



# Comparación de la **diversidad estructural** de una selva alta perennifolia y una mediana subperennifolia en Tabasco, México

## Comparison of the structural diversity between a humid and subhumid tropical forest in Tabasco, Mexico

José Luis Martínez-Sánchez<sup>1</sup>

<sup>1</sup> División Académica de Ciencias Biológicas. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Tabasco, México. jose.martinez@ujat.mx

### RESUMEN

Debido a que el tamaño de los árboles puede influir significativamente en la estructura de una comunidad y consecuentemente en su diversidad, los índices de diversidad estructural constituyen estimadores más precisos que los índices de diversidad clásicos ya que incorporan el diámetro y altura de los árboles. Mediante el uso de ocho índices estructurales, considerando el área basal de la comunidad por clases de diámetro y altura de los árboles, se comparó la diversidad estructural de una selva alta perennifolia y una mediana subperennifolia en Tabasco, México. Para los árboles con diámetro a la altura del pecho mayor a 10 cm, se determinó especie, diámetro a la altura del pecho y altura total, y los índices se compararon estadísticamente entre las dos comunidades. La selva mediana subperennifolia presentó 27 especies, 211 árboles y 129 palmas por hectárea, diámetro promedio a la altura del pecho de 28.0 cm y 9 individuos > 20 m de altura. La selva alta perennifolia tuvo 66 especies y 591 árboles por hectárea, diámetro promedio a la altura del pecho de 21.2 cm y 36 árboles > 20 m de altura. Los índices de diversidad estructural de la selva alta perennifolia (2.76 – 6.737) fueron significativamente ( $p < 0.01$ ) mayores que los de la mediana subperennifolia (2.345 – 4.978). Los índices (Gini) de la selva alta perennifolia (0.61 y 0.494) indicaron que los árboles son más variables en su tamaño (diámetro y altura) que los de la mediana subperennifolia (0.583 y 0.419). Se concluye que los índices de diversidad estructural reflejan tanto la diversidad de especies como la complejidad estructural de la comunidad, siendo más diversa la selva alta perennifolia que la mediana subperennifolia. Se sugiere su uso para las comunidades arboladas.

**PALABRAS CLAVE:** área basal, comunidad, Índices de diversidad, Shannon-Weiner, *t*-Hutchenson, vegetación.

### ABSTRACT

Due to the fact that tree size can significantly influence community structure, and thus diversity, structural diversity indices which incorporate DBH and total tree height can be more accurate estimators than the classic diversity indices. The structural diversity of a tropical humid forest (THF) and a tropical sub-humid forest (TSF), in Tabasco, Mexico, was compared using eight structural indexes that estimate community basal area sorted by DBH and tree height classes. The species, DBH and total tree height of trees > 10 cm DBH were determined. The structural indices were statistically compared between the two communities. The TSF presented 27 species, 211 trees and 129 palms  $\text{ha}^{-1}$ , a mean DBH of 28.0 cm and 9 trees > 20 m height. The THF presented 66 species and 591 trees  $\text{ha}^{-1}$ , a mean DBH of 21.2 cm and 36 trees > 20 m height. The structural indices of the THF (2.76 – 6.737) were significantly higher than those of the TSF (2.345 – 4.978). The Gini indices of the THF (0.61 and 0.494) indicated that trees were more heterogeneous in size (diameter and height) than those of the TSF (0.583 and 0.419). The structural indices therefore evaluate species diversity and community structural diversity in a more complete way, with the THF presenting higher structural diversity than TSF, which suggests the value of their use within tree vegetation studies.

**KEYWORDS:** basal area, community, Indices, Shannon-Weiner, *t*-Hutchenson, vegetation.

## INTRODUCCIÓN

La medición de la diversidad biológica de una comunidad vegetal es fundamental para conocer su funcionamiento, manejo y conservación. La diversidad biológica se entiende como la variedad y abundancia de especies en un área determinada de estudio, la cual se puede medir en cuanto a su riqueza de especies y homogeneidad en su distribución a través de los múltiples índices desarrollados (Magurran, 2004).

La caracterización de los atributos estructurales de las comunidades arbóreas, así como de la mayoría de las comunidades vegetales, se han realizado mediante el uso de los índices de diversidad clásicos tales como Shannon-Wiener (1949), Simpson (1949), Margalef (1958) y Menhinick (1964), entre otros, los cuales están basados en la riqueza de especies, su abundancia y distribución (Magurran, 2004). De esta manera, la selva alta perennifolia (SAP) (*sensu* Miranda y Hernández-X., 1963) se ha caracterizado por ser una comunidad arbórea más diversa que la selva mediana subperennifolia (SMS) como lo refieren múltiples estudios (Cascante y Estrada, 2001; Godínez-Ibarra y López-Mata, 2002; Basáñez, Alanís y Badillo, 2008; Maldonado-Sánchez y Maldonado-Mares, 2010; Sánchez-Pérez, Castillo-Acosta y Cámara-Cabrales, 2011; Martínez-Sánchez y Cámara, 2012; Dzib-Castillo, Chanatásig-Vaca y González-Valdivia, 2014). Así también, los mismos estudios muestran que la SAP generalmente presenta mayores densidades y tamaño de árboles que la SMS, sin embargo, los valores de estos atributos varían dentro de ciertos intervalos para ambas comunidades, haciendo la comparación en algunos casos fácil, pero en otros no.

Sin embargo, alrededor del año 2000 surgió el concepto de diversidad estructural de las comunidades arbóreas, el cual considera al tamaño de los árboles como otro atributo estructural de la comunidad. La diversidad estructural de una comunidad arbórea es la combinación de la diversidad de especies y el tamaño en diámetro y altura de los árboles, con la finalidad de ser un mejor indicador de la diversidad de los ecosistemas forestales (Staudhammer y LeMay, 2001; Pommerening, 2002; Bohl y Lanz, 2005; McElhinny, Gibbons, Brack y Bauhus, 2005).

