

VARIACIONES EN LA ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN ARBÓREA EN BOSQUES LLUVIOSOS DE LA REGIÓN DE MANAUS (AMAZONAS CENTRAL)

GABRIEL COSTA¹, ANTONIO LUIS CRESPI¹, NIRO HIGUCHI²,
CLAÚDIA PATRÍCIA FERNANDES¹, ÁLVARO MARTINS¹, ADRIANO CASTRO¹,
SONIA BERNARDOS³ Y FRANCISCO AMICH³

RESUMEN

La vegetación de los bosques húmedos de la Amazonia Central (Norte de Brasil) se desarrolla sobre un perfil orográfico muy irregular, con toposecuencias de cima, cima/ladera, ladera, ladera/valle y valle. En el presente trabajo se procedió a la caracterización de la vegetación arbórea de este tipo de vegetación. Para alcanzar tal objetivo se optó por establecer dos transectos perpendiculares de 20x2500 m², orientados en la dirección Este-Oeste y Norte-Sur, respectivamente. Las variables estructurales seleccionadas fueron introducidas en una matriz numérica, analizándose de acuerdo con un esquema de caracterización multivariado.

A partir de los resultados obtenidos se pudo observar que la elevada diversidad taxonómica encontrada introduce, también, un alto porcentaje de β -diversidad. Esta resulta determinante para mantener un comportamiento continuo entre dos tendencias opuestas, una característica de toposecuencias más áridas (cimas y cimas/laderas) y otro de toposecuencias más húmedas (laderas/valle y valles). No obstante, y teniendo en consideración el notorio caos estructural introducido por la β -diversidad, se corrobora la idea de que la estructura de la vegetación no responde de modo tan directo a los cambios ambientales impuestos por estas condiciones topográficas.

Palabras clave: Toposecuencias, análisis multivariado, combinaciones estructurales, caos.

SUMMARY

The moist forest vegetation in Central Amazon (North of Brazil) is developed on a very irregular relief, where five different toposequencies have been recognised: plateau, plateau/slope, slope, slope/lowland and lowland. The present work was focused on the characterization of the vegetation of two (20x2500 m²) perpendicular transects, oriented in the East-West and North-South directions, by means of a multivariate analysis.

¹ Jardim Botânico, Herbário, C.E.T.A.V.-D.E.B.A., Universidade de Trás-os-Montes e Alto Douro: ap.1013, 5001-811 Vila Real, Portugal, e-mail: acrespi@utad.pt

² Departamento de Silvicultura Tropical, Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia, Manaus, Brasil.

³ Departamento de Botánica, Universidad de Salamanca, E37007-Salamanca.

The methodology proposed may be considered as a useful analytical tool to evaluate the structure of the vegetation in the communities investigated here.

The results obtained substantially the existence of two major structural behaviour tendencies, affected by the extreme toposequences, i.e., the plateau and the lowland. The discrimination between these two different tendencies is not very significant, thus confirming the limited influence of the altitude on the vegetation structure. Anyway, two opposite structural tendencies are registered, one of them for the most arid toposequence (plateau and plateau/slope) and the other for the most humid one (slope/lowland and lowland). These two tendencies are connected by continuous behaviour. The reason pointed out to explain this structural effect could be the important chaos induced by the β -diversity detected in this type of vegetation.

Key words: Toposequences, multivariate analysis, structural combinations, chaos.

Nomenclatura: MARTIUS *et al.* (1840-1906).

INTRODUCCIÓN

La variabilidad estructural de la vegetación ha sido tradicionalmente correlacionada con variaciones abióticas (AUSTIN & GREIG-SMITH, 1968). En el caso de la vegetación tropical, el principal soporte para el desarrollo estructural está concentrado en el estrato arbóreo, por lo que cualquier alteración de éste acaba por provocar transformaciones sustanciales en las comunidades vegetales (BURSLEM *et al.*, 1999). En este sentido, la orografía del terreno ha sido otro aspecto ambiental, también frecuentemente apuntado como responsable por el comportamiento estructural y dinámico de la vegetación tropical (REEDER & RIECHERT, 1975; RODRIGUES *et al.*, 1989; CLARK *et al.*, 1998; VÁZQUEZ & GIVNISH, 1998, GIVNISH, 1999). Por este motivo, las transformaciones estructurales de la vegetación, especialmente a nivel microtopográfico, son básicamente el resultado de modificaciones edáficas, con variaciones hídricas palpables, tales como la acumulación de agua en los fondos de valle y su falta en las laderas y cimas (SVENNING, 2001). Al mismo tiempo, el efecto de la altitud y de la fertilidad del suelo, entre otros factores ambientales (SCHUUR & MATSON, 2001; BOND & CHASE, 2002; WRIGHT, 2002), acaban por incidir decisivamente en el comportamiento estructural de la vegetación (ROY & SINGH, 1994; HSIEH *et al.*, 1998; CLARK *et al.*, 1999; GIVNISH, 1999).

Teniendo en consideración este aparente efecto de la geomorfología sobre la estructura de la vegetación, el principal objetivo del presente trabajo consiste en analizar la correlación entre el comportamiento estructural de la vegetación y la topografía del terreno, sobre el que esa vegetación se desarrolla. En este sentido, se diferenciarán tres clases de relieve: los valles, las laderas y las cimas. El área que será estudiada está localizada en la Reserva Biológica do Cueiras, en el territorio destinado a la Estação Experimental de Silvicultura Tropical del Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia (EEST/INPA), en el Distrito de Suframa (Figura 1-A).

