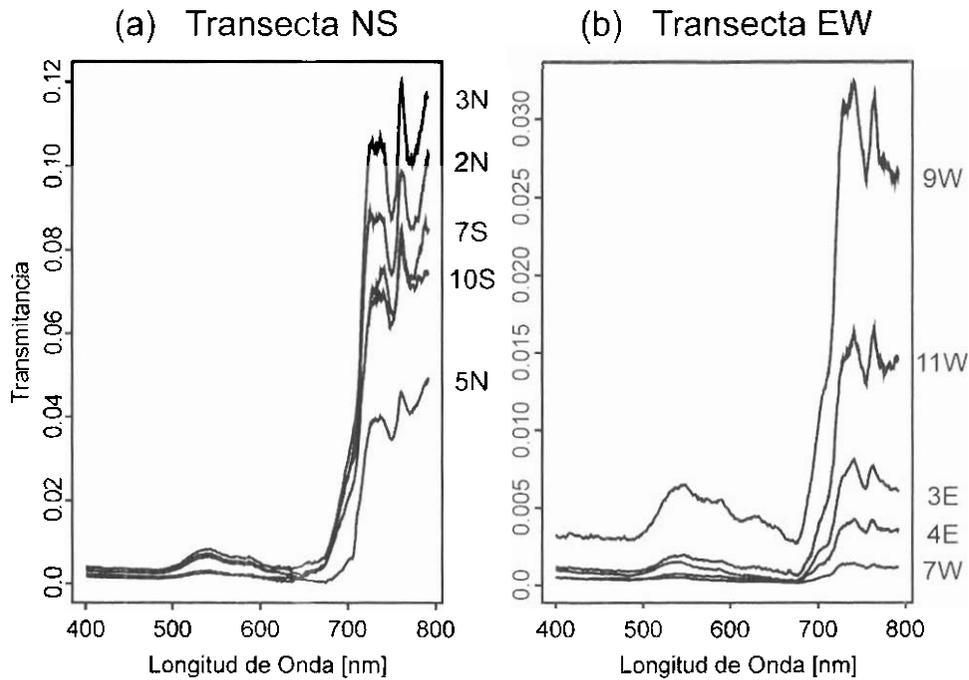


Figura 5. Espectros de la transmitancia del dosel en la banda de 400 a 800 nm, selva nublada de La Mucuy, Mérida, Venezuela. a) Cinco puntos en la transecta NS, y b) cinco puntos en la transecta EW.
 (a) Transecta NS n=10 (b) Transecta EW n=7