Debido a la variación en el tamaño de los árboles, los índices de diversidad clásicos son limitados en la estimación de una diversidad más completa (Lähde, Laiho, Norokorpi y Saksa, 1999). Dos comunidades arbóreas o plantaciones (una juvenil y una madura, por ejemplo) con el mismo número de especies y abundancia de árboles por especie tendrán diferente diversidad estructural al considerarse la dimensión de los árboles.

La aportación de los índices estructurales es la de incorporar las dimensiones de los árboles a los índices de diversidad clásicos. Diversos autores han propuesto índices estructurales basados principalmente en la diversidad de especies y tamaño de los árboles (von Gadow, 1999; Lahde *et al.*, 1999; Staudhammer y LeMay, 2001; Kant, 2002; Bohl y Lanz, 2005; LeMay y Staudhammer, 2005; Másisi, Nelwamondo y Marwala, 2008; McRoberts *et al.*, 2008; Lei, Wang y Peng, 2009; Wang, Lei, Ma, Kneeshaw y Peng, 2011), mientras otros han propuesto una combinación de índices (Pommerening, 2002; del Rio, Montes, Cañellas y Montero, 2003). El índice de diversidad de Shannon-Wiener ( $H_s$ ) comúnmente utilizado, se determina considerando el área basal de todos los árboles de las especies de la comunidad en conjunto. En contraste, los índices estructurales consideran el área basal del arbolado por clases diamétricas ( $H_d$ ) y de altura ( $H_h$ ) de las especies de la comunidad, y más aún, por clases diamétricas y de altura de cada especie ( $H_{sd}$  y  $H_{sp}$  respectivamente) donde el valor máximo ocurre cuando el área basal esta uniformemente distribuida en todas las especies o clases de tamaño de árboles (Lei *et al.*, 2009).

La importancia de la estructura de una comunidad arbolada radica en que es un elemento importante de la biodiversidad (MacArthur y MacArthur, 1961; Willson, 1974; Ambuel y Temple, 1983), funcionalidad (Buongiorno, Dahir, Lu y Lin, 1994; Önal, 1997), manejo (Pretzsch, 1997; Lei *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2011), productividad (Long y Shaw, 2010) y ecología de las especies animales (Goreaud y Pélissier, 1999). La vida silvestre y diversidad animal (incluyendo aves e insectos) de un área se encuentra asociada a la presencia de un gran número de especies vegetales y tamaños de árboles (Whittaker, 1972;



Buongiorno *et al.*, 1994; Recher, Majer, Ganesh, 1996; Kimmins, 1997; McCleary y Mowat, 2002). La diversidad de fisonomía de las comunidades arbóreas está relacionada a la complejidad estructural (Oliver y Larson, 1996). Finalmente, en las comunidades arbóreas en particular, la estructura del arbolado mantiene una estrecha relación con los factores abióticos básicos como radiación lumínica, humedad y temperatura (Hubbell *et al.*, 1999) y flujos biogeoquímicos (Wang *et al.*, 2011).

Si bien, los índices clásicos han sido útiles para estimar la diversidad de especies de una comunidad arbórea, integrar la estructura del arbolado puede proporcionar una estimación más completa de la comunidad. Por lo anterior, en el presente trabajo se pretende comparar la estructura de dos selvas (una alta y una mediana, *sensu* Miranda y Hernández-X., 1963) de una forma más completa mediante el uso de índices de diversidad estructural.

## OBJETIVOS

El objetivo del presente trabajo fue comparar la diversidad estructural de una selva alta perennifolia y una selva mediana subperennifolia, esperando encontrar una mayor diversidad estructural de la primera que de la segunda, debido a una mayor riqueza de especies, tamaño y abundancia del arbolado.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El presente trabajo se desarrolló en una selva mediana subperennifolia (SMS) y una selva alta perennifolia (SAP) ubicadas en el estado de Tabasco, México (Fig. 1, Tabla 1). Ambos tipos de selva son importantes por su diversidad y productividad tanto para la conservación de especies como para la provisión de servicios ambientales. Los cuadros para el muestreo se ubicaron en áreas de vegetación madura a una distancia mínima entre sí de 300 m en la SMS, y de 100 m en la SAP. Cada cuadro se dividió en 9 (SMS) y 25 (SAP) subcuadros contiguos de 10 m x 10 m donde se midió el diámetro y la altura total de cada árbol mayor de 10 cm de DAP.

Debido a que el número y tamaño de unidades de muestreo, así como el área total de estudio en cada selva

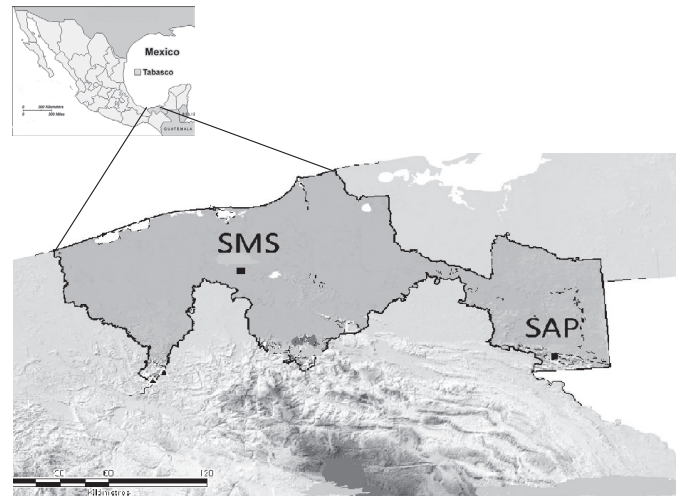


FIGURA 1. Ubicación de las áreas de estudio de la selva mediana subperennifolia (SMS) y la selva alta perennifolia (SAP) en el estado de Tabasco, México.