El relieve topográfico de este área es característicamente irregular, expuesto a un encharcamiento permanente en los valles creados entre las montañas, al mismo tiempo que a un drenaje rápido y constante a lo largo de las inclinadas laderas que rodean estas baguadas (tal y como lo describe Lucas *et al.*, en MAGALHÃES *et al.*, 1988). RADAMBRASIL (1978) describió la vegetación que se desarrolla sobre esta orografía como típica de vallellanura del Amazonas, con bosques tubulares de estrato arbóreo denso y uniforme, ocasionalmente abiertos por procesos de regeneración natural de la vegetación.

Los resultados obtenidos serán comparados con otros semejantes, realizados también en

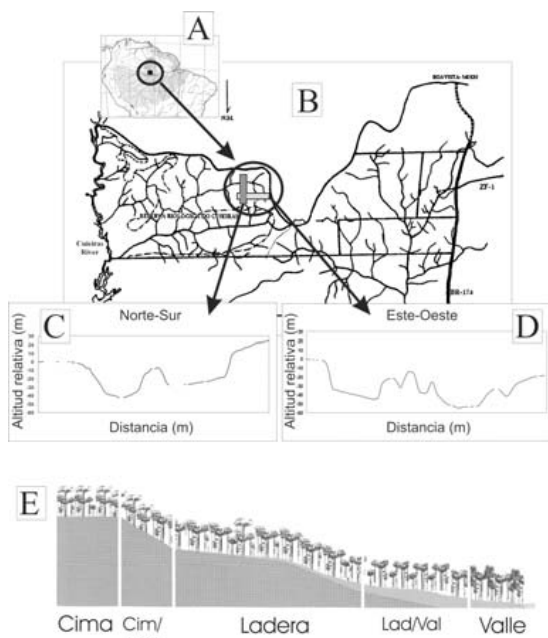


Figura 1 - (A) Localización geográfica de la Reserva; (B) transectos de muestreo perpendiculares, con la indicación de la variabilidad orográfica por transecto (North-South -C-, and East-West -D-); (E) representación gráfica de los cuatro tipos de toposecuencias estudiadas –adaptado de RIBEIRO *et al.*, 1999.

Figure 1 - (A) Geographic location of the Reserva; (B) the perpendicular sample transects; and the orographic variability per transect (North-South -C-, and East-West -D-); (E) graphic representation of the four types of toposequences –adapted from RIBEIRO *et al.*, 1999.

bosques tropicales húmedos. De esta forma será posible establecer un método analítico multivariado, destinado a analizar este tipo de vegetación.

METODOLOGÍA

El área objeto de estudio está incluida en la region fitogeográfica neotropical de Manaus (LOMOLINO *et al.*, 2005). Con una variabilidad climatológica típicamente amazónica, de precipitaciones anuales excediendo los 2.000 mm y temperaturas medias anuales superiores a los 25 °C, el régimen de precipitaciones es característicamente estacional en esta parte de la región amazónica (MALHI *et al.*, 2002). De

acuerdo con la clasificación de Köppen (1931), el clima de esta región es del tipo «Amw». En tipos de climas como este se desarrollan bosques tropicales húmedos, bajo la influencia de regímenes isohipertérmicos, menores entre julio y septiembre (RANZANI, 1980). En relación a los suelos sobre los que se desarrollan estos bosques, estos son latosoles amarillentos, de pesada textura formada por sedimentos del Terciario (SECTOR DE RELAÇÕES PÚBLICAS, 1969).

Para caracterizar el comportamiento estructural de la vegetación, se optó por establecer un método gradiential de análisis (como el sugerido por Sykes –in HILL *et al.*, 2006–, a través del cual fuese posible caracterizar las transformaciones graduales a lo largo de un perfil cima-ladera-valle, metodología ésta sugerida por diversos autores para estudiar la vegetación de bosque tropical (HIGUCHI, 1986-87; OLIVEIRA FILHO & MARTINS, 1986; KENT & COKER, 1992). Con tal fin se procedió a la selección de dos transectos, en los cuales se realizaron muestreos regulares en cuatro tipos diferentes de toposecuencias: cima, cima/ladera, ladera, ladera/valle y valle (Figura 1-B,C,D). Cada uno de los transectos escogidos, ambos con las mismas dimensiones (20x2500 m²) y perpendiculares entre ellos (Norte-Sur y Este-Oeste), fueron divididos en 125 áreas equidistantes de muestreo, de 20x20 m² cada una.

Para estudiar el comportamiento estructural de la vegetación arbórea, sustento de las restantes comunidades vegetales, se procedió a la utilización de los siguientes parámetros, para cada una de las áreas de muestreo: (1) relación de las especies arbóreas presentes; (2) diámetro a la altura del pecho (DAP) por individuo, agrupando cada uno de ellos entre diez clases o intervalos de 10 cm; (3) área basimétrica de cada individuo (g_i) –medida a 150 cm de la superficie del suelo–; y (4) número de individuos por área. Esta información fue introducida en una matriz numérica, o matriz estructural básica.

A partir de esta información básica se optó por confeccionar una matriz de contingencia,

más reducida y, consecuentemente, más fiable y manejable para su análisis multivariado. Esta matriz de contingencia fue creada a partir de 13 variables, resumidas de la siguiente forma: (1) número de especies con una única representación en el área de muestreo (N1); (2) número de especies con dos representaciones (N2); (3) número de especies con tres representaciones (N3); (4) número de especies con cuatro representaciones (N4); (5) número de especies con cinco representaciones (N5); (6) número de especies con seis representaciones (N6), que correspondió con aquel número de repeticiones específicas máximo encontrado para todas las estaciones de muestreo; (7) número total de individuos (Nt); (8) número de especies (Ne); (9) media de la riqueza florística (Ne/Nt); (10) valor más bajo de DAP (DAP1); (11) valor más alto de DAP (DAP2); (12) área de base para la totalidad de individuos encontrados por estación (g_i) y (13) el área media de la base (g_m). Cada una de estas variables fue calculada para cada área, procediéndose después a su normalización, con el objetivo de poder comparar equitativamente cada una de ellas (HAIR *et al.*, 1995).