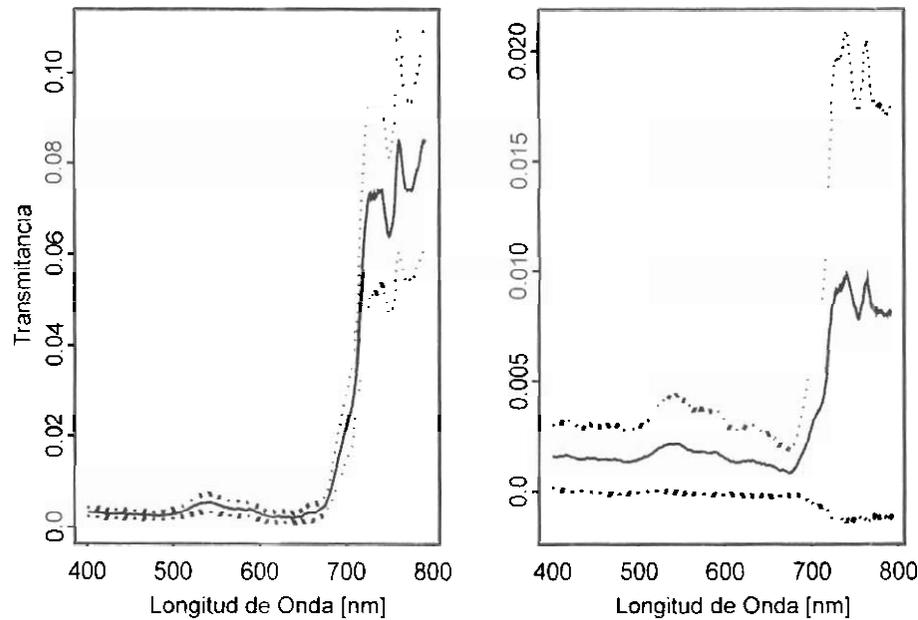


Figura 6. Espectro promedio y rango de variación, de la transmitancia del dosel en la banda de 400 a 800 nm, selva nublada de La Mucuy, Mérida, Venezuela. a) Diez puntos en la transecta NS y b) siete puntos en la transecta EW. La línea central representa la media, las líneas punteadas superior e inferior representan la media más y menos una desviación estandar respectivamente.

lejano. Los valores de los espectros en la transecta NS muestran mayor magnitud y menor variabilidad que en la transecta EW. Estas diferencias se deben probablemente a las respectivas características estructurales (ver sección siguiente) y a distintas horas de muestreo de cada transecta. Los puntos válidos de la transecta NS fueron medidos entre 14:44 y 15:15 h, mientras que los de la transecta EW fueron medidos entre 11:32 y 12:36 h (Tabla 1). Esa diferencia horaria implica diferencias en el ángulo de inclinación del sol y por consiguiente diferencias en la transmitancia del dosel para estos ángulos. Los resultados indican que las medidas tomadas en la tarde son menos variables que las de la mañana (Figuras 5 y 6). El posible efecto de la variación topográfica, desigual entre las transectas, está compensado por el hecho que las mediciones en la transecta EW se realizaron más cerca de la hora del cenit.

Como es sabido, el máximo en 540 nm observado en el verde indica mayor transmitancia del dosel para este color, debido a reflexión y transmisión por parte de las hojas. Por su lado, el máximo en 730 nm observado en el rojo lejano se debe al fuerte decremento en absorción por parte de las hojas a partir de 700 nm.

Se seleccionaron cuatro variables espectrales para resumir estas características. Una fue el pico del máximo en el verde (PV), otra el pico del máximo en el rojo lejano (PR), la tercera fue el flanco en el verde (DV, la diferencia entre la base y el pico en el verde) y la última el flanco en el rojo lejano (DR, la diferencia entre la base y el pico en el rojo lejano). La Tabla 4 muestra los resultados de estas variables para los puntos de medidas válidas en ambas transectas (10 puntos en la NS y 7 en la EW). Comparando las variables del verde (PV y DV) con respecto a las del rojo lejano (PR y DR), se observa que las variables del verde (medias de $PV_{NS} = 0,53\%$ y $DV_{NS} = 0,29\%$, $PV_{EW} = 0,22\%$ y $DV_{EW} = 0,09\%$ en el NS y EW respectivamente) son un orden de magnitud menores que las variables

del rojo lejano (medias de $PR_{NS} = 7,50\%$ y $DR_{NS} = 7,36\%$, $PR_{EW} = 0,99\%$ y $DR_{EW} = 0,91\%$ en el NS y EW respectivamente). Comparando las transectas, las variables del verde y del rojo lejano, tienen valores mayores en la NS que en la EW (Tabla 4).

Las variables del verde están relacionadas con las del rojo lejano, como se muestra a continuación. Una regresión simple de PV en función de PR dio un $R^2 = 0,72$, $p = 0,002$, coef = 9,31 en la transecta NS y $R^2 = 0,68$, $p = 0,022$, coef = 4,11 en la EW. Una regresión simple de DV en función de DR resulta en $R^2 = 0,64$, $p = 0,0054$, coef = 13,13, en la transecta NS y $R^2 = 0,95$, $p = 0,0002$, coef = 8,12 en la EW. La diferencia entre coeficientes de ambas transectas (tanto para picos como para flancos) indica que la proporción de transmisión de verde con respecto al rojo lejano varía con la transecta. En efecto, el cociente entre picos $(PV/PR)_{NS} = 0,07$ y $(PV/PR)_{EW} = 0,30$ y el cociente entre flancos $(DV/DR)_{NS} = 0,04$ y $(DV/DR)_{EW} = 0,09$, es mayor para la transecta EW que para la NS, indicando que hay una mayor proporción de transmitancia del dosel en el verde con respecto al rojo lejano en la EW, debido a la fuerte atenuación del pico y flanco en el rojo lejano en esta transecta.