fueron diferentes, se usó el programa de EstimateS para Windows Ver. 9 (Colwell, 2013) para despejar cualquier duda sobre la efectividad del esfuerzo de muestreo realizado para la caracterización de la riqueza de especies de cada comunidad. Para ello, y con el fin de reducir al máximo la dependencia entre unidades de muestreo y con esto la posible autocorrelación espacial de los individuos y especies, se usaron los subcuadros evitando que fueran contiguos. Debido a esto, la estimación de la riqueza de especies se hizo a partir de 15 subcuadros para la SMS (las cuatro esquinas del cuadro y el subcuadro del centro) y 52 subcuadros para la SAP (las cuatro esquinas del cuadro). Se calcularon los estimadores de riqueza Chao 1 y Cole debido a que se encuentran diseñados para datos de abundancia de individuos como en este caso (Villarreal *et al.*, 2004). Para las dos comunidades arboladas, el muestreo realizado fue suficiente, ya que en ambos casos se observa la tendencia horizontal de la curva de acumulación de especies (Fig. 2). Para el caso de la SAP se presentó una subestimación de siete especies que representa 11.5% del estimado por Chao 1, mientras que para la SMS hubo una subestimación de dos especies que representa 14% del estimado por Chao 1. Sin embargo, debido a que el área

TABLA 1. Caracterización de las áreas de estudio de selva mediana subperennifolia (SMS) y selva alta perennifolia en el estado de Tabasco, México.

	SMS	SAP
Ubicación	10 km hacia el este de Villahermosa, Tab.	Municipio de Tenosique, Tab.
Coordenadas geográficas	17° 59' – 18° 00' LN, 92° 47' – 92° 49' LO	17° 19' LN, 91° 21' LO
Temp. media anual (°C)	26.9	26.0
Prec. media anual (mm)	2,160	3,300
Extensión del área de estudio (ha)	30	400 aprox.
Edad aprox. de la vegetación	40 años después del abandono de pastizales para la ganadería	80 años después de roza, tumba y quema
Estado sucesional	Maduro	Maduro con acahuales de 10 a 20 años
Unidades de muestreo (m)	3 cuadros de 50 x 50	13 cuadros de 30 x 30
Área total de muestreo	0.75 ha	1.17 ha

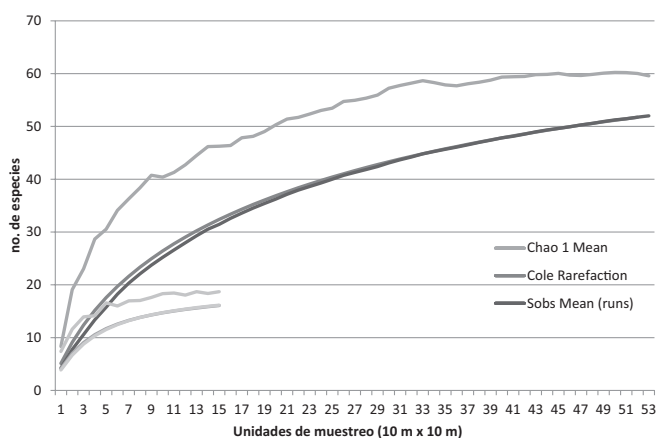


FIGURA 2. Riqueza de especies observada ( $S_{obs}$ ) y estimada mediante los estimadores Chao1 y Cole, para la selva mediana subperennifolia (SMS) y la selva alta perennifolia (SAP).

real muestreada fue mayor que la analizada mediante este software, es muy probable que esta subestimación en los dos casos se haya reducido.

Se obtuvo el índice de valor de importancia para cada especie con la fórmula:  $(IVI) = \text{densidad relativa} + \text{frecuencia relativa} + \text{dominancia relativa}$  de cada especie (Krebs, 1986), donde densidad relativa = % de individuos para

cada especie/total de individuos de la comunidad, frecuencia relativa = % de ocurrencia de cada especie en las unidades de muestreo/la suma de las frecuencias relativas de todas las especies de la comunidad, y dominancia relativa = % del área basal para cada especie/total del área basal de la comunidad.

Para medir la diversidad estructural vertical y horizontal de la comunidad se utilizaron únicamente las variables DAP, altura total del árbol y especie (Staudhammer y LeMay, 2001), ya que según Magurran (2004) los índices de diversidad basados en el área basal de la comunidad como Shannon-Wiener (1949) resultan más precisos que muchos otros. Con estas variables se calcularon seis índices de diversidad estructural basados en el índice Shannon-Wiener (1949) y dos coeficientes Gini como otra medida de diversidad estructural (Anexo 1): Índice de diversidad de especies ( $H_s$ , Magurran, 2004), índice de diversidad del tamaño de los árboles ( $H_d$ , Buongiorno *et al.*, 1994), índice de diversidad de la altura de los árboles ( $H_h$ , Staudhammer y LeMay, 2001), índice integrado de la diversidad de especies y diámetro de los árboles ( $H_{sd}$ , Buongiorno *et al.*, 1994), índice del perfil de las especies ( $H_{sp}$ , Pretzsch, 1996), índice promedio de la diversidad estructural ( $H_{sdh}$ , Staudhammer y LeMay, 2001), el coeficiente Gini para el diáme-



tro (Gcd, Lexerød y Eid, 2006) y el coeficiente Gini para la altura (Gch, Lexerød y Eid, 2006). Los índices Hd, Hh, Hsd y Hsp requieren que la altura y diámetro de los árboles sean agrupadas en clases discretas (Lei *et al.*, 2009). Para la elaboración de las clases del diámetro y altura de los árboles se utilizó la fórmula de Sturges (1926):  $K = 1 + 3.333 \cdot \log(n)$ ; donde K = número de clases, y n = número de árboles. Para la SMS resultaron ocho clases diamétricas y nueve clases de altura, mientras que para la SAP resultaron diez clases diamétricas y diez de altura.

