

Revisión: Índices de diversidad estructural en masas forestales

M. del Río*, F. Montes, I. Cañellas y G. Montero

CIFOR-INIA. Ctra. A Coruña, km 7,5. 28040 Madrid. España

Resumen

La estructura es un buen indicador de la biodiversidad del sistema y es fácilmente modificable a través de la silvicultura, por lo que su adecuado conocimiento es indispensable para garantizar una gestión sostenible. En este trabajo se presenta una revisión sobre el análisis de la diversidad estructural en masas forestales. El estudio de la diversidad estructural de un bosque se puede abordar desde un punto de vista estático y dinámico. En primer lugar se describen y discuten los principales índices que caracterizan desde un punto de vista estático los tres aspectos de la estructura de un rodal: distribución espacial, diversidad y mezcla de especies y diferenciación. Para cada uno de estos tres aspectos se incluyen índices tanto espaciales como no espaciales. Posteriormente se analizan los índices de diversidad estructural conjunta, que valoran de manera global los tres aspectos de la estructura del rodal antes considerados, incluyendo en algunos casos una estimación de la madera muerta. Finalmente se revisan los trabajos que realizan un análisis dinámico de la diversidad estructural, generalmente basados en el estudio de la evolución en el tiempo de los índices estáticos. Se comentan las tres metodologías con las que se puede acometer este estudio: parcelas localizadas en las distintas fases de desarrollo del ciclo de la masa, parcelas permanentes y modelos de crecimiento que simulen la estructura del rodal.

Palabras clave: diversidad estructural, biodiversidad, índices de distribución espacial, índices de mezcla de especies, índices de diferenciación.

Abstract

Indices of stand structural diversity

Structural diversity is a good indicator of biodiversity and can be easily modified by silvicultural treatments, so it is a basic element on sustainable forest management. A revision about the analysis of the structural diversity in forests is carried out. There are two approaches to study the structural diversity in a forest: static and dynamic. Firstly the main indices that described the structure characteristics as a static point of view are described and discussed. Three structure characteristics of a stand are considered: spatial distribution, mixture and differentiation. Secondly, indices that describe the structural diversity as a whole are also analysed. These last indices include generally a component of dead wood. Finally, reported dynamic analyses are reviewed. The dynamic analysis is usually made through the study of the static indices development along the time. Three kind methodologies can be used: temporal plots located in stands of different phases of development, permanent plots, and growth models that simulate the stand structure.

Key words: structural diversity, biodiversity, spatial distribution indices, mixture indices, differentiation indices.

Introducción

La diversidad biológica se ha convertido en los últimos años en uno de los principales retos en la gestión y conservación de las masas forestales, tanto en el ámbito político como administrativo. Prueba de ello son los numerosos acuerdos y conferencias internacionales que incluyen aspectos relacionados con la conser-

vación de la biodiversidad y sostenibilidad de la gestión forestal: Conferencia de Río de Janeiro (1992), Conferencias Ministeriales Europeas de Protección de los Bosques (Estrasburgo 1990; Helsinki 1993; Lisboa 1998), etc. Del mismo modo, la gestión sostenible es uno de los principios rectores de la Estrategia Forestal Española (2000) y una de las bases de la Estrategia Española para la Conservación y el Uso Sostenible de la Diversidad Biológica (1999). Distintas normas autonómicas fijan como uno de los objetivos de las masas forestales la conservación de la diversidad biológica.

* Autor para la correspondencia: delrio@inia.es
Recibido: 09-07-02; Aceptado: 18-02-03.

Biodiversidad es un término abstracto y de difícil definición, que necesita especificarse en cada contexto individual (Parviainen *et al.*, 1994). Dentro de este concepto se debe englobar toda clase de variedad natural, desde diversidad de comunidades a nivel de paisaje (diversidad γ), diferencias entre comunidades (diversidad β) y diversidad de especies dentro de una comunidad (diversidad α) (Whittaker, 1977), hasta diversidad genética. A su vez, cada nivel de la biodiversidad comprende tres aspectos principales: composición, estructura y función. Otro aspecto a considerar es la variación de los diferentes niveles de la biodiversidad a lo largo de la sucesión natural de un ecosistema (Margalef, 1989). Estas acepciones del término conllevan una gran disparidad de enfoques a la hora de abordar los estudios, dificultando la comparación entre los distintos trabajos. Por otra parte, ligados a estos enfoques se han desarrollado numerosas definiciones y métodos de estimar la biodiversidad que no suelen ser directamente comparables entre sí, en principio elaborados con el fin de reducir la subjetividad, pero que aumentan el grado de confusión sobre el tema.

La diversidad estructural es uno de los aspectos más relevantes en el ámbito forestal, ya que es fácilmente modificable a través de las intervenciones selvícolas. La estructura de una masa forestal está relacionada con el hábitat de muchos animales y plantas (Mac Arthur y Mac Arthur, 1961; Murdoch *et al.*, 1972; Degraaf *et al.*, 1998), pudiéndose utilizar en muchos casos como indicador de la biodiversidad. Varios autores han propuesto describir la biodiversidad de las comunidades vegetales, incluidas las forestales, mediante la medida de la diversidad y complejidad de la estructura (Innes y Kräuchi, 1995, en Kint *et al.*, 2000; Kuuluvainen *et al.*, 1996). No obstante, estructuras complejas no implican siempre una mayor diversidad, existiendo ejemplos contrarios (Hunter, 1999). Una forma de conservar la biodiversidad general del sistema consiste en un manejo adecuado de la estructura arbórea de la masa, y de este modo, del hábitat de las diversas especies.

Por otra parte, la estructura de una masa forestal está directamente relacionada con su estabilidad frente a distintos factores bióticos y abióticos, así como con los beneficios directos (productos) e indirectos (fijación de carbono, paisaje, protección del suelo, etc.). Por lo tanto, un adecuado conocimiento de la estructura de las masas forestales y de su dinámica es fundamental para garantizar la gestión sostenible de estos sistemas. Las intervenciones selvícolas que

modifican la estructura suponen una importante herramienta para conseguir este fin. No obstante, la estructura de una masa forestal está condicionada en gran medida por las características de las especies que vegetan en la zona, como su temperamento, crecimiento, tipo de copa, etc., así como por las características de la estación. A su vez, la estructura es el resultado de muchos procesos representando un estado momentáneo de la dinámica de la masa (Weber, 2000).

El objetivo de este trabajo es presentar una revisión sobre la descripción y análisis de la diversidad estructural de las masas forestales desde un punto de vista estático y dinámico, poniendo especial énfasis en los principales índices desarrollados. Un primer paso será describir los componentes y la diversidad estructural de la masa forestal desde un punto de vista estático para pasar posteriormente al estudio de los procesos que tienen lugar y los cambios que se producen a lo largo del tiempo.

Análisis estático: índices de diversidad estructural

Dado el interés de la estructura del rodal y teniendo presente la tendencia a orientar el objetivo de la selvicultura de muchas masas forestales hacia una mayor diversidad estructural, es necesario ser precisos a la hora de describir la estructura (Albert *et al.*, 1995). La diversidad depende de los diferentes elementos que se encuentran en el ecosistema, de su rango de variación y de la mayor o menor presencia (abundancia relativa) de cada uno de ellos. Al analizar la diversidad estructural se debe tener en cuenta el papel que desempeñan los diferentes elementos de la masa forestal, que depende de las especies presentes, las características del medio físico, la historia de la masa y el tratamiento selvícola.