El análisis estadístico de la matriz de contingencia se realizó con ayuda del soporte informático STATISTICA (Version 7.0) y SPSS (Version 12.0), haciendo uso del método multivariado propuesto por CRESPI *et al.*, (2003, 2005). Este método propone el uso de un modelo jerárquico log-lineal (SOKAL & ROLHF, 1981; SOKAL, 1986), para comparar la estructura de la vegetación entre estaciones de muestreo. Con este fin se realizan los siguientes análisis multivariados comparativos y clasificativos: (1) la aplicación de clusters a través de distancias euclidianas; (2) el análisis de correlación por medio de una matriz de correlación Pearson (i.e., correlaciones lineales entre muestras) y seguidamente un Análisis de Componentes Principales (PCA), con una división en cuadrículas de correlación –designadas como grupos de correlación– con el objetivo de determinar aparentes tendencias de comportamiento; (3) la caracterización de las varia-

bles más discriminantes por tendencia estructural, por medio de una Análisis Canónica Discriminante (DCA); y, finalmente, (4) la Amplitud Expresiva Máxima (HEA), parámetro éste con el que definir el intervalo total de variación del conjunto de combinaciones estructurales de la vegetación.

Los resultados obtenidos son discutidos de acuerdo con un esquema de organización estructural caótico (TILMAN & WEDIN, 1991; KEDDY *et al.*, 1994; STONE & EZRATI, 1996; IVES & JANSEN, 1998; PASCUAL & LEVIN, 1999), atendiendo a la existencia de una diversidad no especializada (β -diversidad, de acuerdo con la terminología aplicada por WHITTAKER, 1960), que genera un conjunto no correlacionado de combinaciones florístico-estructurales.

RESULTADOS

La diversidad específica detectada en el conjunto de todas las estaciones de muestreo, situadas a lo largo de los dos transectos, fue de 334 especies diferentes, distribuidas entre 54 familias. No obstante, de este abultado conjunto de especies el 72% pertenece únicamente a 11 familias: Leguminosae (Papilionoideae, Mimosoideae y Caesalpinioideae), Lecythidaceae, Sapotaceae, Burseraceae, Chrysobalanaceae, Euphorbiaceae, Lauraceae, Moraceae y Myristicaceae.

El análisis de cluster elaborado para cada toposecuencia, calculado a partir de los valores medios de los parámetros estructurales por tipo de toposecuencia, muestra tres tendencias estructurales claramente distintas en relación a la estructura vegetal arbórea (Figura 2-A-): la estructura de valle, de ladera/valle y las restantes (ladera, ladera/cima y cima).

Los resultados del análisis de correlación están expuestos en la Figura 2-B-. El gráfico del PCA, deja ver una evidente continuidad para

el conjunto de las áreas de muestreo. La falta de divergencias o discontinuidades entre estaciones denuncia, claramente, una intensa dinámica inter e intracomunitaria (CRESPÍ *et al.*, 2003), en este caso inter e intratoposecuencia.

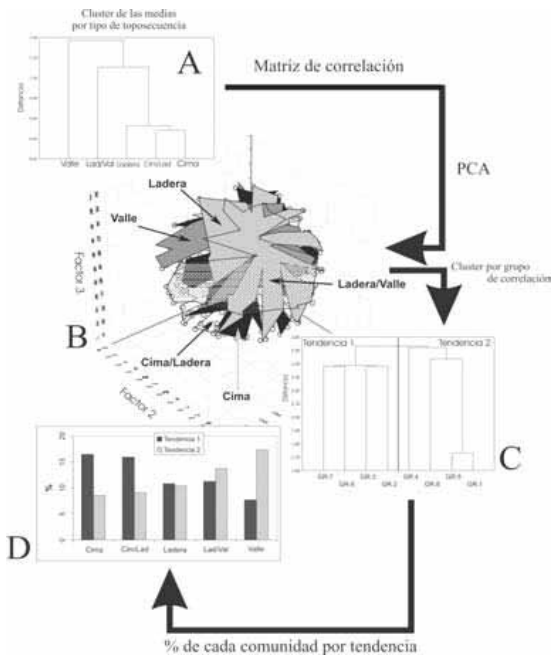


Figura 2 - (A) Dendrograma del análisis de cluster para los valores medios por tipo de toposecuencia; (B) representación gráfica del PCA para el conjunto de las estaciones de muestreo; (C) dendrograma obtenido a partir del análisis de cluster por grupo de correlación deducido del PCA; (D) porcentajes de toposecuencias por tendencia de comportamiento estructural.

Figure 2 - (A) Dendrogram of the cluster analysis for the average values per type of toposequency; (B) PCA graphic representation for the whole of samples; (C) dendrogram of the cluster analysis per group of correlation obtained from the PCA analysis; (D) percentage of toposequency per tendency of structural behavior.

Como consecuencia desta acusada continuidad entre estaciones, las cuadrículas de correlación (o grupos de correlación) acaban por estar muy próximas y sobrepuestas, de acuerdo con el esquema metodológico propuesto. El dendrograma de la Figura 2-C- revela, de forma inequívoca, dos aparentes tendencias de comportamiento estructural: una de ellas envuelve los grupos de correlación 7, 6, 3 y 2; por otro lado, en la otra tendencia se agrupan los restantes grupos de correlación (4, 8 y los muy cercanos grupos 5 y 1). El porcentaje de cada tipo de toposecuencia por grupo de correlación está representado en la Figura 2-D-, para cada una de las dos aparentes tendencias de comportamiento estructural.