Debido a que los índices Hd, Hh, Hsd, Hsp y Hsdh se encuentran basados en el índice Shannon-Wiener (Hs), presentan cierta correlación con este índice. Hd y Hh tienen una baja correlación ( $r = 0.426-0.527$ ,  $P < 0.001$ ), representando, consecuentemente, diferentes estimaciones de la diversidad estructural de la comunidad (Lei *et al.*, 2009). Hsd, Hsp y Hsdh presentan una correlación mayor ( $r = 0.814-0.871$ ,  $P < 0.001$ ), por lo que se deben considerar con cierta reserva. Los coeficientes Gini (Gcd y Gch) particularmente son una medida de heterogeneidad entre 0 y 1, donde el 0 significa que todos los árboles son iguales en su diámetro o altura, y el 1 que todos son diferentes en diámetro o altura, y según Lexerød y Eid (2006) se recomiendan debido a la sensibilidad e incertidumbre que posee el índice de Shannon-Wiener a los cambios de la amplitud de las clases de diámetros y alturas de los árboles.

Los índices de diversidad Hs, Hd, Hh, Hsd y Hsp se compararon estadísticamente entre las dos comunidades arbóreas mediante la prueba de *t* de Hutchenson (Magurran 1988) (Anexo 2). Para el índice Hs la prueba se aplicó sin ninguna variación. Sin embargo, debido a que en los índices Hd, Hh, Hsd y Hsp la agrupación del área basal no es por especies como en el caso de Hs, sino por categorías diamétricas y de altura, el valor del número de especies (S) para el cálculo de la varianza del índice H' (VarH') de la prueba de *t* (ver Anexo 2) se substituyó por el número de categorías de DAP y de altura que resultaron en cada índice. De esta manera para el caso de Hd el valor de S correspondió al número de clases de diámetros, para Hh correspondió al número de clases de altura, para Hsd correspondió al número de clases de diámetro para cada

especie, y para Hsp al número de clases de altura para cada especie. El índice Hsdh y los índices Gini no se compararon estadísticamente debido a que carecen de la abundancia relativa de las especies (Pi) que requiere la prueba. Finalmente se realizaron histogramas de distribución de frecuencias de árboles por clases diamétricas y de altura.

## RESULTADOS

La SAP presentó una mayor riqueza de especies y densidad de individuos que la SMS. Así también el árbol más alto alcanzó una altura mayor en la SAP que en la SMS, sin embargo, el árbol más grueso se presentó en la SMS (Tabla 2). La SMS presentó más especies con valores de IVI altos (33.7 al 58.7), mientras que en la SAP las especies presentaron un valor de IVI por debajo de 31.5 siendo muchas las especies con valores de IVI bajos ( $< 7.0$ ) (Tabla 3).

La distribución de árboles por clases diamétricas para los dos tipos de selvas presentó una distribución típica en forma de J invertida con una baja proporción de arbolado de diámetro grueso y una alta proporción de árboles de diámetros pequeños (Fig. 3). Por el contrario, la distribución por clases de altura presentó una distribución donde la mayoría de los árboles se ubicó en la tercera clase de altura (11.6 m - 16.2 m) para la selva mediana subperennifolia y en la segunda (6.8 m - 11.5 m) para la selva alta perennifolia (Fig. 4).

TABLA 2. Principales características dasométricas de la selva mediana subperennifolia (SMS) y selva alta perennifolia (SAP).

	SMS	SAP
Riqueza de especies ha <sup>-1</sup>	27	66
Densidad de individuos ha <sup>-1</sup>	340	591
Árbol más alto (m)	29.5	35.0
Árbol más bajo (m)	4.0	2.0
Altura promedio (m)	13.0	11.7
Árbol más grueso (cm DAP)	137.0	111.0
Árbol más delgado (cm DAP)	10.0	10.0
DAP promedio (cm)	27.8	21.2

TABLA 3. Índice de valor de importancia (IVI) de las especies dominantes de la selva mediana subperennifolia (SMS) y selva alta perennifolia (SAP).

	SMS		SAP	
Especies arbóreas y palmas	IVI	Especies arbóreas	IVI	
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw	58.7	<i>Trichospermum mexicanum</i> (DC.) Baill.	31.5	
<i>Sabal mexicana</i> Mart,	56.6	<i>Psuedobombax ellipticum</i> (Kunth) Dugand	11.5	
<i>Attalea butyracea</i> (Mutis ex L.F.)	42.4	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw	7.5	
<i>Cynometra retusa</i>	37.0	<i>Spondias mombin</i> L.	7.0	
<i>Pouteria reticulata</i> (Engl). Eyma	34.8			
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandw.	33.7			

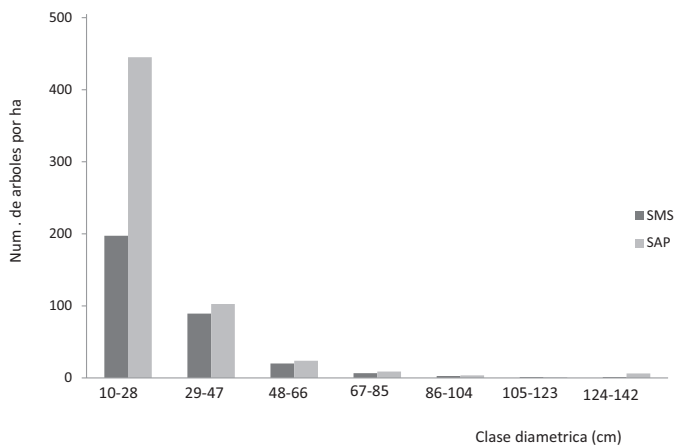


FIGURA 3. Distribución de árboles por clases diamétricas para la selva mediana subperennifolia (SMS) y la selva alta perennifolia (SAP).

