

EVALUACIÓN DE MODELOS DE DIVERSIDAD-ABUNDANCIA DEL ESTRATO ARBÓREO EN UN BOSQUE DE NIEBLA

EVALUATION OF SPECIES ABUNDANCE MODELS OF TREE STRATA IN A CLOUD FOREST

Oscar A. Aguirre Calderón ^{1*}, Javier Corral-Rivas ², Benedicto Vargas Larreta ³ y Javier Jiménez Pérez ¹

¹ Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León. Carr. Nacional Km. 145. 67700, Linares, Nuevo León. Tel. (821) 2124251 Ext. 112, Fax. (821) 2124895 Ext. 251. ² Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Juárez del Estado de Durango. Río Papaloapan y Blvd. Durango s/n, Col. Valle del Sur. 34120, Durango, México. ³ Instituto Tecnológico de El Salto. Mesa del Tecnológico s/n. 34942, El Salto, Pueblo Nuevo, Durango, México.

*Autor para correspondencia (oaguirre@fcf.uanl.mx)

RESUMEN

Los modelos de diversidad-abundancia pueden emplearse para detectar impactos o perturbaciones en ecosistemas forestales que han sido aprovechados. Se compararon cuatro modelos en cuanto a la distribución-abundancia de especies arbóreas en dos parcelas de observación con diferente historial de manejo en el bosque mesófilo de montaña “El Cielo”, Tamaulipas, México. Se probaron dos esquemas de muestreo para evaluar su eficiencia en coleccionar la información requerida para el ajuste de estos modelos. Los resultados sugieren que las parcelas de observación se encuentran en un estadio sucesional entre las etapas pioneras y tardías, donde dominan las especies con abundancia intermedia. El esquema de muestreo en transectos resultó ser más adecuado para coleccionar el tipo de información requerida para el ajuste de los modelos. La parcela que fue previamente sometida a cortas selectivas se encuentra en una etapa de sucesión más temprana que aquella sin intervención, ya que en esta última la abundancia relativa de especies se ajustó al modelo normal logarítmico, mientras que los datos de la primera no se ajustaron. Contrario a estudios en los que no se recomienda el uso de modelos de abundancia de especies para detectar impactos o perturbaciones en ecosistemas forestales después de haber sido intervenidos, esta investigación indica que dichas ecuaciones son herramientas útiles para evaluar y cuantificar tales cambios.

Palabras clave: Bosque mesófilo de montaña, etapa sucesional, modelos de diversidad –abundancia.

SUMMARY

Species-abundance models can be used to detect forest disturbance in ecosystems that had been logged. We compared the fit of four species-abundance models in the tree strata of two stands with different management history in “El Cielo” cloud forest, Tamaulipas, México. Two sampling schemes were tested to evaluate its efficiency in collecting the data needed to fit species-abundance models. The results indicate that both stands show an intermediate successional grade, between the pioneer and climax stages, where the species with middle abundance are the most dominant. The transects were found to be better for collecting the data needed to fit species-abundance models in the tree strata of this forest. The stand that had previously been selectively logged is currently in an earlier suc-

cesional stage compared to the unlogged stand, since the latter fitted a log-normal distribution whereas the former did not. Contrary to some studies claiming that species-abundance models are not good for detecting forest disturbance in sites that had been logged, this study shows that these models can be appropriately used to evaluate whether or not a forest has been disturbed.

Index words: Cloud forests, successional stage, species abundance-models.

INTRODUCCIÓN

El bosque mesófilo de montaña (*bmm*) o bosque de niebla es uno de los tipos de vegetación más diversos pero de restringida distribución en México. Existen diversas estimaciones de la superficie que ocupa en el territorio nacional (Valdéz *et al.*, 2003). Por ejemplo, Leopold (1950) consideró que este ecosistema boscoso ocupaba 0.5 % de la superficie del país, mientras que Flores *et al.* (1971) asignaron 0.87 %; por su parte Rzedowski (1996) le atribuyó solamente 0.2 %. A pesar de su escasa distribución, este tipo de bosque es importante por su alta diversidad biológica (Rzedowski, 1996; Chaverri, 1998), ya que alberga una diversidad florística 8.3 veces superior a la observada en los bosques de coníferas y de encinos los cuales cubren una extensión 18.4 veces mayor (Flores y Gerez, 1994). Rzedowsky (1996) estima que lo componen de 2500 a 3000 especies de plantas, que representan entre 10 y 12 % de las especies vegetales que existen en México.

En México y Latinoamérica el *bmm* se ha utilizado tradicionalmente para satisfacer la demanda de leña, carbón y madera, así como para transformarlos en cafetales o asentamientos humanos. Este fenómeno ha provocado una rápida disminución de la superficie de este ecosistema, del

cual se estima queda menos de la mitad de sus áreas originales; incluso se estima que de la superficie total que ocupaba en los años 70's persiste solamente 10 % (Rzedowski, 1996). La necesidad de conservar y utilizar racionalmente este ecosistema forestal ha obligado a investigar el impacto de las actividades antropogénicas sobre la biodiversidad que albergan estos ecosistemas forestales (Watt, 1998; Sánchez-Ramos *et al.*, 2005).