Dentro de los elementos que componen la estructura de un ecosistema forestal, los árboles suponen el más relevante; las distintas especies presentan diferentes características morfológicas y dan lugar a diferentes estructuras. El diámetro medio, la distribución diamétrica, la altura, la densidad y la competencia entre individuos son importantes características de la estructura de la masa. Los pies de gran tamaño son el hábitat de numerosos epifitos y animales que construyen en ellos su refugio. Otros componentes importantes de los rodales forestales son el sotobosque, la vegetación herbácea y la presencia de lianas, que varían en fun-

ción de las especies del estrato arbóreo, las condiciones ecológicas del sitio y el tratamiento selvícola (Berger y Puettmann, 2000) y a lo largo del ciclo de la masa (Ferris-Kaan *et al.*, 1998).

La madera muerta (CWD, *Coarse Woody Debris*) es también un componente básico de la estructura, desempeña un papel fundamental en el ciclo de nutrientes del sistema forestal y constituye el hábitat de numerosos organismos. Suelen distinguirse los árboles secos que permanecen en pie, los troncos y grandes ramas que están en el suelo, los tocones y los restos leñosos de menor calibre hasta un diámetro de unos 5-7,5 cm, puesto que cada una de estas categorías es el nicho ecológico de diferentes organismos y su degradación sigue una dinámica diferente, también determinada por la especie a la que pertenecen y las condiciones medioambientales. Habitualmente se mide el volumen, abundancia (número de pies secos en pie, número de tocones) o bien se estima la diversidad mediante las combinaciones presentes de especies, categorías y grado de degradación (Siitonen *et al.*, 1999).

Los elementos de la estructura pueden estar relacionados con los diferentes nichos ecológicos y con la presencia de muchas especies; un ejemplo es la relación existente entre la densidad y distribución de grandes árboles, pies muertos y arbustos y las especies de aves presentes en zonas en las que se han realizado cortas de regeneración (Schieck *et al.*, 2000). La estructura de la masa forestal es la forma en que estos elementos se organizan en el espacio. Según Gadov y Hui (1999) se puede describir la estructura de un rodal mediante tres características: posición o distribución espacial, diversidad y mezcla de especies y diferenciación, tanto vertical como horizontal.

En la Tabla 1 se recogen los principales índices que describen cada una de las tres características de la estructura, considerando los árboles como elemento principal de la estructura del rodal, y otros que reflejan de forma integrada las diferentes propiedades de la estructura de la masa forestal, incluida la madera muerta. A continuación se analiza con más detalle la forma de cálculo y los diferentes aspectos a los que se ha aplicado cada uno de ellos. Muchos de estos índices varían en función de la escala en la que se trabaje, el tipo de sistema que se analice, etc., por lo que hay que tener prudencia cuando se comparan resultados, tanto de distintos tipos de masa, como de estudios en los que la toma de datos no ha seguido la misma metodología.

Posición o distribución espacial de los árboles

La distribución espacial de los individuos de una masa está condicionada por las relaciones entre individuos (competencia, asociación), las estrategias de regeneración de las diferentes especies y las intervenciones selvícolas que se realizan en el rodal. A su vez, está muy relacionada con la fase de desarrollo del rodal (Moer, 1997). De los muchos índices que se han utilizado para describir la distribución espacial de los árboles en este trabajo sólo se presentan los que se han considerado más relevantes, haciendo hincapié en los diferentes aspectos de la estructura que refleja cada uno. Ripley (1977) distingue cuatro tipos de índices: a) los que se basan en muestreos del número de pies en parcelas; b) métodos del vecino más cercano; c) métodos del momento de segundo orden; d) métodos que utilizan datos simulados. Los métodos que utilizan datos simulados se basan en el uso de modelos para analizar los mecanismos que dan lugar a diferentes tipos de estructuras, haciéndose referencia a ellos en el análisis dinámico de la estructura.

Todos estos índices se pueden aplicar a todos los árboles de un rodal o bien utilizarlos para estudiar la distribución de distintas clases, como clases de tamaños, especies, etc., obteniendo el patrón espacial de las zonas en las que se localizan las parcelas de muestreo.

Índices que se basan en muestreos del número de pies encontrados en parcelas (sin medir distancias)

Se basan en la discretización del espacio ocupado por los árboles (Ripley, 1981); la parcela es la unidad elemental y la estructura se caracteriza para el conjunto de parcelas. Estos índices presentan la ventaja de que no es necesaria la medición de distancias o ángulos, pero varían mucho con el tamaño de la parcela.

Índice de Cox

El índice de agregación de Cox utiliza el cociente de la varianza (s_x^2) entre la media aritmética del número de individuos por parcela (\bar{x}):

$$Ic = \frac{s_x^2}{\bar{x}}$$

si el cociente es 1 la distribución será aleatoria.

Tabla 1. Resumen de los principales índices de diversidad estructural de las masas forestales

Aplicación	Índice	Fórmula*	Referencia	Aspecto en que se incide
Distribución espacial de los árboles	Índice de Cox	$I_C = \frac{s_x^2}{\bar{x}}$	Ripley (1981); Neuman y Starlinger (2001)	Varianza de la distribución del número de pies
	Índice de Clark y Evans	$CE = \frac{\bar{d}_{observada}}{\bar{d}_{esperada}} = \frac{\bar{d}_{observada}}{1/2 \cdot \sqrt{\lambda}}$	Clark y Evans (1954); Moeur (1997); Pretzsch (1993)	Distribución espacial (regular, aleatoria o agregada)
	Índice de uniformidad de ángulos de Gadow	$I_G = \frac{1}{n} \cdot \sum z_{ij}$	Gadow <i>et al.</i> (1998); Földner (1995)	Simetría de la competencia
	K(d) de Ripley	$\lambda K(d) = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{\delta_{ij}(d)}{n}, i \neq j,$	Ripley (1977); Moeur (1997); Kuuluvainen <i>et al.</i> (1996)	Distribución (regular, aleatoria o agregada) en función de la distancia.
Mezcla o diversidad de especies	Índice de Shannon	$H' = -\sum p_i \cdot \log_2(p_i)$	Shannon (1949); Berger y Puettmann (2000); Neuman y Starlinger (2001)	Diversidad de especies
	Índice de Simpson	$1 - D = 1 - \sum p_i^2$	Simpson (1949); Magurran (1988); Neuman y Starlinger (2001)	Dominancia de especies
	Índice de uniformidad	$E_V = \frac{H'}{\log(n)}$	Magurran (1988); Neuman y Starlinger (2001)	Uniformidad de especies
	Índice de segregación de Pielou	$S = 1 - \frac{N \cdot (b + c)}{v \cdot n + w \cdot m}$	Pielou (1977); Földner (1995)	Mezcla de especies (considerando el patrón espacial)
	Índice de mezcla de Gadow	$DM(n) = \frac{1}{N} \sum \left(\frac{1}{n} \sum v_{ij} \right)$	Gadow (1993); Földner (1995)	Mezcla de especies (considerando más de un vecino)
Diferenciación	Índice de diferenciación de Gadow	$TD(n) = \frac{1}{N} \sum \frac{1}{n} \sum \left(1 - \frac{d_{min}}{d_{max}} \right)$	Gadow (1993); Földner (1995)	Diferencia de diámetros entre un árbol y sus vecinos
	Índice de homogeneidad	$CH = \frac{\sum Nd_i\%}{\sum Nd_i\% - Vd_i\%}$	Aguirre <i>et al.</i> (1998)	Rango de tamaños
	Diversidad vertical	$FHD = -\sum p_i \cdot \ln p_i$	Murdoch <i>et al.</i> (1972)	Diversidad de estratos de vegetación
Diversidad estructural conjunta	Índice de diversidad conjunta de Weber	$H'(SVE) = H'(S) + H'_S(V) + H'_{SV}(E)$	Weber (2000)	Diversidad de especies, estratos y estados de madera muerta
	Índice de diversidad LLNS de Lähde	$IND_{FS} = IND_{LT} + IND_{DST} + IND_{DFT} + IND_{CW} + IND_{SP}$	Lähde <i>et al.</i> (1999)	Diversidad de árboles vivos, diferentes clases de materia muerta, y restos de quema.