La diversidad de especies a partir de su área basal (Hs) fue mayor en la SAP que en la SMS ( $P = 0.0001$ ,  $t$  de Hutchenson = 24.3,  $gl = 2,973.7$ ) (Tabla 4). Considerando la estructura a partir de los diámetros y alturas de los árboles, la diversidad de especies también fue mayor en la SAP (Hd,  $P = 0.001$ ,  $t$  de Hutchenson = 4.82,  $gl = 45.14$ ; Hh,  $P = 0.001$ ,  $t$  de Hutchenson = 5.187,  $gl = 273.1$ ). Considerando los diámetros dentro de cada especie (Hsd), la diversidad también fue mayor en la SAP ( $P = 0.0001$ ,  $t$  de Hutchenson = 17.25,  $gl = 578.3$ ), y considerando la altura también dentro de cada especie

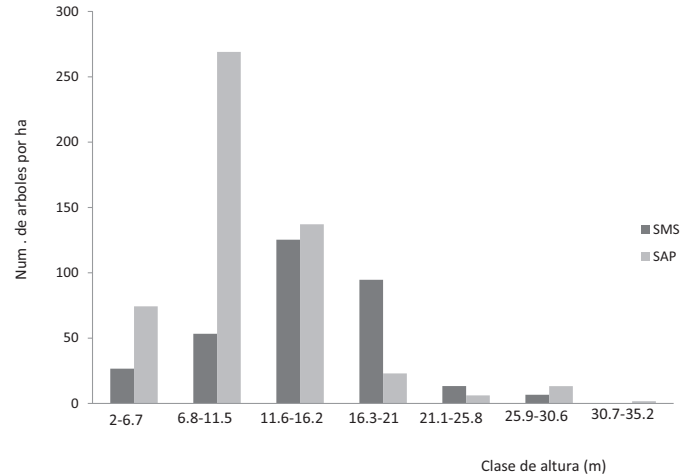


FIGURA 4. Distribución de árboles por clases de altura para la selva mediana subperennifolia (SMS) y la selva alta perennifolia (SAP).

(Hsp), la diversidad fue aún mayor en la SAP (6.6 vs. 3.75,  $P = 0.0001$ ,  $t$  de Hutchenson = 27.17,  $gl = 646.9$ ). La diversidad estructural en promedio (Hsdh) fue también mayor en la SAP, aunque esta no fue evaluada estadísticamente debido a que constituye un promedio aritmético de tres índices (Anexo 1) y no existen varianzas que permitan calcular la prueba de  $t$  de Hutchinson (Anexo 2). La heterogeneidad de los árboles de la selva también fue mayor en la SAP que en la SMS, considerando su tamaño tanto por DAP como por su altura (Gcd y Gch) (Tabla 4).



TABLA 4. Índices de diversidad estructural para una selva mediana subperennifolia (SMS) y una selva alta perennifolia (SAP) en Tabasco, México.

Índices de diversidad estructural	SMS	SAP	P
Índice de diversidad de especies arbóreas (Hs)	2.895	5.173	0.0001
Índice de diversidad del tamaño de los árboles (Hd)	2.697	3.031	0.001
Índice de diversidad de la altura de los árboles (Hh)	2.345	2.76	0.001
Índice integrado de la diversidad de las especies arbóreas y el tamaño de los árboles (Hsd)	4.978	6.737	0.0001
Índice del perfil de las especies (Hsp)	3.75	6.6	0.0001
Índice promedio de la diversidad estructural (Hsdh = Hs+Hd+Hh/3)	2.646	3.655	
Coficiente Gini para el DAP (Gcd)	0.583	0.61	
Coficiente Gini para la altura (Gch)	0.419	0.494	

Valor de P calculado mediante la prueba t de Hutchenson (Magurran, 1988). Hs está calculado con el área basal para todos los individuos en conjunto, mientras que los demás índices están calculados con el área basal para individuos por clase de DAP y altura (ver Anexo).

## DISCUSIÓN

En cuanto a la hipótesis planteada, claramente la SAP tuvo mayor número de especies e individuos que la SMS, sin embargo, en cuanto a la altura y diámetro de los árboles la comparación no es tan sencilla (Tabla 2). Con base en los datos dasométricos, no es fácil caracterizarlas estructuralmente como selva alta y selva mediana, ya que en la selva mediana el árbol más bajo y la altura promedio de todos los árboles tienen valores mayores que en la selva alta. Así también, la figura 4 tampoco indica una mayor altura de la selva alta, ya que la mayor abundancia de árboles en la SMS se presentó en la clase de 11.6 m a 16.2 m, la cual fue más alta que la clase de 6.8 m a 11.5 m de la SAP. Lo mismo sucede para el DAP donde el árbol más grueso y el DAP promedio son mayores en la SMS que en la SAP, pero con base en el análisis de frecuencia de árboles por clases diamétricas, la SAP tiene más árboles delgados (Fig. 3).

Lo anterior constituye un problema cuando se consideran estas variables o atributos estructurales de las comunidades en forma aislada. Por el contrario, los índices estructurales incluyen estos atributos en el índice de diversidad haciendo una estimación más completa. De esta manera, la SAP resultó estructuralmente más diversa que la SMS al tener valores mayores en cuatro índices (Hd, Hh, Hsd y Hsp) (Tabla 4). Al tratar de resumir la diversidad

estructural de las dos comunidades arbóreas mediante el índice integrado de la diversidad de las especies arbóreas (Hsd) y el índice promedio (Hsdh), estos fueron mayores para la SAP. La selva alta presentó más clases diamétricas y de altura que la selva mediana (ver método), lo cual se refleja en esta mayor diversidad estructural a través de los índices. El índice del perfil de las especies (Hsp) constituye una estimación más completa del perfil vertical de la comunidad que las descripciones a partir de los resultados dasométricos aislados de altura de los árboles o distribución del arbolado por clases de altura. Lo mismo sucede para el índice Hd con respecto a las mediciones aisladas del DAP. Otra ventaja de los índices estructurales es que permiten la comparación estadística a diferencia de las estimaciones dasométricas individuales donde para realizar una comparación estadística se requieren al menos tres comunidades arbóreas del mismo tipo. El índice promedio de la diversidad estructural (Hsdh), por su parte, intenta englobar los diámetros, alturas y especies de la comunidad, mientras que el coeficiente Gini (Gcd, Gch) constituye una medida de la heterogeneidad del área basal de la comunidad en relación con los diámetros y alturas de los árboles, y cuantifica la desviación de la igualdad perfecta de cero (Lei *et al.*, 2009). En este sentido, la SAP fue más heterogénea que la SMS en cuanto al tamaño de los árboles al ser mayores los valores de Hsdh y

del coeficiente Gini. Esto indica que la SAP presenta más árboles de diferentes tamaños tanto en diámetro como en altura que la SMS, haciéndola estructuralmente más diversa que una comunidad con menos árboles o tamaños similares como podría ser el caso de una plantación. Sin embargo, en relación con el crecimiento del arbolado, los índices estructurales Hd y Hh resultaron mejores predictores que los índices de Gini (Lei *et al.*, 2009).