Teniendo como referencia los resultados obtenidos hasta aquí, especialmente los representados en la Figura 2-D-, sería posible deducir una dominancia de la toposecuencia de cima y de la toposecuencia de valle para las tendencias 1 y 2, respectivamente. La toposecuencia de ladera acabaría por tener porcentajes de presencia muy semejantes en estas dos tendencias.

El análisis discriminante (DCA), para cada una de las toposecuencias, está ilustrado en la Figura 3-A-, estando los valores numéricos registrados en la Tabla 1. Con base en estos datos se deduce inmediatamente que los resultados de esta discriminación no son significativos. Sin embargo, las diferencias entre los comportamientos estructurales de la cima y del valle son visibles, manteniendo un abultado conjunto de comportamientos solapados entre estas dos tendencias estructurales.

| Var. Step | F to entr/rem | df 1 | df 2 | p-level | No. of vars. in | Lambda | F-value | df 1 | df 2 | p-level |
|-----------|---------------|------|------|-----------|-----------------|-----------|-----------|------|---------|-----------|
| Ne 1 | 10,0713558 | 4 | 245 | 1,457E-07 | 1 | 0,8587891 | 10,071354 | 4 | 245 | 1,457E-07 |
| N6 2 | 4,1890192 | 4 | 244 | 0,0026754 | 2 | 0,8036036 | 7,0469842 | 8 | 488 | 7,982E-09 |
| DAP1 3 | 2,23675609 | 4 | 243 | 0,0657 | 3 | 0,7750664 | 5,4189267 | 12 | 643,209 | 8,138E-09 |
| gt 4 | 1,90421331 | 4 | 242 | 0,1103811 | 4 | 0,7514159 | 4,5352187 | 16 | 739,96 | 1,051E-08 |

Tabla 1 - Resultados numéricos relativos al DCA por tipo de toposecuencia (el parámetro Ne acaba por ser la variable estructural más discriminante -F=10,1-).

Table 1 - Numeric results of the DCA per type of toposequency (the parameter Ne is the most discriminant structural variable -F=10,1-).

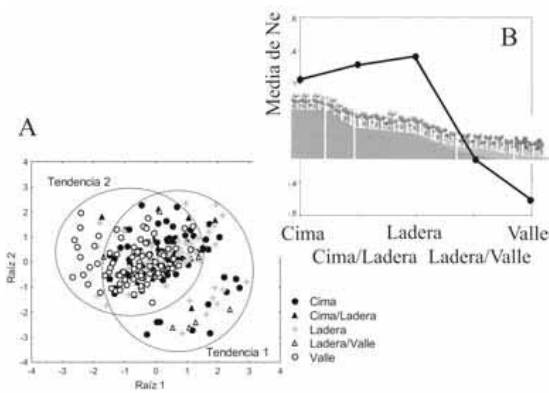


Figure 3 - (A) Representación gráfica del DCA por tipo de toposecuencia, con la indicación de las dos tendencias de comportamiento estructural deducidas; (B) representación gráfica de las medias de Ne por toposecuencia.

Figure 3 - (A) DCA graphic representation per type of toposequency with the indication of the two different tendencies of behaviour; (B) graphic representation of the means of Ne per toposequency.

A partir de la lectura de la Tabla 1 se puede observar como el número de especies (Ne) es el parámetro estructural más discriminante. El gráfico de las medias de Ne por toposecuencia se representa en Figura 3-B-. Las especies más características por toposecuencia están recogidas en la Tabla 2.

Las HEAs calculados para cada una de las toposecuencias demuestran que los valores más altos corresponden a las toposecuencias de cima, valle y ladera, siendo menores en las situaciones de transición (cima/ladera y ladera/valle). (Figura 4-A-). Los valores de HEAs por grupo de correlación demuestran nuevamente la importancia de las toposecuencias de cima, valle y ladera: los grupos 2 y 6 son aquellos que exhiben un alto porcentaje de estaciones en cimas (41,4%), mientras que en los grupos 4 y 5 destaca el valle (34,6%) y en el 3 y el 5 las laderas (35%) (Figura 4-B-). Como sería

| Valle | Cima | Ladera | Cima/Ladera | Ladera/Valle |
|---------------------------------|-----------------------------------|--------------------------------|----------------------------|-----------------------|
| <i>Pausandra macropetala</i> | <i>Inga obtusata</i> | <i>Terminalia dichotoma</i> | <i>Pouteria</i> sp. | <i>Casearia</i> sp. |
| <i>Pouteria</i> sp. | <i>Aspidosperma exalatum</i> | <i>Chrysophyllum oppositum</i> | <i>Dipteryx magnifica</i> | <i>Ficus duckeana</i> |
| <i>Matisia ochrocalyx</i> | <i>Pouteria eugeniifolia</i> | <i>Helicostylis tomentosa</i> | <i>Inga</i> sp. | <i>Duroia</i> sp. |
| <i>Theobroma subincanum</i> | <i>Licaria aritu</i> | <i>Pterocarpus amazonicus</i> | <i>Mezilaurus synandra</i> | |
| <i>Parkia</i> sp.1 | <i>Chrysophyllum prieurii</i> | <i>Theoma speciosum</i> | <i>Licaria</i> sp. | |
| <i>Micropholis</i> sp. | <i>Anacardium</i> sp. | <i>Picrolemma pseudocoffea</i> | <i>Aniba hostmaniana</i> | |
| <i>Chrysophyllum balata</i> | <i>Pouteria macrocarpa</i> | <i>Cecropia</i> sp. | <i>Xylopia benthami</i> | |
| <i>Brosimum</i> sp. | <i>Duguetia</i> sp. | <i>Myrcia lanceolata</i> | <i>Ormosia</i> sp. | |
| <i>Symphonia</i> sp. | <i>Peltogyne paniculata</i> | <i>Licania</i> sp. | <i>Chrysophyllum</i> sp. | |
| <i>Protium subserratum</i> | <i>Stryphnodendron guianensis</i> | <i>Diospyros</i> sp. | | |
| <i>Hymenaea courbaril</i> | <i>Cordia</i> sp. | <i>Caryocar</i> sp. | | |
| <i>Aristolochia</i> sp. | <i>Ocotea caniculata</i> | <i>Caryocar villosum</i> | | |
| <i>Aparisthium cordatum</i> | <i>Byrsonima</i> sp. | <i>Eschweilera</i> sp. | | |
| <i>Carapia punctulata</i> | <i>Pausandra macropetala</i> | <i>Anacampta</i> sp. | | |
| <i>Tapura</i> sp. | <i>Salacia</i> sp. | <i>Couma</i> sp. | | |
| <i>Myrtiluma eugenifolia</i> | <i>Eschweilera</i> sp. | <i>Virola</i> sp. | | |
| <i>Taralea oppositifolia</i> | <i>Virola</i> sp. | | | |
| <i>Guatteria</i> sp. | <i>Sloanea</i> sp. | | | |
| <i>Annona ambotay</i> | <i>Sacoglottis</i> sp. | | | |
| <i>Parkia</i> sp.2 | <i>Drypetes variabilis</i> | | | |
| <i>Callophyllum brasiliense</i> | | | | |
| <i>Licania</i> sp. | | | | |
| <i>Hirtella</i> sp. | | | | |
| <i>Lacunaria jenmanii</i> | | | | |
| <i>Bombacopsis</i> sp. | | | | |
| <i>Duroia</i> sp. | | | | |
| <i>Andira parviflora</i> | | | | |
| <i>Sandwithia guianensis</i> | | | | |