La investigación de los efectos del aprovechamiento forestal en la diversidad y abundancia de especies arbóreas es crucial para desarrollar prácticas de manejo forestal ecológicamente sustentables, y para conocer el grado de perturbación ocasionado por los mismos (Opdam *et al.*, 2002). La diversidad y abundancia de especies como indicadores de las condiciones de un ecosistema forestal, son parámetros para medir el impacto de un factor determinado sobre tal ecosistema, ya que las especies se distribuyen por lo general, según jerarquías de abundancia; desde algunas especies muy abundantes hasta algunas muy raras. En los ecosistemas vegetales lo común es que haya pocas especies raras, pocas especies abundantes y muchas especies con una abundancia intermedia. Esta observación condujo al desarrollo de modelos de distribución de abundancia de especies (Magurran, 2004).

Los modelos de diversidad-abundancia de especies se han utilizado para evaluar el grado de disturbio del hábitat de los ecosistemas (Preston, 1948; May, 1975; Sugihara, 1980; Hill *et al.*, 1995; Hamer *et al.*, 1997; Hill y Hamer, 1998). La mayoría de estos estudios han ajustado los modelos a datos de comunidades de insectos y aves; sin embargo, estudios que evalúen el efecto que causan los aprovechamientos forestales sobre la diversidad del estrato arbóreo son todavía muy escasos (Maarel, 1971; Lindholm y Nummelin, 1983). A fin de establecer comparaciones basadas en la composición florística del *bmm* en áreas con distinto historial de manejo, en el presente estudio se ajustaron los modelos de la serie geométrica, logarítmica, normal logarítmica y la barra rota para describir la diversidad y abundancia de las especies arbóreas.

Los objetivos de este estudio fueron: (i) conocer el modelo que describe mejor la diversidad y abundancia del estrato arbóreo de las áreas bajo estudio, para inferir el grado de disturbio y la etapa sucesional en la que se encuentran los rodales; (ii) comparar la eficiencia de dos esquemas de muestreo para colectar la información requerida para el ajuste de modelos de diversidad y abundancia en el estrato arbóreo de este ecosistema; y (iii) analizar la medida en que ha sido modificada la diversidad y abundancia de especies en un rodal de bosque mesófilo de

montaña después de 15 años de haber sido intervenido con el tratamiento de cortas selectivas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en el bosque mesófilo de montaña de la Reserva de la Biósfera “El Cielo”, localizado en el Suroeste del Estado de Tamaulipas, en las estribaciones de la Sierra Madre Oriental conocidas como Sierra de Cucharas y Sierra Chiquita (Figura 1). Comprende gran parte del municipio de Gómez Farías y se extiende hasta los municipios de Jaumave y Llera. Está limitado por los paralelos 23° 12' y 23° 03' LN, el meridiano 99° 18' LO y la curva de nivel de 200 msnm al Este (Puig y Bracho, 1987; Sánchez-Ramos *et al.*, 2005).

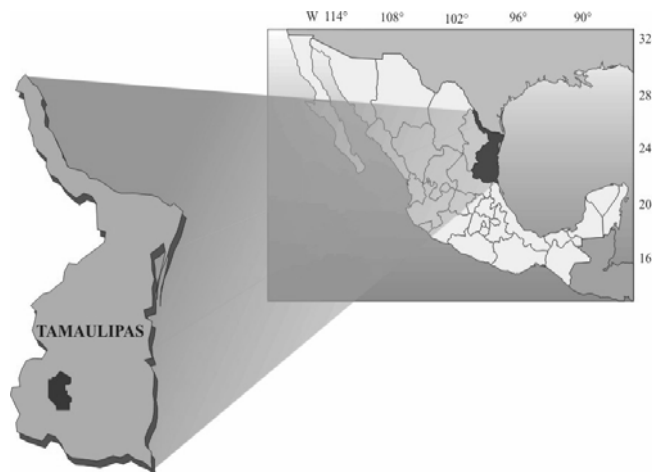


Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio.

En el área de estudio se instalaron dos parcelas de observación con características ecológicas similares (altitud, tipo de suelo, exposición, etc.). La parcela uno (P1), es la del menor grado de perturbación posible y una superficie de 3150 m²; y la parcela dos (P2) es de 5100 m² con evidencia de aprovechamiento forestal bajo el método de selección efectuado aproximadamente 15 años antes de la medición del año 2000 (Serrano, 2000; Com. personal)¹. Corral-Rivas *et al.* (2005) presentaron una descripción detallada de la composición florística y una caracterización dasométrica de las parcelas de observación. En cada parcela se midieron, en todos los árboles con un diámetro a la altura del pecho ($d_{1.3}$) mayor de 5 cm, las variables: especie, diámetro (cm), altura total (m), y como variable espacial la ubicación de cada árbol en el sitio en coordenadas cartesianas. Debido a que la superficie total de las

¹ Sr. Fidel Serrano Garay, Alta Cima, Tams.

parcelas de observación es diferente y para evitar que esa diferencia influya significativamente en los resultados, el área de la Parcela 2 se redujo a una superficie similar a la Parcela 1. A su vez cada parcela fue subdividida en cuadrantes de 5 x 5 m, 5 x 10 m, 10 x 10 m, 15 x 15 m, 20 x 20 m, 25 x 25 m, 30 x 30 m, 35 x 40 m, y en transectos de 0.50 x 80 m, 1 x 80 m, 1.5 x 80 m, 2 x 80 m, 2.5 x 80 m, 3 x 80 m, 3.5 x 80 m, 4 x 80 m, 4.5 x 80 m y 5 x 80 m, distribuidos en forma paralela y perpendicular al eje de las *x* en cada parcela. A los datos de cada cuadrante y transecto se ajustaron cuatro modelos de diversidad y abundancia de especies con los procedimientos descritos en Magurran (2004).