En relación con la mayor diversidad estructural de la SAP habría que considerar que la SMS es un área protegida donde la estructura y el dosel arbolado han tomado su curso natural, mientras que en la SAP no se puede descartar la extracción maderable selectiva a lo largo del tiempo, lo cual pudo haber influido en la mayor heterogeneidad estructural de la vegetación. En este sentido, obviamente lo ideal sería comparar áreas de estudio similares con relación al uso de suelo, sin embargo en la actualidad aun las áreas protegidas sufren de algún grado de perturbación humana.

La diversidad estructural de una comunidad tiene como ventajas que puede estar mejor relacionada con la diversidad biológica de la fauna y entomofauna, que los índices clásicos de diversidad de especies de la vegetación. Lo anterior es evidente al considerar la altura de los árboles, variable que resulta altamente importante para los hábitos de las aves, insectos y reptiles. Los diferentes tamaños de los árboles proveen una variedad de hábitats para diversas especies de flora y fauna (Lei *et al.*, 2009). Según MacArthur y MacArthur (1961); Buongiorno *et al.* (1994) y Franklin *et al.* (2002) la biodiversidad de las comunidades arbóreas se puede mantener con el manejo de su diversidad estructural, de tal forma que este concepto se ha incorporado a las prácticas del manejo forestal actual (Kant, 2002). Así también, se ha encontrado una relación positiva entre la diversidad estructural y los almacenes de carbono en un bosque de coníferas en Norteamérica (Wang *et al.*, 2011). La diversidad estructural de una comunidad es importante para su diversidad biológica y afecta a otros componentes como los valores ecológicos, económicos y sociales del ecosistema (Lexerød y Eid, 2006), por ejemplo, al influir el tamaño y número de árboles de la comunidad

en la captura de carbono, creación de mantos acuíferos, producción maderable y ecoturismo; por mencionar los principales.

Comparando la diversidad estructural de las selvas húmedas (Tabla 4) con los bosques templados de Norteamérica donde originalmente se aplicaron estos índices, se puede ver que los valores máximos de las selvas (6.737) son mucho más altos que los máximos documentados por Lei *et al.* (2009): 2.347, y Wang *et al.* (2011): 2.355, lo que refleja una mayor diversidad estructural de las selvas tropicales.

Los índices de diversidad estructural describen en forma más completa la diversidad de las comunidades arbóreas, lo que permite establecer una mejor relación con el hábitat de la comunidad que los índices de diversidad clásicos. Ciertamente su procedimiento de análisis es un poco más laborioso que el de los índices clásicos de diversidad, pero permiten tener resultados de mayor utilidad.

## CONCLUSIONES

Los índices de diversidad estructural fueron efectivos para comparar la estructura de dos selvas tropicales siendo más diversa la selva alta perennifolia que la selva mediana subperennifolia. Por lo anterior, se recomienda el uso de estos índices con la intención de realizar una medición más completa de estas comunidades arbóreas estructuralmente complejas, así como para poder establecer comparaciones más precisas de diversidad de especies entre diferentes comunidades arbóreas en el trópico.

## RECONOCIMIENTOS

Se agradece a los revisores anónimos por sus valiosos comentarios al manuscrito.

## REFERENCIAS

- Ambuel, B. y Temple, S. A. (1983). Area-dependent changes in the bird communities and vegetation of southern Wisconsin forests. *Ecology*, 64 (5), 1057-1068.
- Basáñez, A. J., Alanís, J. L. y Badillo, E. (2008). Composición florística y estructura arbórea de la selva mediana subperennifolia del ejido "El Remolino", Papantla, Veracruz. *Avances en investigación agropecuaria*, 12 (2), 3-21.