Tabla 2 – Relación de los taxa específicos más discriminantes por tipo de toposecuencia.

Table 2 - Relation of the most discriminant specific taxa per type of toposequency.

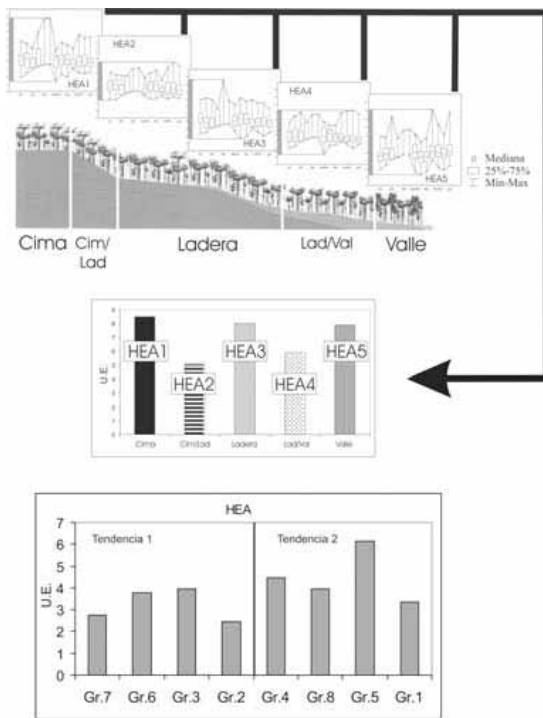


Figure 4 - (A) Histograma de las Amplitudes Expresivas Máximas (HEAs) por tipo de toposecuencia; (B) histograma de las HEAs por grupo de correlación distribuido por tendencia.

Figure 4 - (A) Histogram of the Highest Expressivity Amplitudes (HEAs) per type of toposequency; (B) histogram of HEAs per group of correlation distributed per tendency.

de esperar, teniendo presente el comentario anterior, los valores de HEA para cada una de las dos tendencias de comportamiento son muy semejantes (49,2% para la tendencia 1 y 50,8% para la tendencia 2).

DISCUSIÓN

La elevada diversidad taxonómica observada en los dos transectos no deja de ser un dato semejante al obtenido por otros autores, para áreas cercanas a la estudiada (o con características ambientales similares) (FITTKAU & KLINGE, 1973; JARDIM & HOSOKAWA, 1986-87; OLIVEIRA, 1997; HIGUCHI *et al.*, 1998; RIBEIRO *et al.*, 1999a, 1999b). Al mismo tiempo, la densidad de individuos arbóreos encontrada está igualmente en consonancia

con el modelo propuesto por JANZEN (1970), para este tipo de ecosistemas. No obstante, los resultados obtenidos acaban por resultar algo contradictorios en relación a la idea clásica de dependencia entre la estructura de la vegetación arbórea y la variabilidad topográfica, apuntada por algunos autores (VÁZQUEZ & GIVNISH, 1998; GIVNISH, 1999).

No cabe la menor duda que, atendiendo al carácter de soporte que la vegetación arbórea desarrollada en este tipo de ecosistema, cualquier alteración en la estructura de este estrato acabará por generar transformaciones más profundas en la restante vegetación no arbórea (BURSLEM *et al.*, 1999). En este sentido, muchos son los autores que concluyen que las principales transformaciones de la vegetación, en ecosistemas tropicales lluviosos, son dependientes de variaciones edáficas y climáticas (FITTKAU & KLINGE, 1973; ROY & SINGH, 1994; CLARK *et al.*, 1998; HSIEH *et al.*, 1998; CLARK *et al.*, 1999; GIVNISH, 1999; SVENNING, 2001; BALVANERA *et al.*, 2002), pues los cambios en la estructura vegetal serán más visibles a gran escala (EITEN, 1975).

De hecho, los datos observados no presentan importantes alteraciones del comportamiento estructural de la vegetación, para cada una de las toposecuencias estudiadas. No obstante, entre las toposecuencias más notoriamente distintas (cimas, laderas y valles) es posible observar comportamientos estructurales tendencialmente diferenciados. Al mismo tiempo, y en relación a las toposecuencias intermedias, los comportamientos estructurales surgen claramente intermedios (cima/ladera y ladera/valle).