Modelos utilizados

Para conocer la forma en que los aprovechamientos forestales afectan la diversidad arbórea de este ecosistema, el estudio se enfocó hacia la evaluación de la abundancia relativa de especies, y así en cuenta no sólo la manera como las especies se distribuyen en el área sino también los posibles mecanismos de interacción de una especie con otra y con su ambiente, lo cual permite determinar el grado de dominancia, estabilidad, madurez y estadio sucesional de los rodales analizados. Para ello se utilizaron algunos de los modelos mejor conocidos y recomendados para estudios sobre diversidad y abundancia de especies (Cuadro 1), y que también se han recomendado para detectar el grado de perturbación del ecosistema y la etapa sucesional en la que se encuentra (Preston, 1948; May, 1975; Gray, 1987; Hill y Hamer 1998).

Cuadro 1. Modelos de diversidad - abundancia utilizados en el estudio.

Modelo	Fórmula
Serie geométrica	$N_i = NC_k k(1-k)^{i-1}$
Serie logarítmica	$\alpha x, \alpha x^2 / 2, \alpha x^3 / 3, \dots, \alpha x^n / n$
Normal logarítmico	$S(R) = S_0 \exp(-a^2 R^2)$
Barra rota	$S(n) = (S(S-1)/N)(1-n/N)^{s-2}$

N_i = número de individuos de la especie que ocupa la *i*-ésima posición de abundancia; *N* = número total de individuos; *C_k* = (1-(1-*k*)^{*n*})⁻¹, es una constante que asegura que Σ*n_i*=*N*; *k* = proporción del espacio de nicho disponible o recursos que cada especie ocupa; *S* = Número de especies; *ax* = número esperado de especies que presentan un solo individuo, *ax*²/2 aquellas que tengan dos individuos, y así sucesivamente; *S(R)* = número de especies que ocurre en la *R*-ésima clase de especies a la derecha e izquierda de la curva simétrica; *S*₀= número de especies en la clase modal (el más grande de las clases); *a* = (2σ²)^{1/2} = la amplitud inversa de la distribución (constante que describe la cantidad que se extiende la distribución); *S(n)* = número de especies en la clase de abundancia que presenta *n* individuos.

Entre los modelos propuestos se consideran cuatro como los más importantes: la serie geométrica (Motomu-

ra, 1932), en la que unas cuantas especies son dominantes y el resto raras; la serie logarítmica (Fischer *et al.*, 1943) y la normal logarítmica (Preston, 1948), en donde las especies con abundancia intermedia son las más comunes; y el modelo de la barra rota (MacArthur, 1957), en el que las especies son igualmente abundantes. Datos de campo han demostrado que el modelo de la serie geométrica se ajusta principalmente a ambientes pobres en especies y frecuentemente con impactos severos o en las etapas muy tempranas de una sucesión (Whittaker, 1965, 1975; Magurran, 2004). A medida que avanza la sucesión o las condiciones ambientales mejoran, el modelo de abundancia de especies tiende gradualmente a una serie logarítmica (May, 1975). La serie normal logarítmica se encuentra en ecosistemas sin perturbaciones con un estadio sucesional intermedio entre las etapas pioneras y tardías, donde la abundancia relativa de las especies es más equitativa que con los modelos de las series geométrica y logarítmica (Gray, 1987; Hill y Hamer, 1998). El modelo de la barra rota refleja un estado más equitativo de los acontecimientos que los sugeridos por el modelo logarítmico y el normal logarítmico, donde todas las especies son igualmente abundantes. Esta distribución no existe en lugar alguno de la naturaleza; sin embargo, el modelo puede usarse con éxito en lugares con un estadio sucesional tardío y habitualmente sin perturbación alguna (Southwood, 1978).

Modelo de la serie geométrica. Este modelo supone que si una especie ocupa una fracción (*k*) de un hábitat previamente vacío y las siguientes especies colonizan secuencialmente la misma fracción *k* del espacio restante dejado por las anteriores hasta terminar por ocuparlo completamente, en un gráfico de rango-abundancia se obtiene una línea recta que correspondería a una serie geométrica.

Modelo de la serie logarítmica. Fue propuesto originalmente por Fischer *et al.* (1943), como una de las mejores distribuciones para describir la abundancia de especies. Se origina de la distribución de frecuencias y se apoya en el razonamiento biológico, de que su parámetro (*α*) constituye un índice de diversidad (Magurran, 2004). Este modelo es ampliamente aceptado, debido a que la abundancia en el reino animal, especialmente de insectos, se ajusta a esta distribución cuando se representa en gráficos de rango-abundancia, en donde las especies estarían alineadas de mayor a menor abundancia. Contrario a la serie geométrica, en donde la aparición de las especies se adapta a situaciones en las que el hábitat se va ocupando secuencialmente, si se supone que las especies alcanzaran dicho hábitat a intervalos uniformes de tiempo, dicha aparición tendría lugar cuando las mencionadas especies

llegaran a intervalos de tiempo irregulares, es decir, al azar.