* Las expresiones matemáticas y los símbolos de cada uno de los índices se explican a lo largo del trabajo.

Métodos del vecino más cercano

Este tipo de índices son de gran utilidad para caracterizar la microestructura, es decir, la estructura que forma un árbol y los árboles más próximos. Las variables que utilizan son: la distancia entre cada árbol y su vecino más cercano, la distancia entre puntos aleatorios y el árbol más cercano y la densidad del rodal.

Los índices que utilizan la densidad del rodal, o bien la distancia de un punto aleatorio a los árboles más próximos, comparan la distancia de cada árbol al vecino más cercano en la distribución real con la distancia esperada si los árboles estuvieran distribuidos de forma aleatoria; de esta forma se puede saber si la estructura tiende a la regularidad o los árboles forman agregados.

Índice de Eberhardt

Algunos índices utilizan exclusivamente la distancia entre árboles, es decir, la distancia entre un árbol *i* y su vecino más próximo, *d_i*; por ejemplo el índice de Eberhart (Gleichmar y Gerold, 1998) utiliza el cociente de la media aritmética de las distancias al cuadrado ($\overline{d_i^2}$) y el cuadrado de la media (\overline{d}^2) de las distancias al vecino más próximo (*d_i*):

$$I_e = \frac{\overline{d_i^2}}{\overline{d}^2}$$

Al utilizar la distancia al árbol vecino más cercano este índice refleja la varianza de la microestructura, pero no si hay agregados, huecos, etc.

Índice de Clark y Evans

Uno de los índices utilizado con más frecuencia para caracterizar la distribución espacial de los árboles es el índice de agregación de Clark y Evans (1954), que expresa la relación entre la distancia media al vecino más próximo ($\overline{d_i}$) observada y la distancia esperada si la distribución fuera aleatoria, que se calcula a partir de la densidad del rodal (λ):

$$CE = \frac{\overline{d_i \text{ observada}}}{\overline{d_i \text{ esperada}}} = \frac{\overline{d_i \text{ observada}}}{1/2 \cdot \sqrt{\lambda}}$$

Mediante el test T_R se puede determinar si la distribución espacial sigue una distribución de Poisson o no (Pretzsch, 1993):

$$T_R = \frac{\overline{d_i \text{ observada}} - \overline{d_i \text{ esperada}}}{\sigma_{\text{observada}}} \quad \sigma_{\text{observada}} = \frac{0,26136}{\left(N^2/S\right)^{1/2}}$$

donde $\sigma_{\text{observada}}$ es la varianza observada, *N* el número de árboles de la parcela y *S* la superficie de la parcela. Si T_R es mayor que 1,96, 2,58 o 3,3 la densidad del rodal es significativamente diferente de una distribución de Poisson con un nivel de significación de 5, 1 ó 0,1% respectivamente.

La distancia esperada depende del tamaño de la parcela y de su perímetro, por lo que para corregir el efecto borde se puede calcular el índice con la modificación propuesta por Donnelly (1978) (Anexo a).

Kotar (1993, en Fuldner, 1995) propone una modificación basada en considerar la distancia a más de un vecino, recomendando un mínimo de tres vecinos:

$$E(d_0^n) = \frac{n(2n)!}{2^{2n} (n!) \cdot 2 p^{1/2}}$$

donde $E(d_0^n)$ es la distancia esperada a los *n* vecinos en una distribución aleatoria, *p* es el número de pies por metro cuadrado y *n* es el número de árboles vecinos considerados.

Otro aspecto interesante del índice de Clark y Evans es la existencia de límite, ya que de este modo es más fácil la comparación entre distintas masas. Si el valor del índice es menor que 1 refleja una distribución con tendencia a agregados, si es igual o aproximado a 1 una distribución aleatoria o de Poisson, y si es mayor de 1 una distribución con tendencia a la regularidad, hasta un valor máximo de 2,1491 (Figura 1).

Índice de Pielou

El índice de Pielou (en Gleichmar y Gerold, 1998) a partir de las distancias entre puntos aleatorios y el árbol más cercano (*r_i*) y el número de pies o densidad (λ) permite conocer la tendencia a la regularidad o la formación de agregados:

$$I_{PI} = \pi \cdot \overline{r_i^2} \cdot \lambda$$

Neuman y Starlinger (2001), comparando el índice de Pielou y el índice de Cox en parcelas de 0,25 ha divididas en subparcelas de 100 m², obtienen una clasificación del patrón espacial casi idéntica con ambos índices.

Los índices que utilizan la densidad de la masa, como el de Clark y Evans y el de Pielou, presentan el problema de la estimación de la densidad del rodal cuan-