En términos estructurales, los resultados obtenidos podrían encuadrarse dentro de un escenario de caos determinístico (STONE, 1993; STONE & EZRATI, 1996; HANSKI, 1999), donde la enorme β -diversidad detectada, en contraste con los taxa aparentemente más especializados por toposecuencia, acaban por generar ese comportamiento tan solapado (COUGHENOUR & ELLIS, 1992; HE *et al.*, 1997; PYKE *et al.*, 2001; BALVANERA *et al.*,

2002). La distribución estacional de las lluvias, así como las importantes diferencias edáficas, provocadas por la acumulación de agua en el valle y su falta en las cimas y laderas, constituyen aspectos determinantes para modificar estructuralmente el comportamiento de la vegetación arborea. Sin embargo, debido a esa alta β -diversidad en relación a la especificidad con las condiciones ecológicas, las transformaciones estructurales no son tan marcadas como podría esperarse. Basta ver, por ejemplo, observar los valores semejantes de HEAs para las dos tendencias de comportamiento obtenidas, una más características de condiciones edafológicas más áridas y la otra de condiciones más húmedas.

Ese caos estructural puede ser igualmente explicado desde una perspectiva individualista (TANSLEY, 1921), atendiendo a las capacidades competitivas de cada taxon a lo largo de las diferentes toposecuencias (CIPOLLINI *et al.*, 1994; HUSBAND & BARRET, 1996; MORRISON, 1998; HOLYOAK & RAY, 1999; PIANKA, 2000). La capacidad competitiva surge así como un comportamiento intimamente ligado a las condiciones ecológicas locales, de modo que las diferencias entre capacidades competitivas acaban por generar el comportamiento caótico observado (TILMAN & WEDIN, 1991; KEDDY *et al.*, 1994; DUNNETT *et al.*, 1998), para el conjunto de estaciones de muestreo estudiadas. Las combinaciones estructurales observadas en cada toposecuencia no son significativamente diferentes, por lo que la estructura de la vegetación arbórea sería el resultado de la interacción con factores ecológicos locales (BOND & CHASE, 2002).

Otra razón que lleva a pensar en la posibilidad de un efecto importante de la β -diversidad en este proceso, lo constituye la variable más discriminante entre toposecuencias, en este caso el número de especies (N_e) por toposecuencia. La mayor riqueza taxonómica está presente en la toposecuencia más árida, en contraste con la toposecuencia más húmeda (más productiva, según GIVNISH -1999-). Este mayor aumento de especies, resultado de la restricción ecológica soportada para estas condiciones de cima y

ladera, sería una justificación aceptable para apuntar a un mayor caos en el comportamiento estructural de la vegetación en las toposecuencias más áridas. No obstante, las toposecuencias más húmedas (valle y valle/ladera) acaban por tener un caos inherente muy próximo al conjunto de las toposecuencias más áridas. De este modo, apuntar a un comportamiento determinado por toposecuencia no responde a la realidad del comportamiento estructural de esta vegetación. Las combinaciones obtenidas serían el resultado de comportamientos aleatorios, resumidos a un caos organizativo entre las diferentes situaciones ecológicas. Las especies que presentan una preferencia ecológica por toposecuencia (un total de un 23% del catálogo florístico total) serán las que acaben por diferenciar los comportamientos estructurales detectados, pues todas las restantes provocan un efecto solapante entre comportamientos.

CONCLUSIONES

La variabilidad orográfica ha sido apuntada, en repetidas ocasiones, como un factor determinante para diferenciar comportamiento en la vegetación de los bosques húmedos amazónicos. No obstante, continúan prevaleciendo otros elementos de este tipo de ecosistemas como más sensibles a cambios en la topografía del terreno. Así, por ejemplo, las modificaciones edáficas constituyen aspectos decisivos, especialmente por las consecuencias que estas acarrear (humedad del suelo, alteraciones microbianas, texturas, etc.). Por estas circunstancias, diferentes autores consideran que las alteraciones en la estructura de la vegetación acaban por resultar aspectos secundarios, de difícil caracterización y, en general, no significativos (atendiendo siempre al grado de variabilidad altitudinal considerada).

A lo largo de este trabajo se han estudiado variaciones altitudinales del orden de los 60-80 m, lo que en principio no genera transformaciones climáticas acusadas, aunque sí modificaciones edáficas decisivas. La existencia de

ensenadas siempre encharcadas, o de laderas y cimas áridas, podría introducir algún cambio en el comportamiento estructural de la vegetación arbórea. De hecho, de acuerdo con los resultados obtenidos, y a través de la metodología gradienta utilizada, se puede verificar un comportamiento estructural tendencial entre dos circunstancias extremas: por un lado las cimas y, por el otro, los valles. Entre ellas, la vegetación arbórea de ladera crea un comportamiento intermedio, que acaba por enlazar esas dos situaciones más extremas. Por esta razón, estos resultados no apuntan a una diferenciación definitiva, aspecto este que acaba por estar de acuerdo con lo apuntado hasta