Modelo normal logarítmico. Preston (1948) sugirió que las distribuciones normales logarítmicas o *log*-normales eran las que mejor explicaban los patrones de distribución de abundancia de especies, bajo las premisas de que los individuos se distribuyeran normalmente entre especies y que el crecimiento de las poblaciones fuera geométrico. Esta distribución se basa en la hipótesis de que el nicho de cada especie es dependiente de una multitud de factores que determinan la amplitud del tal nicho y, consecuentemente, los recursos de que el ecosistema dispone se deben repartir entre las especies de una manera equivalente a una curva normal. Las especies abundantes y las raras se situarán hacia los extremos de la distribución, mientras que la mayor parte de especies de frecuencia intermedia ocupará la parte central de la curva; es decir, la abundancia de las especies en el pico de la curva corresponde a la moda de la distribución.

El modelo de la barra rota. Este modelo se basa en el supuesto de que los recursos disponibles en un ecosistema, representados por una línea o barra, están divididos al azar en *S* fragmentos, y a cada uno se le considera como el recurso utilizado por una especie, es decir, su nicho ecológico. Éste asume que el nicho se divide como una barra que se fragmenta simultáneamente al azar en piezas de todos los tamaños. En consecuencia, el modelo establece que las *S* especies dividen el ambiente en *S* nichos no superpuestos cuyos tamaños relativos se distribuyen aleatoriamente. La distribución sólo posee un parámetro (*S*) que corresponde al número de especies, a partir del cual pueden predecirse las abundancias relativas de todos los elementos cuando éstos se disponen en orden ascendente de abundancia.

El ajuste de los modelos se llevó a cabo con el paquete estadístico SAS (SAS Institute, 2004). Para evaluar el grado de ajuste de cada modelo a los datos del estrato arbóreo en los sitios de muestreo, se aplicó una prueba de *chi* cuadrada (χ^2) con $\alpha = 0.05$. Para los diferentes tamaños de cuadrantes y transectos se utilizó el valor medio calculado para este estadístico, de acuerdo con la metodología descrita por Magurran (2004).

$$\chi_i^2 = \frac{\sum_{esp}^n (A_{oi} - A_{ei})^2}{A_{ei}}$$

donde: *A_{oi}* y *A_{ei}* representan respectivamente la abundancia esperada y observada en las parcelas para cada especie, ordenadas secuencialmente.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Descripción dasométrica

Se encontró un total de 27 especies distribuidas en los dos rodales muestreados, de las cuales 22 se encontraron representadas en la Parcela 1 (P1) y 21 en la Parcela 2 (P2). Del total de especies, 16 se observaron en ambas unidades de muestreo. Se estimaron densidades de 1024 y de 1298 individuos ha⁻¹ para P1 y P2 respectivamente, lo que indica el carácter mixto y heterogéneo de alta densidad del bosque mesófilo de montaña. Las especies con mayor abundancia dentro de ambas parcelas fueron: *Liquidambar styraciflua*, *Ostrya virginiana*, *Carya ovata*, *Quercus sartorii* y *Podocarpus reichei*, cada una con más de 100 individuos ha⁻¹ (Cuadro 2 y Figura 2).

Ajuste y comparación de los modelos

Los modelos de diversidad y abundancia en estas dos fracciones de bosque mesófilo (*bmm*) de montaña no se ajustaron a una serie geométrica ($P < 0.05$). Esta tendencia se observa tanto en el muestreo en cuadrantes como en transectos (valores de 1 en los Cuadros 3 y 4, que indican el rechazo de la hipótesis nula de que los datos de la distribución de la abundancia siguen una serie geométrica). Se puede inferir entonces que las fracciones de *bmm* estudiadas provienen de un ecosistema rico en especies arbóreas y no presentan un grado de perturbación severo, dado que no se ajustaron a este modelo (Whittaker, 1965, 1975; Southwood, 1978; Magurran, 2004).

Al igual que la serie geométrica, el modelo de la serie logarítmica no presentó ajustes significativos ni en cuadrantes ni en transectos en parcela experimental alguna (Cuadros 3 y 4). En ambos cuadros se observa que aunque se aumente la superficie de muestreo no se logra un ajuste significativo de la serie logarítmica. Magurran (2004) y Tokeshi (1993) mencionan que para obtener buenos resultados con este modelo, el número de especies muestreadas en áreas pequeñas debe ser lo suficientemente grande para revelar la forma de distribución.

Los modelos normal logarítmico y la barra rota se ajustaron mejor a los tamaños de sitios probados en la parcela sin evidencia de aprovechamiento (P1), tanto en cuadrantes (Cuadro 3) como en transectos (Cuadro 4). Esto se debe a que en P1 la abundancia relativa de las especies es más homogénea y, por tanto, la repartición de recursos del sitio es más equitativa que en P2. En esta última parcela se encontró un alto número de individuos de *Liquidambar styraciflua* (410 ha⁻¹), la cual toma el mayor porcentaje de los recursos disponibles del sitio (Figura 2). Rzedowski (1986) y Corral-Rivas *et al.* (2005)

mencionaron el carácter heliófilo de la especie y concluyeron que su desarrollo puede ser un indicador de perturbación del sitio.