Además se observa que los picos (PV y PR) están estrechamente relacionados con los flancos (DV y DR respectivamente) juntando ambas transectas ($R^2 > 0,93$, $p < 4,8 \times 10^{-6}$), sin embargo, en la transecta EW, el PV y DV muestran una relación más débil ($R^2 = 0,65$, $p = 0,02$). Con esto, se seleccionó el PV y el PR como las dos variables espectrales para el análisis de sus relaciones con las variables estructurales.

Relación entre las variables estructurales y espectrales

Se realizó un análisis canónico de correlación donde las variables independientes fueron las cuatro variables seleccionadas para la estructura del dosel (PAA, IAF, NA e IAM) y las variables dependientes las dos variables seleccionadas para resumir

Tabla 4
Variables espectrales seleccionadas, selva nublada de La Mucuy, Mérida, Venezuela.
Picos (PV, PR) y su cociente, flancos (DV, DR) y su cociente, para los puntos válidos en ambas transectas

	Puntos de transecta										Media _{NS}	DE _{NS}
	1N	2N	3N	4N	5N	6N	7S	8S	9S	10S		
Pico en el verde PV (%)	0,56	0,65	0,84	0,61	0,27	0,64	0,31	0,38	0,36	0,72	0,53	0,18
Pico en el rojo lejano PR (%)	7,22	8,90	10,64	8,15	4,00	10,14	7,00	6,78	4,64	7,57	7,50	2,01
Cociente PV/PR	0,08	0,07	0,08	0,07	0,07	0,06	0,04	0,06	0,08	0,10	0,07	0,01
Flanco en el verde DV (%)	0,23	0,40	0,51	0,32	0,15	0,34	0,16	0,18	0,20	0,41	0,29	0,12
Flanco en el rojo lejano DR (%)	7,12	8,79	10,49	8,09	3,98	9,81	6,96	6,72	4,46	7,20	7,36	1,97
Cociente DV/DR	0,03	0,05	0,05	0,04	0,04	0,04	0,02	0,03	0,04	0,06	0,04	0,01

	Puntos de transecta							Media _{EW}	DE _{EW}
	3E	4E	5E	6E	7W	9W	11W		
Pico en el verde PV (%)	0,15	0,08	0,05	0,39	0,05	0,65	0,20	0,22	0,21
Pico en el rojo lejano PR (%)	0,81	0,43	0,22	0,45	0,14	3,24	1,64	0,99	1,03
Cociente PV/PR	0,19	0,18	0,21	0,87	0,36	0,20	0,12	0,30	0,24
Flanco en el verde DV (%)	0,09	0,04	0,01	0,01	0,01	0,36	0,11	0,09	0,12
Flanco en el rojo lejano DR (%)	0,79	0,40	0,21	0,26	0,13	2,97	1,58	0,91	0,96
Cociente DV/DR	0,11	0,11	0,05	0,05	0,10	0,12	0,07	0,09	0,03

Las características espectrales (PV y PR). De este análisis se obtuvo coeficientes de correlación de 0,86 y 0,39 para los puntos de la transecta NS, y 0,98 y 0,64 para los de la transecta EW. Los dos valores altos (0,86 y 0,98) indican que, por lo menos las primeras variables canónicas de cada transecta están correlacionadas. Es decir, existe una combinación lineal de las variables espectrales que está correlacionada con una combinación lineal de las variables estructurales.

Para estudiar la naturaleza de estas relaciones, se realizó un análisis de regresión múltiple entre cada una de las dos variables espectrales con las cuatro variables estructurales. Estas regresiones no arrojaron ninguna relación significativa. Realizando en forma separada regresiones simples de cada uno de los dos picos espectrales (PV y PR), con cada una de las cuatro variables estructurales se obtuvo que, para la transecta NS, la relación más importante ocurrió para el pico en el rojo lejano con el PAA ($R^2 = 0,66$, $p = 0,004$). Es decir que, el pico del rojo lejano depende del área abierta.