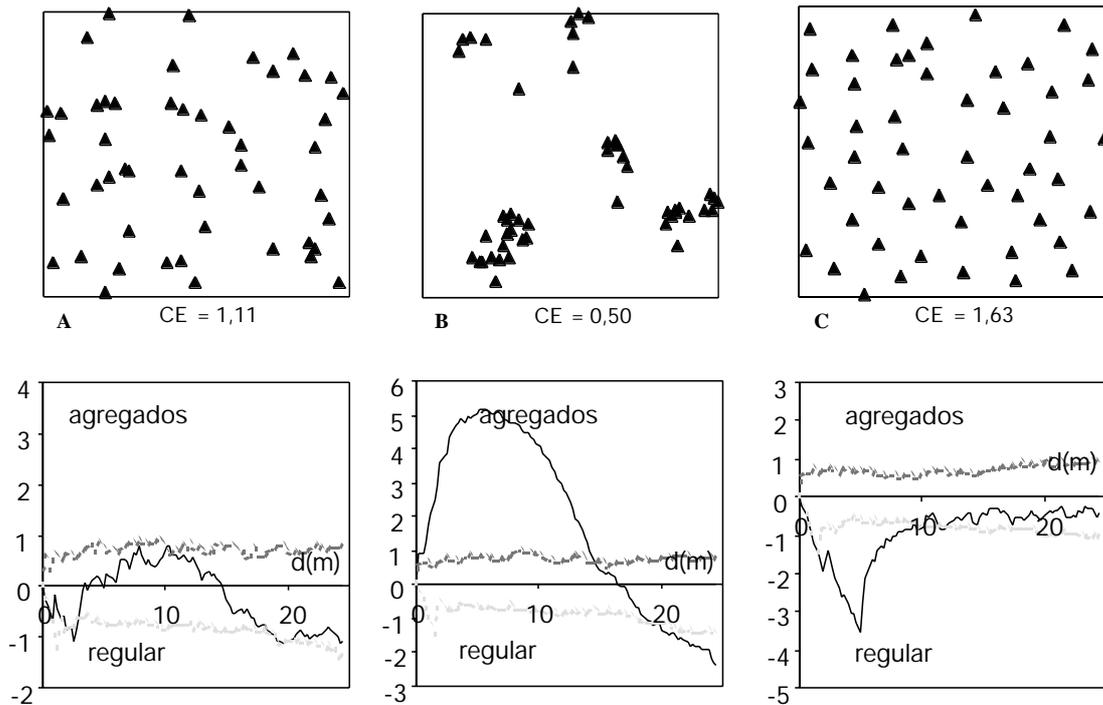


Figura 1. Valores del índice de Clark y Evans (*CE*) y análisis del patrón espacial en función de la distancia utilizando la transformación $L(d)$ de la función $K(d)$ de Ripley (línea azul) para diferentes distribuciones de los árboles: A) aleatoria, B) en agregados y C) regular. [Las líneas de trazo discontinuo indican los intervalos de confianza (90%) de la distribución de Poisson, generados mediante un proceso de Montecarlo].

do no se muestrean todos los árboles. La estimación de la densidad a partir de las distancias entre árboles resulta problemática, ya que es sensitiva al patrón espacial (Samtschinski, 1981, en Gleichmar y Gerold, 1998; Wenk *et al.*, 1990; Krebs, 1999).

Índice de uniformidad de ángulos de Gadow

Un método distinto a los anteriores para determinar la distribución espacial es el índice de uniformidad de ángulos (Uniform angle index/ Winkelmaß) propuesto por Gadow *et al.* (1998). Este índice permite hacer una estimación de la distribución espacial de la masa a partir de los ángulos entre árboles sin medir distancias. El método se basa en medir los ángulos (w_{ij}) desde el árbol i a los n vecinos y analizar si son mayores o menores del ángulo esperado (w) si los n vecinos se repartiesen homogéneamente:

$$I_G = \frac{1}{n} \cdot \sum z_{ij}$$

$$z_{ij} = \begin{cases} 1 & \text{si } w_{ij} \leq w \\ 0 & \text{si } w_{ij} > w \end{cases}$$

Gadow *et al.* (1998) plantean utilizar el método de inventario de los 4 árboles propuesto por Fuldner (1995) para calcular el índice. En el caso de 4 vecinos los valores que puede tomar el índice son: 0 indica estricta regularidad; 0,25 regularidad; 0,5 aleatoria; 0,75 irregularidad (agregados); 1 muy irregular. Inicialmente Gadow *et al.* (1998) propusieron tomar como ángulo esperado el cociente de 360° y el número de vecinos, es decir, 90° en el caso de 4 vecinos. Sin embargo, Gadow (2002) indica que este ángulo puede resultar demasiado estricto y clasificar pocas masas como regulares, por lo que propone reducir el ángulo de comparación para 4 vecinos a 72° .

El índice de uniformidad de ángulos refleja la asimetría de la competencia, por lo que describe exclusivamente la microestructura del rodal. Este índice puede ser de utilidad cuando se quiere relacionar la distribución espacial con el crecimiento del árbol individual.

Métodos que utilizan la distancia entre todos los pares de árboles

Un inconveniente general de los índices estudiados anteriormente es que reflejan la estructura a una

escala pequeña, no dando información de la estructura a escalas mayores. Un índice que evita este problema es la función $K(d)$ de Ripley (1977), que se aplica con frecuencia en estudios sobre los patrones espaciales de masas forestales (Kuuluvainen *et al.*, 1996; Moeur, 1993).

Función $K(d)$ de Ripley

La función $K(d)$ de Ripley representa el número de árboles que se encuentran en un círculo de radio variable (d) alrededor de un determinado árbol (Ripley, 1981). $\lambda \cdot K(d)$ es la esperanza del número de pies que están a una distancia igual o menor que d . La función empírica obtenida a partir de los datos reales de la parcela se compara con la función obtenida en parcelas simuladas mediante un proceso aleatorio (Figura 1); de esta forma se pueden determinar las tipologías de las estructuras que aparecen a diferentes escalas.

$$\lambda \cdot K(d) = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{\delta_{ij}(d)}{n}, i \neq j,$$

$$\delta_{ij}(d) = \begin{cases} 1 & \text{si } d_{ij} \leq d \\ 0 & \text{si } d_{ij} > d \end{cases}$$

donde λ es la densidad o número de pies por hectárea, d_{ij} es la distancia entre el árbol i y el j , y n es el número de árboles del círculo de radio d . Ripley (1977) propone una corrección del efecto del límite de la parcela (Anexo b). El valor resultante para cada d se compara con el valor de $K(d)$ esperado en una distribución de Poisson, este último y su intervalo de confianza es establecido mediante la simulación de un proceso aleatorio (Simulación de Monte Carlo).

En la discusión del artículo de Ripley (1977) se propone utilizar la raíz cuadrada de la función $K(d)$ debido a que, en el supuesto de una distribución de Poisson, es una función lineal por lo que facilita la comparación entre distintas distribuciones. La siguiente transformación tiene media (μ) cero y varianza (σ) aproximadamente constante cuando la distribución es aleatoria:

$$L(d) = \sqrt{\frac{K(d)}{\pi}} - d$$

Generalmente se realiza una comparación gráfica representando en una figura la evolución de la función $L(d)$ con la distancia (d) para una masa y los intervalos de confianza de la distribución de Poisson generados mediante un proceso de Monte Carlo (Figura 1).

Diversidad y mezcla de especies

Desde un punto de vista de diversidad estructural interesan dos aspectos en las masas mixtas: a) la riqueza o variedad de especies, así como las proporciones de cada una de ellas en el rodal; b) el grado de mezcla o cómo se reparten las diferentes especies en el espacio. La diversidad de especies es uno de los aspectos más relevantes en el estudio de la biodiversidad; sin embargo, al estudiar la diversidad estructural de una masa forestal adquiere mayor interés el grado de mezcla, ya que con frecuencia el estrato arbóreo de los sistemas forestales no suele presentar un número elevado de especies.

Existen numerosos índices para medir la diversidad de especies en un determinado ecosistema siendo los más frecuentes la riqueza, el índice de Shannon, el índice de Simpson y el índice de uniformidad. Estos índices se basan en la presencia y proporción de las distintas especies en el ecosistema, presentando la desventaja de no tener en cuenta su distribución espacial. Para describir el grado de mezcla de las especies los índices más usados son el índice de segregación de Pielou y el índice de mezcla de Gadow, en los que es necesario conocer la distribución espacial de los árboles.

Riqueza de especies

La riqueza es el número de especies (S) presentes en el sistema; aumenta con la superficie de la parcela, siendo la incorporación de nuevas especies muy pequeña a partir de un cierto tamaño de parcela, indicando el tamaño mínimo de la parcela de muestreo (Figura 2).