La relación χ^2 – superficie de muestreo en P2 para los cuadrantes en los modelos normal logarítmico y barra rota, muestra una clara tendencia a alejarse de la bondad de ajuste a medida que se incrementa el área (Cuadro 3). Así, en los cuadrantes mayores de 900 m² los ajustes no son satisfactorios para el modelo normal logarítmico, ya que los valores de χ^2 estimados superan a los tabulados (valor 1 en Cuadro 3). Esta tendencia es más clara en el modelo de la barra rota, en donde solamente se obtuvieron buenos ajustes para superficies de sitio menores de 400 m². Este comportamiento indica que los tamaños de sitio que se ajustaron a estos modelos presentan todavía una abundancia relativa de las especies homogénea, y

conforme su área incrementa la abundancia relativa de las especies es más heterogénea, sin lograr alcanzar el área florística mínima de muestreo que permitiría incluir una cantidad suficiente de especies en esta parcela para lograr la descripción adecuada de su abundancia mediante el uso de estos modelos. De acuerdo con Corral-Rivas *et al.* (2002), en estas parcelas el área florística mínima de muestreo se encuentra entre 2400 y 2500 m², superficie que debido a la forma irregular de los sitios experimentales no fue posible cubrir con los esquemas de muestreo usados. Según Tokeshi (1993) y Nummelin (1998), en casos donde la superficie de muestreo no es lo suficientemente grande para registrar una adecuada proporción de especies, los valores de ajuste medidos a través del estadístico χ^2 suelen ser relativamente pobres, por lo que la abundancia estimada con modelos como los empleados en este estudio podrían no ser apropiados.

Cuadro 2. Especies encontradas en dos parcelas experimentales del bosque mesófilo de montaña “El Cielo”, Tamaulipas, México.

Clave	Especie	Parcela 1		Parcela 2	
		N/ha	G (m ² ha ⁻¹)	N/ha	G (m ² ha ⁻¹)
1	<i>Liquidambar styraciflua</i>	38	0.87	410	18.37
2	<i>Ostrya virginiana</i>	178	2.40	226	2.71
3	<i>Quercus sartorii</i>	149	7.50	128	7.3
4	<i>Carya ovata</i>	174	2.56	80	0.95
5	<i>Podocarpus reichei</i>	140	2.59	80	1.24
6	<i>Ternstroemia sylvatica</i>	25	0.07	80	0.26
7	<i>Clethra pringlei</i>	13	0.22	54	0.47
8	<i>Mirandaceltis monoica</i>	38	0.21	46	0.47
9	<i>Rapaena myricoides</i>	25	0.21	36	0.25
10	<i>Quercus germana</i>	45	3.18	36	0.97
11	<i>Quercus xalapensis</i>	76	0.95	24	1.49
12	<i>Pinus montezumae</i>	10	1.34	24	3.59
13	<i>Carpinus caroliniana</i>	-	-	10	0.04
14	<i>Magnolia shiedeana</i>	51	2.62	8	0.33
15	Desconocida 1	6	0.03	2	0.04
16	<i>Carya myristicaeformis</i>	10	0.36	-	-
17	<i>Acer shutchii</i>	4	0.59	6	0.18
18	<i>Nectandra sanguinea</i>	3	0.42	6	0.03
19	<i>Zanthoxylon aff. Caribeum</i>	19	0.21	6	0.11
20	<i>Cercis canadensis</i>	3	0.44	4	0.11
21	<i>Senecio lanicaulis</i>	6	0.02	4	0.01
22	<i>Columbrina elliptica</i>	-	-	4	0.31
23	<i>Eugenia capuli</i>	-	-	4	0.28
24	<i>Witheringia mexicana</i>	-	-	4	0.04
25	Desconocida 2	-	-	4	0.23
26	<i>Prunus serotina</i>	-	-	4	0.03
27	<i>Abies vejari</i>	-	-	2	0.23
28	<i>Bernardia inerrupta</i>	-	-	2	0.21
29	<i>Pinus patula</i>	-	-	2	0.23
30	<i>Celtis iguanea</i>	-	-	2	0.18
31	<i>Tilia houghii</i>	10	0.82	-	-
32	<i>Berberis hartwegii</i>	3	0.49	-	-
	TOTAL	1026	28.10	1298	40.66

N/ha = Número de árboles por hectárea; G = Área basal.

Cuadro 3. Ajuste de los modelos de diversidad - abundancia de especies en cuadrantes, en dos parcelas de observación en el bosque mesófilo de montaña “El Cielo”, Tamaulipas, México.

Parcela	Cuadrante (m ²)	Serie geométrica	Serie logarítmica	Serie normal logarítmica	Barra rota
1	100	1	1	0	0
1	225	1	1	0	0
1	400	1	1	0	0
1	625	1	1	0	0
1	900	1	1	0	0
1	1225	1	1	0	0
1	1400	1	1	0	0
2	100	1	1	0	0
2	225	1	1	0	0
2	400	1	1	0	0
2	625	1	1	0	1
2	900	1	1	0	1
2	1225	1	1	1	1
2	1400	1	1	1	1

0 = Hipótesis nula (los datos se ajustan a este tipo de distribución); 1 = Hipótesis alternativa (los datos no se ajustan a este tipo de distribución).