- Böhl, J. y Lanz, A. (2005). *The concept of structural diversity*. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research. Recuperado de [http://www.fs.fed.us/pnw/pubs/pnw\\_gtr688/papers/Inv%20&%20Mon/session3/boehl.pdf](http://www.fs.fed.us/pnw/pubs/pnw_gtr688/papers/Inv%20&%20Mon/session3/boehl.pdf).
- Buonigiorno, J., Dahir, S., Lu, H. C. y Lin, C. R. (1994). Tree size diversity and economic returns in uneven-aged forest stands. *Forest Science*, 40 (1), 83-103.
- Cascante M., A. y Estrada C., A. (2001). Composición florística y estructura de un bosque húmedo premontano en el Valle Central de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 49 (1), 213-225.
- Colwell, R. K. (2013). *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Ver. 9. User's Guide and application. Recuperado de <http://purl.oclc.org/estimates>
- Del Río, M., Montes, F., Cañellas, I. y Montero, G. (2003). Revisión: Índices de diversidad estructural en masas forestales. *Investigaciones Agrarias: Sistemas de Recursos Forestales*, 12 (1), 159-176.
- Dzib-Castillo, B., Chantásig-Vaca, C. y González-Valdivia, N. A. (2014). Estructura y composición en dos comunidades arbóreas de la selva baja caducifolia y mediana subcaducifolia en Campeche, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 167-178.
- Franklin, J. F., Spies, T. A., Van pelt, R., Carey, A. B., Thornburgh, D. A., Berg, D. B., Lindenmayer, D. B., Harmon, M. E., Keeton, W. S., Shaw, D. S., Bible, K. y Chen, J. (2002). Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management*, 155 (1-3), 399-423.
- Von Gadow, K. (1999). Waldstruktur und Diversität. *Allg. Forst- und Jagdzeitung*, 170, 117-122.
- Godínez-Ibarra, O. y López-Mata, L. (2002). Estructura, composición, riqueza y diversidad de árboles en tres muestras de selva mediana subperennifolia. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, 73 (2), 283-314.
- Goreaud, F. y Pélissier, R. (1999). On explicit formulas for edge effect correction for Ripley's K-function. *Journal of Vegetation Science*, 10 (3), 432-433.
- Hubbell, S. P., Foster, R. B., O'Brien, S. T., Harms, K. E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S. J., y Loo de Lao, S. (1999). Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a Neotropical Forest. *Science*, 283 (5401), 554-557.
- Kant, S. (2002). The marginal cost of structural diversity of mixed uneven-aged hard maple forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 32 (4), 616-628.
- Kimmins, J. P. (1997). Biodiversity and its relationship to ecosystem health & integrity. *Forest Chronicle*, 73 (2), 229-232.
- Krebs, C. J. (1986). *Ecología. Estudio de la distribución y abundancia* (2ª ed.). España: Pirámide.
- Lähde, E., Laiho, O., Norokorpi, Y. y Saksa, T. (1999). Stand structure as the basis of diversity index. *Forest Ecology and Management*, 115 (2-3), 213-220.
- Lei, X., Wang, W. y Peng, C. 2009. Relationships between stand growth and structural diversity in spruce-dominated forests in New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 39 (10), 1835-1847.
- LeMay, V. y Staudhammer, C. (2005). *Indices of stand structural diversity: mixing discrete, continuous, and spatial variables*. Recuperado de [http://www.fs.fed.us/pnw/pubs/pnw\\_gtr688/papers/Stats%20&%20Mod/session3/lemay.pdf](http://www.fs.fed.us/pnw/pubs/pnw_gtr688/papers/Stats%20&%20Mod/session3/lemay.pdf).
- Lexerød, N. y Eid, T. (2006). An evaluation of different diameter diversity indices based on criteria related to forest management planning. *Forest Ecology and Management*, 222 (1), 17-28.
- Long, J. N. y Shaw, J. D. (2010). The influence of compositional and structural diversity on forest productivity. *Forestry*, 83 (2), 121-128.
- MacArthur, R. H. y MacArthur, J. W. (1961). On bird species diversity. *Ecology*, 42 (3), 594-598.
- Magurran, A. E. (1988). *Ecological Diversity and its Measurement*. Nueva Jersey: Princeton University Press. 192 p.
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring biological diversity*. Oxford, UK: Blackwell Publishing. 256 p.
- Maldonado-Sánchez, E. A. y Maldonado-Mares, F. (2010). Estructura y diversidad arbórea de una selva alta perennifolia en Tacotalpa, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia*, 26 (3), 235-245.

- Margalef, D. R. (1958). Information theory in ecology. *General Systematics*, 3, 36-71.
- Martínez-Sánchez, J. L. y Cámara, L. (2012). Is there a relationship between floristic diversity and carbon stocks in tropical vegetation in Mexico?. *African Journal of Agricultural Research*, 7 (17), 2584-2591.
- Másisi, L., Nelwamondo, V. y Marwala, T. (2008). The use of entropy to measure structural diversity. *IEEE 6th International Conference on Computational Cybernetics 2008* (pp. 41-45). Recuperado de <http://arxiv.org/ftp/arxiv/papers/0810/0810.3525.pdf>
- McCleary, K. y Mowat, G. (2002). Using forest structural diversity to inventory habitat diversity of forest-dwelling wildlife in the West Kootenay region of British Columbia. *British Columbia Journal of Ecosystems and Management*, 2 (2), 1-13.
- McRoberts, R. E., Winter, S., Chirici, G., Hauk, E., Pelz, D. R., Moser, W. K. y Hatfield, M. A. (2008). Large-scale spatial patterns of forest structural diversity. *Canadian Journal of Forest Research*, 38 (3), 429-438.
- McElhinny, C., Gibbons, P., Brack, C. y Bauhus, J. (2005). Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. *Forest Ecology and Management*, 218 (1-3), 1-24.
- Menhinick, E. F. (1964). A Comparison of some Species-Individuals Diversity Indices Applied to Samples of Field Insects. *Ecology*, 45 (4), 859-861.
- Miranda, F. y Hernández X., E. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28, 29-179.
- Oliver, C. D. y Larson, B. C. (1996). *Forest Stand Dynamics*. Nueva York: John Wiley and Sons, Inc.
- Önal, H. (1997). Trade-off between structural diversity and economic objectives in forest management. *American Journal of Agriculture Economy*, 79 (3), 1001-1012.
- Pommerening, A. (2002). Approaches to quantifying forest structure. *Forestry*, 75 (3), 305-324.
- Pretzsch, H. (1996). Strukturvielfalt als Ergebnis waldbaulichen Handelns. Allg. *Forst- u. J.-Zeitung*, 167 (11), 213-221.
- Pretzsch, H. (1997). Analysis of modeling of spatial stand structures: Methodological considerations based on mixed beech – larch stands in Lower Saxony. *Forest Ecology and Management*, 97 (3), 237-253.
- Recher, H. F., Majer, J. D. y Ganesh, S. (1996). Eucalypts, arthropods and birds: on the relation between foliar nutrients and species richness. *Forest Ecology and Management*, 85 (1-3), 177-195.
- Sánchez-Pérez, B. R., Castillo-Acosta, O. y Cámara-Cabrales, L. (2011). Regeneración natural de la selva alta perennifolia en el parque estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco, México. *Polibotánica*, 32, 63-88.
- Simpson, E. H. (1949). Measurement of diversity. *Nature*, 163 (4148), 688.
- Shannon-Wiener, C. E. (1949). The mathematical theory of communication. En C. E. Shannon-Wiener y W. Weaver (Eds.), *The Mathematical Theory of Communication*. E. U. A.:University of Illinois Press, Urbana.
- Staudhammer, C. L. y LeMay, V. M. (2001). Introduction and evaluation of possible indices of stand structural diversity. *Canadian Journal of Forest Research*, 31 (7), 1105-1115.
- Sturges, H. (1926). The choice of a class-interval. *Journal of American Statistical Association*, 21 (153), 65-66.
- Villareal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., Mendoza, H., Ospina, M. y Umaña, A. M. (2004). *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos. Alexander von Humboldt.
- Wang, W., Lei, X., Ma, Z., Kneeshaw, D. D. y Peng, C. (2011). Positive relationship between aboveground carbon stocks and structural diversity in spruce-dominated forest stands in New Brunswick, Canada. *Forest Science*, 57 (6), 506-515.
- Willson, M. F. (1974). Avian community organization and habitat structure. *Ecology*, 55 (5), 1017-1029.
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21 (2/3), 213-251.