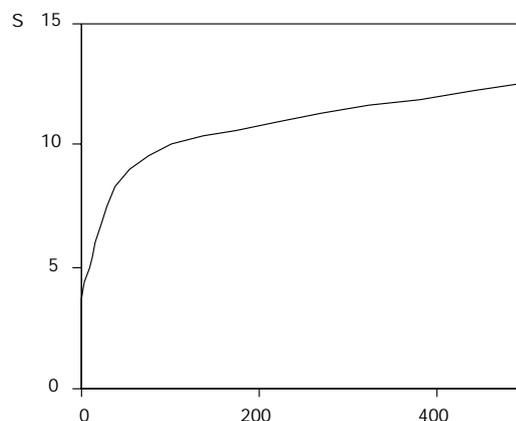


Figura 2. Variación del número de especies en función de la superficie de la parcela.

Tabla 2. Variación de los índices de Shannon (H'), uniformidad (Ev) y de Simpson ($I-D$) en función del número de especies y la proporción de las especies en el rodal

Proporciones				Índices		
Especie 1	Especie 2	Especie 3	Especie 4	H'	Ev	$I-D$
0,05	0,15	0,30	0,40	1,68	0,84	0,73
0,05	0,05	0,20	0,70	1,26	0,63	0,47
0,25	0,25	0,25	0,25	2,00	1,00	0,75
0,33	0,33	0,33	0,00	1,58	1,00	0,67
0,50	0,50	0,00	0,00	1,00	1,00	0,50

Índice de Shannon

El índice de Shannon (1949) viene dado por la expresión:

$$H' = -\sum p_i \cdot \log_2(p_i)$$

donde p_i es la abundancia relativa de cada especie (en número de individuos o en cobertura). Este índice aumenta con el número de especies presente en el rodal y toma mayores valores cuando las proporciones de las distintas especies son similares (Tabla 2).

A la hora de estimar las abundancias relativas p_i de las distintas especies en un ecosistema se suele recurrir a muestreos, de esta forma se produce una infraestimación de la biodiversidad. Bowman *et al.* (1971, en Magurran, 1988) proponen una corrección del índice de Shannon en función del número de especies y del número de individuos de la muestra:

$$H' = -\sum p_i \cdot \ln(p_i) + \frac{s-1}{2N} - \frac{1 - \sum p_i^{-1}}{12N^2} - \frac{\sum(p_i^{-1} - p_i^{-2})}{12N^3}$$

donde s es el número de especies y N el número total de individuos de la muestra. Cuando el número de parcelas es elevado, los dos últimos factores se aproximan a cero.

El índice de Shannon se puede aplicar también a la distribución vertical de las especies, dando una idea de la estratificación de las especies en el sistema:

$$H'(V) = -\sum \sum p_{ij} \log_2(p_{ij})$$

donde p_{ij} es la proporción de la especie i en el estrato j . Pretzsch (1996) aplica este índice a masas forestales estableciendo 3 zonas de altura, del 0% al 50% de la altura máxima, del 50% al 80% y por encima del 80%. Un problema de esta aplicación del índice de Shannon es que según cómo se tomen los estratos puede tener un mayor o menor sentido biológico a lo largo de la vida de una masa. Por ejemplo, en masas con alturas máximas y estructuras diferentes podemos obtener el mismo valor de este índice (Weber, 2000).

Índice de Uniformidad

En el índice de Shannon se da un gran peso al número de especies presentes en la masa, pero en ocasiones es más interesante conocer el reparto de las especies en proporciones sin que influya el número de especies (n). Este es el caso del índice de uniformidad (Evenness) (Magurran, 1988):

$$Ev = \frac{H'}{\log(n)}$$

Este índice varía entre 0, valor que toma cuando todos los individuos pertenecen al mismo grupo, y 1, si los individuos se reparten homogéneamente en los distintos grupos (Tabla 2).

Índice de Simpson

El índice de Simpson (1949) mide la probabilidad de que dos individuos de la población extraídos al azar sean de la misma especie ($\sum p_i^2$); valores altos indican dominancia de alguna especie. Para medir la diversidad se utiliza el complementario del índice de Simpson, ya que varía de 0 a 1 indicando valores próximos a 1 mayor diversidad:

$$1-D = 1 - \sum p_i^2$$

Este índice ofrece información intermedia entre el índice de Shannon y el de uniformidad, ya que aumenta con el número de especies y refleja a su vez el reparto de las especies en proporciones (Tabla 2).

Al estimar la proporción de una especie en una masa forestal para calcular los índices de Shannon, uniformidad y Simpson se puede utilizar el número de pies o bien el área basimétrica (Köhl y Zingg, 1996), reflejando la segunda variable mejor la importancia de cada especie desde un punto de vista de la competencia. Neumann y Starlinger (2001) al aplicar es-

Tabla 3. Valores para el cómputo del índice de segregación de Pielou en un rodal con dos especies y N individuos

Árbol de referencia	Vecino más próximo		Total
	Especie 1	Especie 2	
Especie 1	a	b	m=a+b
Especie 2	c	d	n=c+d
	v=a+c	w=b+d	N

tos tres índices al estrato arbóreo de un ecosistema forestal encuentran correlaciones significativas entre todos ellos, calculándolos tanto con el número de pies como con el área basimétrica de las diferentes especies.

Índice de Segregación de Pielou

Una masa con igual índice de Shannon puede tener una mezcla muy diferente según las especies se mezclen en grupos o pie a pie. Por este motivo, para realizar una buena descripción de la estructura de una masa forestal son necesarios índices que expresen la distribución de la mezcla de especies. El índice de se-

gregación de Pielou (1977) estima el grado de mezcla con el método del árbol vecino más próximo.

$$S = 1 - \frac{S_{observado}}{S_{esperado}}$$

donde *s* es el número de pares de árboles vecinos de distinta especie. Para dos especies el índice toma la siguiente expresión:

$$S = 1 - \frac{N \cdot (b + c)}{v \cdot n + w \cdot m}$$

donde *N* es el número de pies analizado, *b* el número de pies de la especie 1 con vecino más próximo de la especie 2, *c* el número de pies de la especie 2 con vecino más próximo de la especie 1, *m* y *n* número de árboles de la especie 1 y 2 respectivamente, y *v* y *w* el número de árboles de las especies 1 y 2 que se espera que sean el vecino más próximo (Tabla 3).

Este índice varía entre -1 y 1. Si el índice es menor que 0 indica que la mezcla observada es mayor que la esperada, y por lo tanto, existe una tendencia de las dos especies a asociarse (competencia intraespecífica mayor). Si es mayor que 0, existe una tendencia a agruparse árboles de una misma especie (competencia interespecífica mayor). En la Figura 3 se observa el valor que toma el índice de Pielou en dos rodales de *Pinus*