ahora por diversos autores. De este modo, sería razonable pensar que la enorme diversidad taxonómica de árboles concentrada en este tipo de vegetación, y en especial la elevada β -diversidad asociada a este proceso, acabará por constituir una circunstancia estructural determinante. Sin embargo, y teniendo en consideración el carácter fuertemente irregular característicamente relacionado con esta vegetación, no debe ser desdeñado este comportamiento estructural tendencial, pues acaba por permitir, a pequeña escala, un recubrimiento constante de la vegetación, independientemente de las intensas variaciones edáficas que acompañan este proceso.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AUSTIN, M. P. & GREIG-SMITH, P. 1968. The application of quantitative methods to vegetation survey. II. Some methodological problems of data from rain forest. *Journal of Ecology*, 56: 827-844.
- BALVANERA, P., LOTT, E., SEGURA, G., SIEBE, C. & ISLAS, A. 2002. Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal Vegetation Science*, 13: 145-158.
- BOND, E. M. & CHASE, J. M. 2002. Biodiversity and ecosystem functioning at local and regional spatial scales. *Ecology Letters*, 5: 467-470.
- BURSLEM, D. F. R. P. & WITHMORE, T. C. 1999. Species diversity, susceptibility to disturbance and tree population dynamics in tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 10(6): 767-776.
- CIPOLLINI, M. L., WALLACE, D. A. & WHIGHAM, D. F. 1994. A model of path dynamics, seed dispersal, and sex ratio in the dioecious shrub. *Journal of Ecology*, 82: 621-633.
- CLARK, D. B., CLARK, D. A. & 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., PALMER, M. W. & CLARK, D. A. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology*, 80(8): 2662-2675.
- COUGHENOUR, M. B. & ELLIS, J. E. 1993. Landscape and climatic control of woody vegetation in a dry tropical ecosystem: Turkana District, Kenya. *Journal of Biogeography*, 20: 383-398.
- CRESPÍ, A. L., SANTOS, M., MONZÓN, A., CASTRO, A., FERNANDES, C. P., PEREIRA, A., BERNARDOS, S. & AMICH, F. 2003. Phytostructural analysis of the vegetation in an agroecosystem of the North of Portugal. I. A resistance and resilience approach. *Ecologia Mediterranea* 29(1): 49-59
- CRESPÍ, A. L., BERNARDOS, S., CASTRO, A., FERNANDES, C. P. & AMICH, F. 2005. An approach to the structural characterization of the vegetation in the Northern of Portugal. *Plant Biosystems* 139(3): 387-398.
- DUNNETT, N. P., WILLIS, A. J., HUNT, R. & GRIME, J. P. 1998. A 38-year study of relations between weather and vegetation dynamics in road verges near Bibury, Gloucestershire. *Journal of Ecology*, 86: 610-623.
- EITEN, G. 1975. The vegetation of the Serra do Roncador. *Biotropica*, 7(2): 112-135.
- FITTKAU, E. J. & KLINGE, H. 1973. On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica*, 5(1): 2-14.

- GIVNISH, T. J. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology*, 87: 193-210.
- HANSKI, I. (ed.). 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press. Oxford.
- HAIR, J. F. Jr., ANDERSON, R. E., TATHAM, R. L. & BLACK, W. C. (ed.) 1995. *Multivariate data analysis*. Prentice-Hall International, Inc., 4th ed. New Jersey.
- HE, F., LEGENDRE, P. & LAFRANKIE, J. V. 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 8: 105-114.
- HIGUCHI, N. 1986-87. Amostragem sistemática versus amostragem aleatória em floresta tropical úmida de terra firme na região de Manaus. *Acta Amazônica*, 16/17: 393-400.
- HIGUCHI, N.; SANTOS, J. dos; RIBEIRO, J. R.; MINETTE, L.; BIOT, Y. 1998. Biomassa da parte aérea da floresta tropical úmida de terra firme da Amazônia Brasileira. *Acta Amazonica*, Manaus, 28(2): 153-166.
- HILL, D., FASHAM, M., TUCKER, G., SHEWRY, M. & SHAW, P. (ed.) 2006. *Handbook of biodiversity methods*. Cambridge University Press, 2nd ed. New York.
- HOLYOAK, M. & RAY, C. 1999. A roadmap for metapopulation research. *Ecology Letters*, 2: 273-275.
- HSIEH, C. F., CHEN, Z.-S., HSU, Y.-M., YANG, K.-C. & HSIEH, T. H. 1998. Altitudinal zonation of evergreen broad-leaved forest on Mount Lopei, Taiwan. *Journal of Vegetation Science*, 9(2): 201-212.
- HUSBAND, B. C. & BARRETT, S. C. H. 1996. A metapopulation perspective in plant population biology. *Journal of Ecology*, 84: 461-469.
- IVES, A. R. & JANSEN, V. A. 1998: Complex dynamics in stochastic tritrophic models. *Ecology* 79(3): 1039-1052.
- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist*, 104: 501-528.
- JARDIM, F. S. C. & HOSOKAWA, R. T. 1986-87. Estudo da floresta úmida da Estação Experimental de Silvicultura Trópic do INPA. *Acta Amazônica*, 16/17: 411-508.
- KEDDY, P. A., TOWOLAN-STRUTT, L. & WISHEU, C. 1994. Competitive effect and response rankings in 20 wetland plants: are they consistent across three environments?. *Journal of Ecology*, 82: 635-643.
- LOMOLINO, M. V., RIDDLE, B. R. & BROWN, J. H. 2005. *Biogeography*. Sinauer Associates, Inc., 3rd ed. Sunderland.
- KENT, M. & COKER, P. (ed.). 1992. *Vegetation description and analysis: a practical approach*. Belhaven Press. London.
- KÖPPEN, W. 1931. *Grundriss der Klimakunde*. Walter de Gruyter. Berlin, Leipzig.
- MAGALHÃES, L. M. S., BLUM, W. E. H., HIGUCHI, N. & SANTOS, J. dos 1988. Relações entre o solo e a floresta no estabelecimento de unidades de paisagem florestais, na Amazônia (1). *Floresta e ambiente*, 5(1):89-103.
- MALHI, Y., PHILLIPS, O. L., LLOYD, J., BAKER, T., WRIGHT, J., ALMEIDA, S., ARROYO, L., FREDERIKSEN, T., GRACE, J., HIGUCHI, N., KILLEEN, T., LAURANCE, W. F., LEAÑO, C., LEWIS, S., MEIR, P., MONTEAGUDO, A., NEILL, D., NÚÑEZ VARGAS, P., PANFIL, S. N., PATIÑO, S., PITMAN, N., QUESADA, C. A., RUDAS-LL., A., SALOMÃO, R., SALESKA, S., SILVA, N., SILVEIRA, M., SOMBROEK, W. G., VALENCIA, R., VÁSQUEZ MARTÍNEZ, R., VIEIRA I. C. G. & VINCETI, B. 2002. An international network to monitor the structure, composition and dynamics of Amazonian forest (RAINFOR). *Journal of Vegetation Science*, 13: 439-450.
- MARTIUS, C. F. P. VON, URBAN, I. & EICHLER, A. G. (ed.). 1840-1906. *Flora Brasiliensis*, 15 vol., Munich.
- MORRISON, L. W. 1998. The spatiotemporal dynamics of insular ant metapopulations. *Ecology*, 79(4): 1135-1146.
- OLIVEIRA, A. A. 1997. *Diversidade, estrutura e dinâmica do componente arbóreo de uma floresta de terra firme de Manaus, Amazonas*. Thèse M. Sc., Universidade de São Paulo. São Paulo.