Cuadro 4. Ajuste de los modelos de diversidad - abundancia de especies en transectos, en dos parcelas de observación en el bosque mesófilo de montaña “El Cielo”, Tamaulipas, México.

Parcela	Transecto (m ²)	Serie geométrica	Serie logarítmica	Serie normal logarítmica	Barra rota
1	120	1	1	0	0
1	200	1	1	0	0
1	280	1	1	0	0
1	360	1	1	0	0
1	400	1	1	0	1
2	120	1	1	0	0
2	200	1	1	0	0
2	280	1	1	0	0
2	360	1	1	0	0
2	400	1	1	0	0

0 = Hipótesis nula (los datos se ajustan a este tipo de distribución); 1 = Hipótesis alternativa (los datos no se ajustan a este tipo de distribución).

La variación en ajustes de los modelos utilizados se debe a que los bosques mesófilos son ecosistemas forestales en los que ocurre una rica mezcla de especies (Flores y Gerez, 1994) y, en consecuencia, los sitios de muestreo pueden diferir en cuanto a la abundancia de sus especies, ya que es posible y frecuente encontrar en superficies iguales diferencias significativas en los valores de abundancia.

Estos resultados reflejan en cierta medida el estadio sucesional tardío y posiblemente cercano al clímax de la Parcela 1 (Southwood, 1978), donde el paisaje se encuentra dominado por especies cuya abundancia es más equilibrada y con un ambiente menos perturbado que la parcela donde hubo aprovechamientos forestales. Es importante resaltar que los resultados del ajuste de los modelos mediante la utilización de diferentes tamaños de cuadrantes y transectos son válidos, en este caso, solamente para comparar la abundancia proporcional de las especies presentes dentro de las superficies definidas por los mismos, lo que

permite igualmente evaluar cuál de los dos esquemas de muestreo es más apropiado y, por tanto, no pueden ser generalizados a la superficie total de las parcelas de observación.

Esquemas de muestreo

Los modelos normal logarítmico truncado y barra rota se ajustaron de manera adecuada prácticamente a todos los tamaños de transecto probados, con excepción del transecto de 400 m² en el que todos los valores calculados fueron menores al valor tabulado de χ^2 , 14.06 para el modelo *log* normal y 15.5 para el modelo de la barra rota (Cuadro 4). Esto se debe a que la abundancia relativa de especies que se observa a través de este esquema de muestreo es más homogénea, como resultado de una mayor heterogeneidad espacial. Estos resultados son consistentes con los reportados por Corral-Rivas *et al.* (2002) y Magurran (2004), quienes consideran que este esquema de muestreo describe mejor la diversidad y abundancia de especies arbóreas de ecosistemas vegetales; estos autores recomiendan el muestreo en transectos para describir la diversidad y abundancia de ecosistemas forestales mediante estos modelos matemáticos. Para los modelos de las series geométrica y logarítmica no se observa ajuste significativo alguno porque ambas parcelas de observación poseen una mezcla rica en especies arbóreas.

Ajuste de los modelos a la superficie total de las parcelas

La limitante en superficie del esquema de muestreo utilizado se resuelve cuando los modelos se ajustan a la superficie total de las parcelas, la cual es superior al área mínima florística registrada por Corral-Rivas *et al.* (2002) para estas parcelas (entre 2400 y 2500 m²).

La Figura 2 muestra el ajuste de los cuatro modelos a la diversidad y abundancia de especies para la superficie total de las parcelas. El modelo normal logarítmico describe mejor los datos del estrato arbóreo en la Parcela 1 ($\chi^2 = 12.59$, *gl* = 7, *P* > 0.05), mientras que en la P2 ningún modelo resultó estadísticamente adecuado; sin embargo, los datos de la parcela P2 se acercan más a una distribución que podría ser representada igualmente por la serie normal logarítmica ($\chi^2 = 14.06$, *gl* = 7, *P* ≤ 0.0013). Es probable que la distribución de especies en esta parcela, después de 15 años de realizado el aprovechamiento forestal, se esté desplazando de una serie logarítmica hacia una distribución normal logarítmica. El aprovechamiento forestal en P2 modificó considerablemente el patrón de diversidad y abundancia de especies arbóreas; pero de acuerdo con la tendencia observada, la

parcela intervenida va recuperando paulatinamente su condición natural.

Los resultados del presente estudio indican que las parcelas evaluadas presentan una etapa sucesional intermedia entre las etapas tempranas y tardías, lo que significa que la abundancia relativa de las especies presentes no

es tan heterogénea como lo sería en las etapas tempranas, ni tan homogénea como en el clímax, sino que las especies dominantes comparten los recursos del sitio con varias especies de abundancia media. Es decir, existe mayor interacción entre éstas, lo cual sucede en mayor grado en la parcela sin evidencia de aprovechamiento forestal.