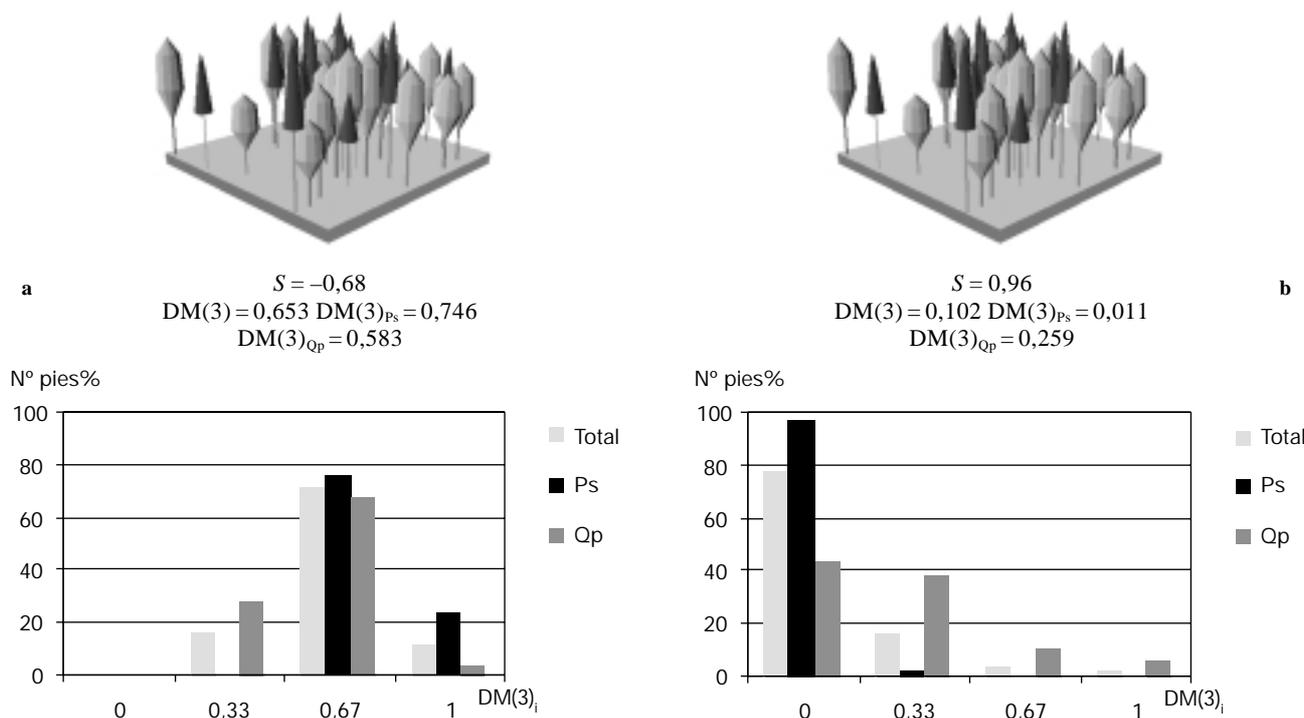


Figura 3. Valores del índice de segregación de Pielou (*S*) y del índice de grado de mezcla de Gadow calculado con tres vecinos (*DM(3)*) en dos rodales mixtos de *Pinus sylvestris* (*Ps*) y *Quercus pyrenaica* (*Qp*): a) rodal con mayor competencia intraespecífica, b) rodal con mayor competencia interespecífica.

sylvestris L. y *Quercus pyrenaica* Willd en los que se ha simulado distinto tipo de mezcla: a) las dos especies se mezclan aleatoriamente, reflejando mayor competencia intraespecífica ($S = -0,68$); b) la probabilidad de que dos árboles vecinos sean de la misma especie aumenta al disminuir la distancia entre ellos, mayor competencia interespecífica ($S = 0,96$).

El índice de segregación de Pielou presenta la desventaja que puede verse influenciado por la distribución espacial de la masa (regular o agregados) al utilizar sólo el vecino más próximo (Upton y Fingleton, 1990).

Índice de mezcla de Gadow

Con el fin de evitar el inconveniente de utilizar sólo el árbol vecino más próximo, Gadow (1993) definió el índice de grado de mezcla, que tiene en cuenta más vecinos (n) y además se calcula fácilmente con más de dos especies:

$$DM(n) = \frac{1}{N} \sum DM(n)_i \quad DM(n)_i = \frac{1}{n} \sum V_{ij}$$

donde $DM(n)$ es el índice de mezcla de la masa calculado con n vecinos, N es el número de árboles analizado, $DM(n)_i$ es el índice de mezcla del árbol i calculado con n vecinos, y V_{ij} es 0 cuando el árbol vecino j pertenece a la misma especie que i y 1 cuando pertenece a otra especie. Por lo tanto, este índice varía de 0 a 1; cuanto más próximo a 1 más mezcladas se encuentran las especies y cuanto más próximo a 0 más se agrupan las especies.

Según los resultados de Fuldner (1995) parece adecuado el uso de 3 vecinos ($DM(3)$). En el caso de usar 3 vecinos, el índice para cada árbol, $DM(3)_i$, sólo puede tomar los valores 0, 0,33, 0,67 y 1. Si se representa la frecuencia de cada una de estas cuatro clases de mezcla, tanto para la masa total como por especie, se interpretan mejor los datos que si solo se observa el valor medio del rodal ($DM(3)$) (Fuldner, 1995). Por ejemplo, en la Figura 3 se puede ver el valor medio ($DM(3)$) y la distribución de los índices de mezcla individuales calculados con 3 vecinos ($DM(3)_i$) para los dos rodales mixtos simulados de pino silvestre y rebollo. En el rodal *a*) las dos especies tienden a asociarse, con un valor medio del índice de 0,653. Si se analiza las frecuencias del total y por especies se observa que la mayoría de los árboles tienen un índice de 0,67, no existiendo ningún árbol que tenga un índice 0 ($DM(3)_i=0$) y sólo un 28% de los rebollos presenta

un índice de 0,33. En el rodal *b*) el valor medio es bajo (0,102), indicando mayor tendencia a agruparse por especies. Esta tendencia es menor en el caso del rebollo, presentando individuos en las cuatro clases de mezcla. Para el pino silvestre prácticamente todos los individuos se encuentran en la clase 0, es decir, los tres vecinos son de la misma especie, reflejando una agrupación clara de esta especie.

Diferenciación

Por último, el tercer aspecto de la estructura es la diferenciación, que describe la relación dimensional entre los árboles vecinos. La diferenciación se puede referir a distintas variables (diámetro, altura, copa, etc.), aunque para reflejar la diferenciación horizontal y vertical las variables más frecuentes son el diámetro y la altura respectivamente.

Dentro de los índices que describen la diferenciación, al igual que en los anteriores, existen índices espaciales y no espaciales. Los índices más frecuentes son el índice de homogeneidad y el índice de Shannon entre los no espaciales y el índice de diferenciación de Gadow y el índice de diferenciación de copas entre los espaciales.

Índice de homogeneidad

En el índice de homogeneidad no es necesario conocer la posición espacial de los árboles, y se suele emplear en combinación con la curva de Lorenz (De Camino, 1976, en Kramer 1988).

$$CH = \frac{\sum Nd_i\%}{\sum Nd_i\% - Vd_i\%}$$

Donde $Nd_i\%$ es el porcentaje de número de pies con diámetro menor o igual a d_i y $Vd_i\%$ es el porcentaje de volumen con diámetro menor o igual a d_i . Cuanto mayor sea la diferencia entre los porcentajes en volumen y en número de pies, menor será el valor de CH y más heterogénea la masa. Si se representa $Nd_i\%$ frente a $Vd_i\%$ se obtiene la curva de Lorenz (Figura 4). En una masa totalmente homogénea la relación sería la recta bisectriz, mientras que la curva se separa más de la recta cuanto más heterogénea es la masa. Este método se puede utilizar también con el área basimétrica o la superficie de copa en lugar del volumen (Aguirre et al., 1998).