- OLIVEIRA FILHO, A. T. DE & MARTINS, F. R. 1986. Distribuição, caracterização e composição florística das formações vegetais da região da Salgadeira, na Chapada dos Guimarães (MT). *Revista Brasileira de Botânica*, 9: 207-223.
- PASCUAL, M. & LEVIN, S. A. 1999. From individuals to population densities: searching for the intermediate scale of nontrivial determinism. *Ecology* 80(7): 2225-2236.
- PIANKA, E. R. (ed.). 2000. *Evolutionary ecology*. Addison Wesley Longman. San Francisco.
- PRANCE, G. T. (ed.). 1996. *Biodiversity. Measurement and estimation*. D. L. Hawksworth Chapman & Hall associated with The Royal Society. London.
- PYKE, C. R., CONDIT, R., AGUILAR, S. & LAO, S. 2001. Floristic composition across a climatic gradient in a neotropical lowland forest. *Journal of Vegetation Science*, 12: 553-566.
- RADAMBRASIL 1978. Folha SA20 Manaus. Ministério de Minas e Energia: Departamento Nacional de Produção Mineral: 261. Rio de Janeiro.
- RANZANI, G. 1980. Identificação e caracterização de alguns solos da Estação Experimental de Silvicultura Tropical do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). *Acta Amazônica*, 10(1): 7-41.
- REEDER, W. G. & RIECHERT, S. E. 1975. Vegetation change along an altitudinal gradient, Santa Cruz island, Galapagos. *Biotropica*, 7 (3): 162-175.
- RIBEIRO, R. J., HIGUCHI, N., SANTOS, J. dos & AZEVEDO, C. P. 1999a. Estudo fitossociológico nas regiões de Carajás e Marabá-Para, Brasil. *Acta Amazônica*, 29(2): 207-222.
- RIBEIRO, J. E., HOPKINS, M. J. G., VICENTINI, A., SOTHERS, C. A., COSTA, M. A., BRITO, J. M., SOUZA, M. A., MARTINS, L. H., LOHMANN, L., ASSUNÇÃO, P. A., PEREIRA, E., SILVA, C., MESQUITA, M. & PROCÓPIO, L. (ed.). 1999b. *Flora da Reserva Ducke*. INPA-DFID. China.
- RODRIGUES, R. R., MORELLATO, L. P. C., JOLY, C. A. & LEITÃO, H. DE F. F. 1989. Estudo florístico e fitossociológico em um gradiente altitudinal de mata estacional mesófila semidecídua, na Serra do Japi, Jundiá, SP. *Revista Brasileira de Botânica*, 12: 71-84.
- ROY, S. & SINGH, S. 1994. Consequences of habitat heterogeneity for availability of nutrients in a dry tropical forest. *Journal of Ecology*, 82: 503-509.
- SECTOR DE RELAÇÕES PÚBLICAS (ed.). 1969. *Os solos da área Manaus-Itacoatiara. Estudos e Ensaio 1. Estado do Amazonas, Secretária de Estado da Produção - Instituto de Pesquisas Experimentais Agropecuárias do Norte (IPEAN)*. Manaus.
- SCHUUR, A. G. & MATSON, P. A. 2001. Net primary and nutrient cycling across a mesic to wet precipitation gradient in Hawaiian montane forest. *Oecologia* 128: 431-442.
- SOKAL, R. R. 1986. *Phenetic taxonomy: theory and methods*. *Ann. Ver. Ecol. Syst.*, 17: 423-442.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. (ed.). 1981. *Biometry*. W. H. Freeman. New York.
- STONE, L. 1993. Period-doubling reversals and chaos in simple ecological models. *Nature*, 365(14): 617-620.
- STONE, L. & EZRATI, S. 1996. Chaos, cycles and spatiotemporal dynamics in plant ecology. *Journal of Ecology*, 84: 279-291.
- SVENNING, J.-C. 2001. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *The Botanical Review*, 67(1): 1-53.
- TANSLEY, A. G. 1921. The classification of vegetation and the concept of development. *Journal of Ecology*, 8: 118-149.
- TILMAN, D. & WEDIN, D. 1991. Oscillations and chaos in the dynamics of a perennial grass. *Nature*, 353: 653-655.
- VÁZQUEZ, J. A. & GIVNISH, T. J. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology*, 86: 999-1020.
- WHITTAKER, R.H. 1960. *Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California*. *Ecological Monographs*, 30: 279-338.
- WRIGHT, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forest: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130: 1-14.