Realizando estas regresiones simples para la transecta EW, el pico en el verde se relacionó más con el NA y el IAM ($R^2 = 0,53$, $p = 0,06$ con NA, $R^2 = 0,55$, $p = 0,05$ con IAM), mientras que el PR no mostró relación. Para interpretar estos resultados, se debe notar que en los puntos válidos EW, el IAM muestra valores elevados en casi todos ellos (mayores de 10 excepto 3E y 4E), el PAA y el NA son generalmente menores que en la transecta NS (medias de $PAA_{EW} = 1,65$ comparada con $PAA_{NS} = 2,32$, y $NA_{EW} = 1396$ comparado con $NA_{NS} = 1888$). Adicionalmente, el pico en el rojo lejano es mucho menor en la transecta EW (0,99 comparado con 7,50, en la transecta NS). Así, para PAA muy bajos, la existencia de una abertura muy grande ocupando una fracción importante del área abierta del dosel, pudiera incidir en las características espectrales.

No se detectaron relaciones entre el IAF y las variables espectrales, lo cual sugiere

que la calidad espectral de la luz en el sotobosque de esta selva está controlada por el área de las aberturas, su distribución y su forma, más que con el área de follaje y por ende con la luz transmitida por las hojas (componente c de la Figura 1).

Conclusiones

Aunque el área abierta del dosel resultó muy variable entre puntos y entre transectas, la baja proporción de aberturas (PAA menor del 5%) revela que el sotobosque de esta selva se encuentra en condiciones de "sombra", según la caracterización de Endler (1). Se mostró que, la contribución de la luz reflejada por las hojas hacia el sotobosque (componente b en la Figura 1), disminuye con la reducción de la proporción de área abierta. En consecuencia, una disminución de esta proporción (que atenúa los componentes a y b de la Figura 1), debe incidir en un aumento de la contribución del componente de luz transmitida por el follaje (componente c en la Figura 1). Sin embargo, la contribución de las hojas reflectoras, depende además de la hora del día. La mayor verticalidad de la luz que pasó a través de las aberturas en la transecta EW, por haber realizado las medidas a horas cercanas a la del cenit, generó menor área de hojas reflectoras en esta transecta que en la NS. Sería interesante estudiar la dinámica diurna del porcentaje de hojas reflectoras mediante fotografías hemisféricas tomadas a lo largo del día.

El índice de área foliar (IAF) es poco variable entre puntos y entre transectas. Los autores no conocen otros registros de IAF para otras selvas nubladas (otras medidas en La Mucuy indican un valor de 2,4 a 6 m de altura (27)), pero los valores medidos aquí son menores que los reportados para las selvas tropicales lluviosas de baja altitud, los cuales están en el rango de 7 a 11 (33). Esto puede deberse a las diferencias estructurales y de composición florística, así como a diferencias del tamaño y forma de las hojas entre estas selvas, pero también al uso de diferentes metodologías para su estimación.

Los resultados muestran que el IAF es independiente de las medidas de aberturas del dosel, lo cual es explicable por tratarse de un índice sobre la forma, tamaño y distribución del follaje, es decir, sobre las estructuras de las cuales depende el área de sombra pero no el área abierta.

Además de que el área del dosel ocupada por las aberturas es pequeña, ésta se encuentra altamente fraccionada. Las aberturas poseen una distribución de tamaño caracterizada por muchas aberturas pequeñas y de forma irregular, debida probablemente a la alta diversidad en especies vegetales y su compleja y variable estratificación. Como consecuencia de estas condiciones de sombra y fraccionamiento del dosel, es de esperarse que pase poca luz directa y difusa hacia el piso de la selva y que se distribuya en forma heterogénea. De seis métricas de fragmentación estudiadas, el número de aberturas (NA) y el índice de abertura máxima (IAM) resultaron ser las más representativas de la distribución de tamaño de las aberturas. Estas variables, en conjunto con PAA e IAF, fueron las variables estructurales más importantes.