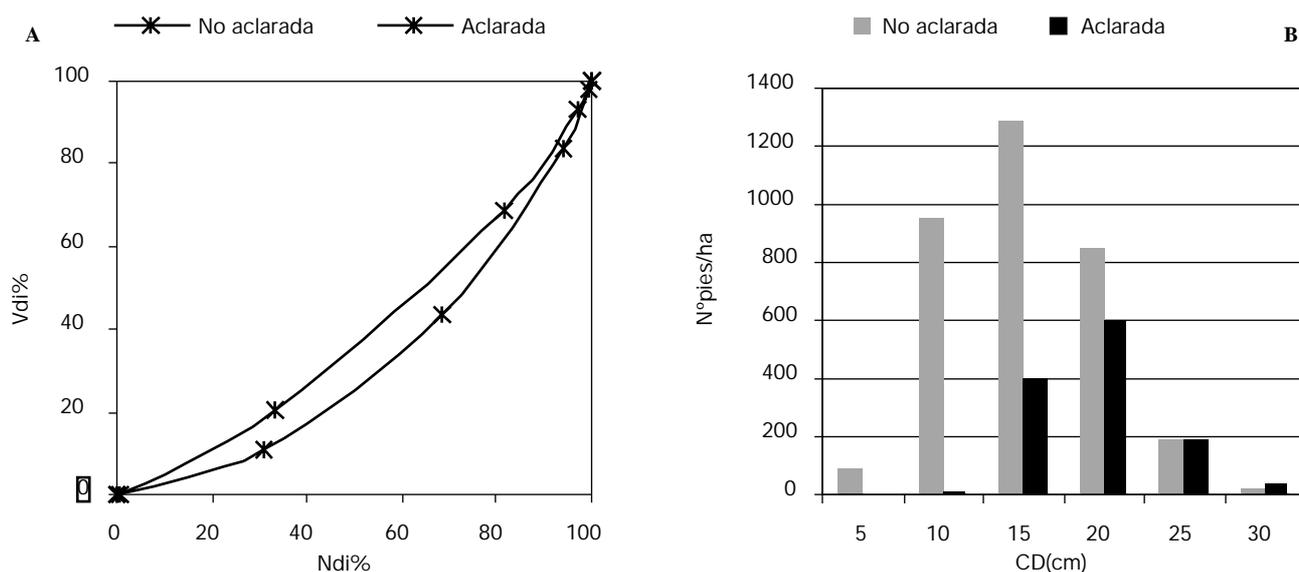


Figura 4. Comparación de la curva de Lorenz (izquierda) y distribución diamétrica (derecha) entre una masa no aclarada y otra aclarada por lo bajo.

En la figura 4 se observa que cuanto más amplia es la distribución diamétrica de una masa más se aleja de la bisectriz en la curva de Lorenz. En el rodal en el que se han realizado claras por lo bajo la distribución diamétrica es menos amplia, por lo que la curva de Lorenz está próxima a la bisectriz. Los valores del índice de homogeneidad son de 6,90 en la masa en la que no se ha intervenido y 10,48 en la que se han realizado claras.

Índice de Shannon aplicado a estratos

En algunos trabajos se utiliza el índice de Shannon para medir la diferenciación vertical como la diversidad de estratos de vegetación, calculando la proporción p_i con el número de individuos de cada estrato i (Meyer *et al.*, 1999; Weber, 2000). Weber (2000) incluye una ponderación según la altura de los estratos establecidos con el fin de corregir las diferencias entre los distintos intervalos (h/nh_i):

$$H = -\sum \left(\frac{h \cdot p_i}{n \cdot h_i} \right) \cdot \log_2 \left(\frac{h \cdot p_i}{n \cdot h_i} \right)$$

siendo n el número de estratos, h la altura de la masa y h_i la altura del estrato i . Del mismo modo que con la diversidad de especies, se puede calcular a partir del índice de Shannon el índice de uniformidad para estratos verticales, con la consiguiente ventaja de ser un índice que varía de 0 a 1.

MacArthur y MacArthur (1961), Murdoch *et al.* (1972) y Berger y Puettmann (2000) estiman la diver-

sidad vertical utilizando el índice de Shannon aplicado a la superficie foliar por alturas (*FHD, Foliage Height Diversity Index*), muy correlacionada con la diversidad de insectos y aves.

$$FHD = -\sum p_i \cdot \ln p_i$$

donde p_i es la proporción de superficie foliar en los diferentes estratos i . El principal inconveniente de este índice es la dificultad de estimación del área foliar en cada estrato. Una opción es la estimación indirecta mediante modelos de copa (Bravo y Guerra, 2001)

Índice de diferenciación de Gadow

Uno de los índices de diferenciación que utiliza la posición relativa de los árboles en el rodal es el índice



Figura 5. Estratos de biomasa foliar definidos por MacArthur y MacArthur (1961) aplicados a una masa irregular de *Pinus pinea*.

ce propuesto por Gadow (1993), que se basa en la relación entre el árbol más delgado y el más grueso:

$$TD(n) = \frac{1}{N} \sum TDn_i \quad TD(n)_i = \frac{1}{n} \sum 1 - \frac{d_{min}}{d_{max}}$$

donde $TD(n)$ es el índice de diferenciación de la masa calculado con n vecinos, $TD(n)_i$ es el índice de diferenciación en diámetro del árbol i calculado con n vecinos, N es el número de árboles medidos, d_{min} y d_{max} son los diámetros menor y mayor entre i y cada uno de sus n vecinos. Este índice varía entre 0 y 1, siendo mayor la diferenciación cuando se aproxima a 1. Puede

calcularse para toda la masa o para una subpoblación (estrato, especie, etc.) (Füldner, 1995). En principio el autor definió el índice con el diámetro normal, aunque se puede calcular con la circunferencia, la altura, la superficie de copa, etc. (Aguirre *et al.*, 1998).

Del mismo modo que con el índice de mezcla de Gadow ($DM(n)$), Füldner (1995) propone calcularlo con 3 vecinos (método de inventario de los 4 árboles). Se puede establecer una clasificación de la diferenciación con el fin de representar la frecuencia de árboles en cada grupo (Figura 6) (Füldner, 1995; Aguirre *et al.*, 1998). En la Figura 6 se presentan dos masas de *Pinus*