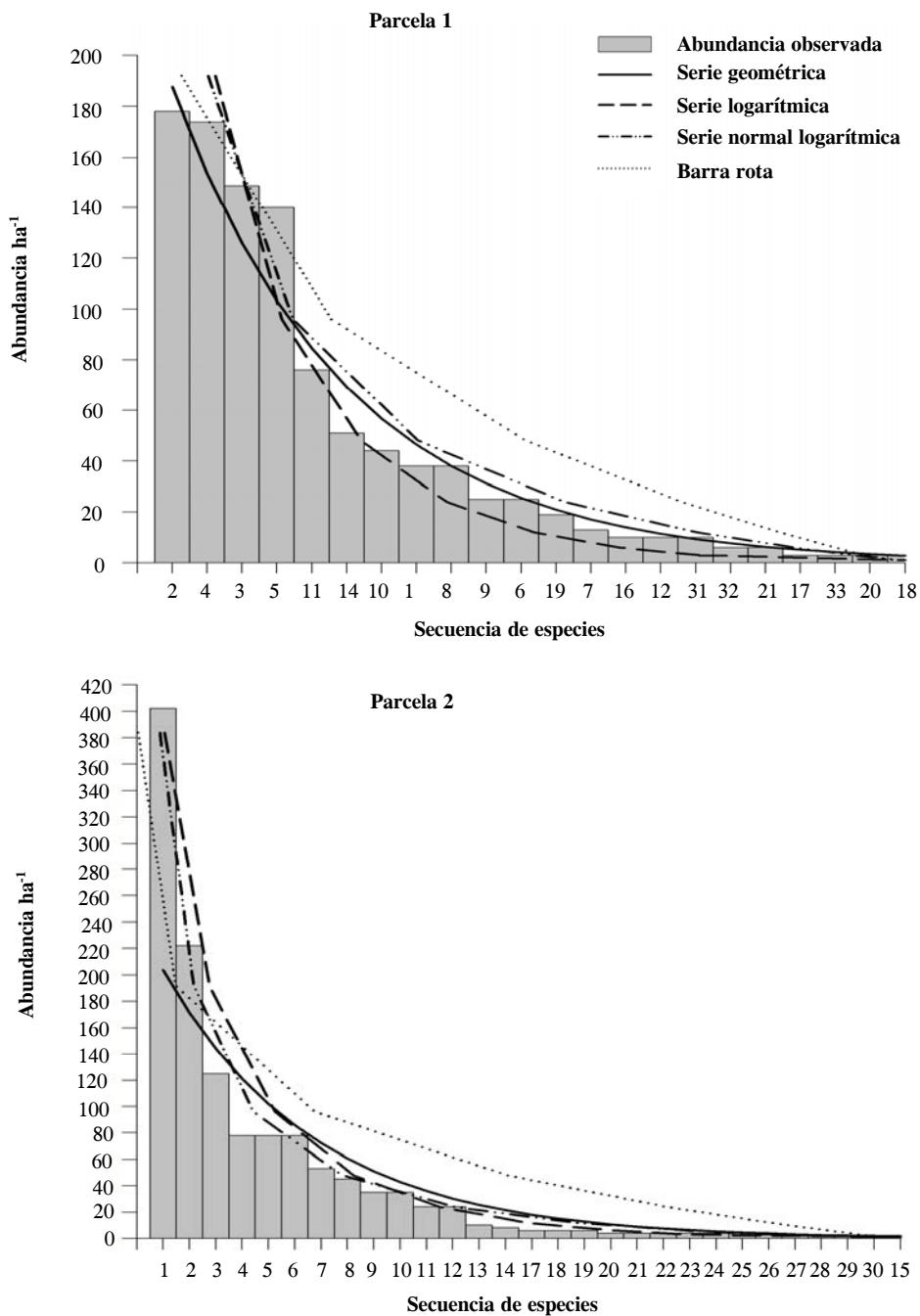


Figura 2. Ajuste de cuatro modelos de diversidad y abundancia a la superficie total de dos parcelas de observación en el bosque mesófilo de montaña “El Cielo”, Tamaulipas, México. Ver clave de las especies en el Cuadro 2.

Los resultados de este trabajo son consistentes con los obtenidos por Putman (1994), Hill *et al.* (1995), Hamer *et al.* (1997) y Hill y Hamer (1998), quienes señalaron que los patrones de abundancia de especies en sitios sin presencia de aprovechamientos forestales se ajustan al modelo normal logarítmico, ajuste que no ocurre en aquellas áreas donde han existido tales aprovechamientos. Contrario a las afirmaciones de Nummelin (1998) y Watt (1998) quienes no recomiendan el uso de estos modelos para detectar impactos en ecosistemas forestales después de haber sido intervenidos, los resultados de esta investigación sugieren que dichos modelos pueden ser útiles para contribuir con este propósito, por lo que se recomienda su utilización en futuros trabajos en bosques tropicales; también es evidente que se requiere más investigación antes de descartar su utilidad.