Los espectros de transmitancia del dosel medidos en el sotobosque de la selva nublada de La Mucuy indican condiciones de sombreado, con atenuación muy fuerte en la banda fotosintética y un flanco de subida de la transmisión en las cercanías de 700 nm. Se observaron dos picos máximos característicos; el más prominente ocurrió en las cercanías del rojo lejano y el otro, mucho menos pronunciado, ocurrió en la vecindad del verde. Este resultado es concordante con la forma de los espectros descrita por Endler (1) para condiciones de bajo porcentaje de área abierta y cielo despejado. Como es sabido, el máximo en el verde indica mayor reflexión y transmisión por parte de las hojas, y el máximo en el rojo lejano, se debe al fuerte decremento en absorción por parte de las hojas a partir de 700 nm.

Los espectros en la transecta NS mostraron mayor magnitud y menor variabilidad que en la transecta EW. Estas diferencias se deben probablemente a las respectivas características estructurales y a distintas horas de muestreo de cada transecta. Los resultados indican que las medidas tomadas en la tarde fueron menos variables que las de la mañana.

Los resultados muestran que los picos y flancos del verde están relacionados con los del rojo lejano. Se encontró una mayor proporción de transmitancia del dosel en el verde con respecto al rojo lejano en la transecta EW, lo cual es consecuencia de la fuerte disminución del pico y flanco en el rojo lejano en los puntos de esta transecta. Por su parte, los picos están estrechamente relacionados con sus respectivos flancos en ambas transectas, aunque en la transecta EW el PV y DV muestran una relación más débil.

Para ambas transectas, existe una combinación lineal de las variables espectrales que está correlacionada con una combinación lineal de las variables estructurales. La relación entre las variables estructurales y los picos espectrales varió con la transecta. En la transecta NS se obtuvo que la relación más fuerte fue del pico en el rojo lejano con el PAA, pero en la transecta EW, la relación más fuerte fue del pico en el verde con el IAM y el NA. Así, para ambientes de sombra (PAA y NA bajos), la existencia de una abertura muy grande ocupando una fracción importante del área abierta, pudiera incidir en las características espectrales. Esto sugiere, que la distribución de tamaño de las aberturas es importante para el análisis de la calidad de luz del sotobosque, aunque no se le ha prestado la debida atención en la literatura, pero debería ser motivo de investigación.

No se detectó relación entre el IAF y las variables espectrales, lo cual sugiere que la calidad espectral de la luz en el sotobosque de esta selva está controlada por el área

abierta, su distribución y su forma, más que con la luz transmitida por las hojas.

Agradecimientos

Agradecemos la colaboración de INPARQUES por el acceso y apoyo en el establecimiento de parcelas de medición en el Parque Nacional Sierra Nevada; la ayuda prestada en el trabajo de campo por Johnny Márquez, Eulogio Chacón y Carlos García del ICAE, Universidad de Los Andes (ULA); el apoyo del LIC-ULA con el instrumental de campo. Adicionalmente, queremos agradecer a Pascual Soriano, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, por comentarios y ayuda durante el desarrollo del artículo, y a Bruce Hunter del IAS, University of North Texas (UNT), por asistencia en el desarrollo de métodos de análisis de las fotografías hemisféricas. Este trabajo recibió financiamiento parcial de Charn Uswachoke International Development Fund-UNT, de Office of The Vice-Provost for Research-UNT, de NSF-DBI-9615936 con suplemento de NSF International Programs y del Programa de Intercambio Científico CDCHT-ULA.