Manuscrito recibido el 22 de octubre de 2014.  
Aceptado el 27 de mayo de 2016.

Este documento se debe citar como:  
Martínez-Sánchez, J. L. (2016). Comparación de la diversidad estructural de una selva alta perennifolia y una mediana subperennifolia en Tabasco, México. *Madera y Bosques*, 22 (2), 29-40.



ANEXO 1. Fórmulas de los índices de diversidad estructural usadas en este estudio (*sensu* Lei *et al.*, 2009).

Índice	Ecuación	Descripción	Interpretación (Estimación de la diversidad de especies):
Índice de diversidad de las especies de árboles	$H_s = - \sum_{i=1}^m p_i \times \log p_i$ , donde $p_i$ es la proporción del área basal para la especie $i$ y $m$ es el número de especies	Índice de Shannon-Wiener para las especies (Magurran, 2004)	En total
Índice de diversidad del tamaño (diámetro) de los árboles	$H_d = - \sum_{i=1}^d p_i \times \log p_i$ , donde $p_i$ es la proporción del área basal para la clase diamétrica $i$ y $d$ es el número de clases diamétricas	Índice de Shannon-Wiener por clases diamétricas (Buongiorno <i>et al.</i> 1994)	Por clases diamétricas
Índice de diversidad de la altura de los árboles	$H_h = - \sum_{i=1}^h p_i \times \log p_i$ , donde $p_i$ es la proporción del área basal para la clase de altura $i$ y $h$ es el número de clases de altura	Índice de Shannon-Wiener por clases de altura (Staudhammer and LeMay, 2001)	Por clases de altura
Índice de diversidad integrado de las especies y el tamaño de los árboles	$H_{sd} = - \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^d p_{ij} \times \log p_{ij}$ , donde $p_{ij}$ es la proporción del área basal en la clase diamétrica $j$ de la especie $i$ , $m$ es el número de especies, y $d$ es el número de clases diamétricas	Índice de Shannon-Wiener integrado para las especies y diámetros (Buongiorno <i>et al.</i> 1994)	Por especies y clases diamétricas
Índice del perfil de las especies	$H_{sp} = - \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^3 p_{ij} \times \log p_{ij}$ , donde $p_{ij}$ es la proporción del área basal para la especie $i$ en la clase de altura $j$ , $m$ es el número de especies, clase 1, 100%-81% de la altura del árbol más alto ( $h_{max}$ ); clase 2, 80%-51% de $h_{max}$ , clase 3, 50%-0% de $h_{max}$	Cálculo del índice de Shannon-Wiener para la proporción de las especies de árboles en diferentes estratos arbóreos: indica la diversidad integrada de las especies y la altura (Pretzsch, 1996)	Por especies y clases de altura
Índice promedio de la diversidad estructural	$H_{sdh} = (H_s + H_d + H_h)/3$	Valor medio de los índices de las especies de árboles, tamaño y altura (Staudhammer and LeMay, 2001)	Promedio de la diversidad de especies del total, por clases diamétricas y de altura
Coefficiente Gini para el DAP	$G_{Cd} = \frac{\sum_{i=1}^n (2j-n-1)AB_j}{\sum_{i=1}^n AB_j(n-1)}$  donde $AB_j$ es el área basal del árbol con rango $j$ , $j$ es el rango del árbol en orden ascendente desde 1 hasta $n$ por DAP, y $n$ es el número de árboles	Medida de la desviación de la igualdad perfecta (Lexerød and Eid, 2006)	Heterogeneidad del área basal de los árboles en relación al DAP

ANEXO 1. Fórmulas de los índices de diversidad estructural usadas en este estudio (*sensu* Lei *et al.*, 2009). (Continuación...)

Índice	Ecuación	Descripción	Interpretación (Estimación de la diversidad de especies):
Coficiente Gini para la altura	$GCh = \frac{\sum_{i=1}^n (2j-n-1)AB_j}{\sum_{i=1}^n AB_j(n-1)}$ <p>donde <math>AB_j</math> es el área basal del árbol con rango <math>j</math>, <math>j</math> es el rango del árbol en orden ascendente desde 1 hasta <math>n</math> por DAP, y <math>n</math> es el número de árboles</p>	Medida de la desviación de la igualdad perfecta (Lexerød and Eid, 2006)	Heterogeneidad del área basal de los árboles en relación a su altura

ANEXO 2. Prueba de  $t$  de Hutchenson (Magurran, 1988):

$$t = \frac{H'1 - H'2}{(\text{Var}H'1 + \text{Var}H'2)^{1/2}}$$

Grados de libertad:

$$gl = \frac{(\text{Var}H'1 + \text{Var}H'2)^2}{\frac{(\text{Var}H'1)^2}{N1} + \frac{(\text{Var}H'2)^2}{N2}}$$

Varianza del índice  $H'$ :

$$\text{Var}H' = \frac{\sum p_i (\ln p_i)^2 - (\sum p_i \ln p_i)^2}{N} - \frac{S - 1}{2N^2}$$

Donde:

- $H_i$ : índice de Shannon del área  $i$ ,
- $\text{Var}H_i$ : varianza del índice de Shannon del área  $i$ ,
- $N_i$ : número total de individuos en  $i$ -ésima área.
- $S$ : total de especies del área  $i$ ,
- $p_i$ : proporción de la especie  $i$  en el área  $i$ , y
- $N$ : número total de individuos.