CONCLUSIONES

Los resultados del ajuste de los modelos de diversidad y abundancia al estrato arbóreo sugieren que las parcelas de observación se encuentran en un estadio sucesional entre las etapas pioneras y tardías, en el que dominan las especies con abundancia intermedia, con evidencia significativa de que la parcela previamente sometida a cortas selectivas se encuentra en una etapa de sucesión más temprana que la parcela sin intervención, ya que en esta última la abundancia relativa de las especies se ajustó al modelo normal logarítmico. El esquema de muestreo en transectos resultó ser más adecuado para coleccionar la información requerida para el ajuste de estos modelos. Contrario a quienes no recomiendan el uso de estos modelos para detectar impactos o perturbaciones en ecosistemas forestales después de haber sido intervenidas, los resultados de esta investigación indican que tales ecuaciones pueden ser herramientas útiles para evaluar y cuantificar dichos cambios.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por el apoyo financiero otorgado al Proyecto No. 41181-Z. Los comentarios del editor y de dos revisores anónimos contribuyeron de manera importante a mejorar la primera versión de este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Chaverri P A (1998) Las montañas, la diversidad biológica y su conservación. *Unasylva* 49:47-54.
- Corral-Rivas J J, O A Aguirre, J Jiménez, S Corral (2005) Un análisis del efecto del aprovechamiento forestal sobre la diversidad estructural en el bosque mesófilo de montaña "El Cielo", Tamaulipas, México. *Invest. Agr. Sist. Recur. For.* 14:217-228.
- Corral-Rivas J J, O A Aguirre, J Jiménez, J J Nívar (2002) Muestreo de diversidad y observaciones ecológicas del estrato arbóreo del bosque mesófilo de montaña "El Cielo", Tamaulipas, México. *Rev. Chapingo S. C. For. Amb.* 8:125-131.
- Fischer R A, S Cobert, B Williams (1943) The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Animal Ecol.* 12:42-58.
- Flores M G, J Jiménez, X Madrigal, F Moncayo, F Takaki (1971) Memoria del Mapa de Tipos de Vegetación de la República Mexicana. Secretaría de Recursos Hidráulicos. México, D. F. 59 p.
- Flores V O, P Gerez (1994) Biodiversidad y Conservación en México, Vertebrados, Vegetación y Uso del Suelo. 2a ed. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad y Universidad Autónoma de México. 463 p.
- Gray J S (1987) Species-abundance patterns. *In: Organization of Communities, Past and Present.* J H R Gee, P S Giller (eds). Blackwell Scientific, Oxford. pp:53-67.
- Hamer K C, J K Hill, L A Lace, A M Langman (1997) Ecological and biogeographic effects of forest disturbance on tropical butterflies of Sumba, Indonesia. *J. Biogeog.* 24:67-75.
- Hill J K, K C Hamer (1998) Using species abundance models as indicators of habitat disturbance in tropical forests. *J. App. Ecol.* 35:458-460.
- Hill J K, K C Hamer, L Lace, W Banham (1995) Effects of selective logging on tropical forest butterflies on Buro, Indonesia. *J. App. Ecol.* 32:754-760.
- Leopold A S (1950) Vegetation zones of México. *Ecology* 31:507-518.
- Lindholm T, Nummelin M (1983) Changes in the community structure of forest floor vegetation after repeated litter disturbance by raking. *Silva Fennica* 17:289-300.
- Maarel V E (1971) Plant species diversity in relation to management. *In: The Scientific Management of Animal and Plant Communities for Conservation.* E Duffey, A S Watt (eds). Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp:45-64.
- MacArthur R H (1957) On the relative abundance of bird species. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 43:293-295.
- Magurran A E (2004) *Measuring Biological Diversity.* Blackwell Pub. Oxford. 260 p.
- May R M (1975) Patterns of species abundance and diversity. *In: Ecology and Evolution of Communities.* M L Cody, J M Diamond (eds). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. pp:81-120.
- Motomura I (1932) A statistical treatment of associations. *Jap. J. Zool.* 44:379-383.
- Nummelin M (1998) Log-normal distribution of species abundances is not a universal indicator of rain forest disturbance. *J. Appl. Ecol.* 35:454-457.
- Opdam P, R Foppen, C Vos (2002) Bridging the gap between ecology and spatial planning in landscape ecology. *Landscape Ecol.* 16:767-779.
- Preston F W (1948) The commonness, and rarity, of species. *Ecology* 29:254-283.
- Puig H, R Bracho (1987) El Bosque Mesófilo de Montaña de Tamaulipas. Instituto de Ecología. México. 186 p.
- Putman R J (1994) *Community Ecology.* Chapman & Hall, London. 178 p.
- Rzedowski J (1986) *Vegetación de México.* Ed. Limusa. México. 432 p.
- Rzedowski J (1996) Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Bot. Mex.* 35:25-44.
- Sánchez-Ramos G, P Reyes-Castillo, R Dirzo (2005) Historia Natural de la Reserva de la Biósfera El Cielo, Tamaulipas, México. Universidad Autónoma de Tamaulipas. 732 p.
- SAS Institute Inc. (2004) SAS/STAT® 9.1.2. User's Guide. Cary, NC: SAS Institute Inc.

- Southwood T R E (1978)** Ecological Methods. Halsted Press, Chapman and Hall. London. 524 p.
- Sugihara G (1980)** Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns revisited. *J. Animal Ecol.* 59:1129-1146.
- Tokeshi M (1993)** Species abundance patterns and community structure. *Adv. Ecol. Res.* 24:111-186.
- Valdéz T V, R Foroughbakhch, G Alanís (2003)** Distribución relictual del bosque mesófilo de montaña en el noreste de México. *Ciencia UANL VI*:360-365.
- Watt A D (1998)** Measuring disturbance in tropical forest: a critique of the use of species-abundance models and indicator measures in general. *J. Appl. Ecol.* 35:467-469.
- Whittaker R H (1965)** Species abundance and diversity in plant communities. *Science* 147:250-260.
- Whittaker R H (1975)** *Communities and Ecosystems*. MacMillan, New York. 385 p.