Referencias Bibliográficas

1. ENDLER J.A. *Ecological Monographs* 63(1):1-27, 1993.
2. CHAZDON R.L., PEARCY R.W., LEE D.W., FETCHER N. *Tropical Forest Plant Ecology*, (Eds. S.S. Mulkey, R.L.Chazdon y A.P. Smith), Chapman & Hall, New York (USA), pp. 5-55, 1996.
3. YODA K. *Japanese Journal of Ecology* 24(4):247-254, 1974.
4. CHAZDON R.L., FETCHER N. *Journal of Ecology* 72:553-564, 1984.
5. RAICH J.W. *Biotropica* 21(4):299-302, 1989.
6. BECKER P., SMITH A.P. *Agricultural and Forest Meteorology* 52:373-379, 1990.
7. TANG Y., KACHI N., FURUKAWA A., AWANG M.B. *Biotropica* 31(2):268-278, 1999.
8. FOSTER S.A., JANSON C.H. *Ecology* 66(3): 773-780, 1985.
9. FORGET P.M. *Biotropica* 24(2a): 146-156, 1992.
10. FORGET P.M. *Biotropica* 24(3): 408-414, 1992.
11. KENNEDY D.N., SWAINE M.D. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 335(1275): 357-366, 1992.
12. HAMMOND D.S., BROWN V.K. *Ecology* 76(8): 2544-2561, 1995.
13. LOISELLE B.A., RIBBENS E., VARGAS O. *Biotropica* 28(1): 82-95, 1996.
14. LEE D.W. *Biotropica* 19(2):161-166, 1987.
15. SMITH H. *Annual review of plant physiology* 33: 481-518, 1982.
16. LEE D.W., BASKARAN K., MANSOR M., MOHAMAD H., YAP S.K. *Ecology* 77(2): 568-580, 1996.
17. GRANT R.H. *International Journal of Biometeorology* 40:26-40, 1997.
18. YOUNG J.E. *Light as an Ecological Factor: II* (Eds. Evans G.C., R. Bainbridge y O. Rackham), Blackwell Scientific Publications, London (UK), pp. 135-160, 1975.
19. CHAZDON R.L., FIELD C.B. *Oecologia* (Berlin) 73: 525-532, 1987.
20. PEARCY R.W. *Plant Physiological Ecology* (Eds. R.W. Pearcy, J. Ehleringer, H.A. Mooney y P.W. Rundel), Chapman and Hall, London (UK), pp. 97-116, 1989.
21. BECKER P., ERHART D.W., SMITH A.P. *Agricultural and Forest Meteorology* 44: 217-232, 1989.
22. BONHOMME R., CHARTIER P. *Israel Journal of Agricultural Research* 22(2): 53-61, 1972.
23. NORMAN J.M., CAMPBELL G.S. *Plant Physiological Ecology* (Eds. R.W. Pearcy, J. Ehleringer, H.A. Mooney y P.W. Rundel), Chapman and Hall, London (UK), pp. 301-325, 1989.

24. CAVELIER J. **Tropical Forest Plant Ecology**, (Eds. S.S. Mulkey, R.L.Chazdon y A.P. Smith), Chapman & Hall, New York (USA), pp. 399-439, 1996.
25. LAMPRECHT H. **Estudios silviculturales en los bosques del valle de La Mucuy, cerca de Mérida**. Universidad de Los Andes, Mérida (Venezuela), 1954.
26. ATAROFF M. **Biodiversidad en Venezuela** (Eds. M. Aguilera, A. Azócar y E. González-Jimenez), Ediciones Fundación Polar-CONICIT, Caracas (Venezuela), en prensa, 2001.
27. ATAROFF M., RADA F. **Ambio** 29(7): 440-444, 2000.
28. SMITH A., HOGAN K.P., IDOL J.R. **Biotropica** 24(4):503-511, 1992.
29. MCGARIGAL K., MARKS B. **FRAGSTATS: spatial pattern analysis programme quantifying landscape structure**. USDA Forest Service Pacific Northwest Research Station, General Technical Report PNW-GTR-351, 1995.
30. ANDERSON M.C. **Light as an Ecological Factor** (Eds. R. Bainbridge, G. C. Evan, y O. Rackham), John Wiley and Sons, Inc., New York (USA), pp. 77-90, 1966.
31. EVANS, G.C. **Light as an Ecological Factor** (Eds. R. Bainbridge, G. C. Evan, y O. Rackham), John Wiley and Sons, Inc., New York (USA), pp. 53-76, 1966.
32. RUSSELL G., MARSHALL B., JARVIS P. G. **Plant canopies: Their growth, form and function**, Cambridge University Press, New York (USA), 1989.
33. VOGT K.A., GORDON J.C., WARGO J.P., VOGT D.J., ASBJORNSEN H., PALMIOTTO P.A., CLARK H.J., O'HARA J.L., KEETON W.S., PATEL-WEYNAND T., WITTEN E. **Ecosystems: balancing science with management**, Springer-Verlag, New York (USA), 1996.