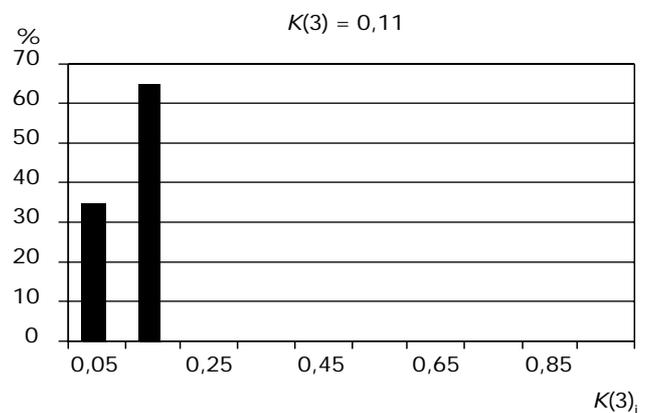
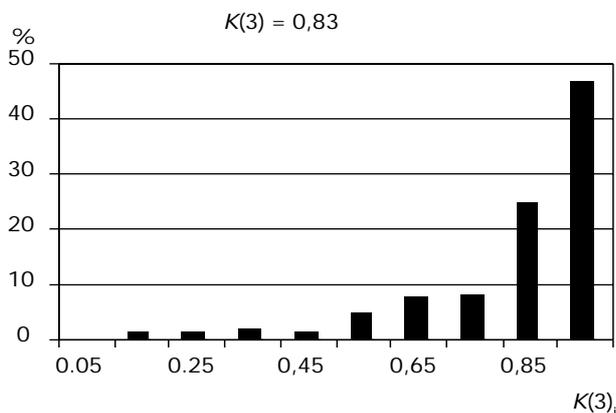
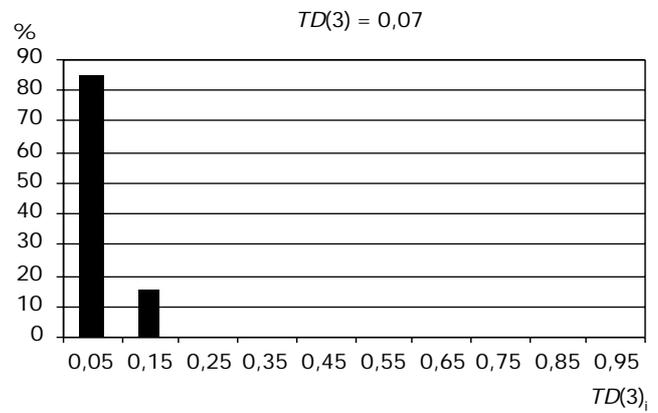
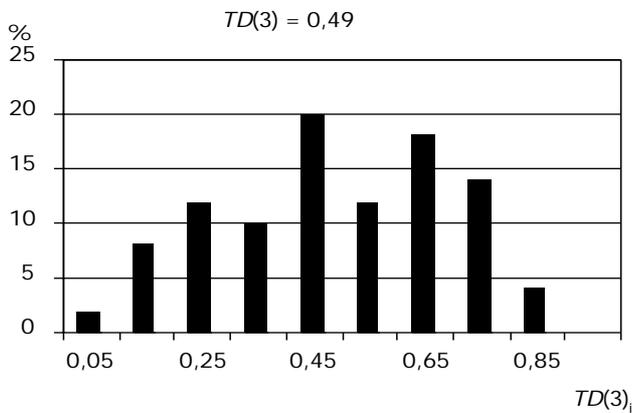
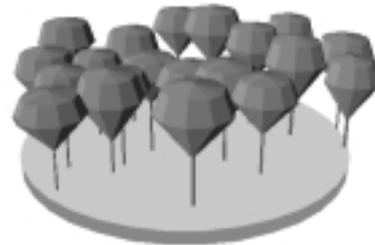
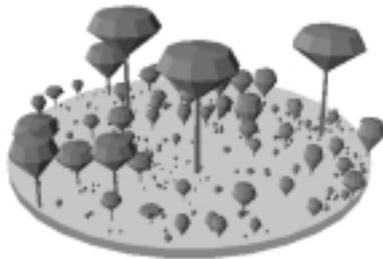


Figura 6. Distribución de árboles según valores del índice de diferenciación de Gadow calculado con 3 vecinos para el diámetro ($TD(3)_i$) y para la longitud de copa ($K(3)_i$) en dos masas de *Pinus pinea*.

pinea de diferente grado de irregularidad, su correspondiente distribución del índice de diferenciación diamétrica individual ($DM(3)_i$) y el valor medio que toma en la parcela ($DM(3)$) y la distribución de los valores individuales ($K(3)_i$) y valor medio ($K(3)$) del índice de diferenciación de Gadow aplicado a la longitud de copa viva (diferencia entre la altura total del árbol y la altura a la que se encuentra el primer verticilo vivo). Cuanto más regular es la masa menor es el valor de ambos índices, resultando más significativa, en este caso, la diferenciación de longitud de copa viva.

Gadow (2002) propone utilizar el índice de diferenciación cuando se quiere expresar el estado de diferenciación de los distintos individuos de la masa, ya que su cálculo se basa en la relación entre vecinos; sin embargo, si existe mayor interés en caracterizar la diferenciación conjunta puede ser suficiente calcular el coeficiente de variación del diámetro normal (CV), proponiendo la siguiente escala: $CV < 0,05$ diferenciación muy baja; $0,05 < CV < 0,15$ baja; $0,15 < CV < 0,30$ moderada; $0,30 < CV < 0,60$ alta; $CV > 0,60$ muy alta.

Índices de diversidad estructural conjunta

Algunos autores proponen la utilización de índices de diversidad conjunta que valoran la diversidad de la estructura de una masa forestal considerando los distintos aspectos de la estructura: distribución espacial, diversidad y mezcla de especies y diferenciación; incluyendo normalmente un factor que valora la madera muerta presente en el rodal. Dentro de estos índices destacan los definidos por Weber (2000) y Lähde *et al.* (1999).

Índice de Shannon de diversidad estructural conjunta

Weber (2000) utiliza la suma de los índices de Shannon para el número de especies, estratos verticales y estados (presencia o no de madera muerta) para calcular la diversidad estructural conjunta de un rodal forestal:

$$H'(SVE) = H'(S) + H'_S(V) + H'_{SV}(E)$$

donde $H'(S)$ es el índice de Shannon aplicado a especies, $H'_S(V)$ el índice de Shannon aplicado a estratos condicionado a la especie y $H'_{SV}(E)$ el índice de Shannon aplicado a estados condicionado a la especie y al estrato. Las expresiones de estos índices son:

$$H'_S(V) = \sum p_i \cdot H'_i(V)$$

$$H'_{SV}(E) = \sum p_i \cdot p_j \cdot H'_{ij}(E)$$

donde i es el número de especies, j el número de estratos, p_i la probabilidad de que un individuo pertenezca a la especie i , p_j la probabilidad de que un individuo pertenezca al estrato j , y $H'_{ij}(V)$ el índice de Shannon de diversidad de estados en la especie i y estrato j . A partir del índice de Shannon conjunto ($H'(SVE)$) se puede calcular fácilmente el correspondiente índice de uniformidad (Evenness) que varía entre 0 y 1.

$$E_v = \frac{H'(SVE)}{\log N}$$

Weber (2000) calcula este índice para cada parcela en un muestreo sistemático y analiza la variabilidad espacial de la diversidad estructural mediante técnicas geoestadísticas en distintas masas forestales no intervenidas.

Índice de Lähde *et al.* (1999)

Lähde *et al.* (1999) proponen un índice de diversidad conjunta basado en cinco componentes: árboles vivos (LT), árboles secos en pie (DST), árboles caídos (DFT), restos de quema (CW) y pies especiales (ya sea por ser de una especie o subespecie rara, por su forma o por ser de gran tamaño o edad):

$$IND_{FS} = IND_{LT} + IND_{DST} + IND_{DFT} + IND_{CW} + IND_{SP}$$

donde IND_{FS} es el índice de diversidad conjunta de la masa, IND_i son los índices de diversidad de cada uno de los cinco componentes. IND_{LT} , IND_{DST} y IND_{DFT} se calculan sumando el valor del índice para las diferentes especies; para cada especie multiplicando un valor máximo característico por dos factores, uno que depende del rango de variación en diámetro de dicha especie y otro que crece con el diámetro medio y con el número de pies.

$$IND_{LT} = \sum_{j=1}^N \left(LTMAX_j \cdot \left(1 - 1/e^{-\frac{K_j \cdot KD}{10}} \right) \right) \cdot \frac{\sum_{i=1}^K \left(\left(1 - 1/e^{-\frac{(D_{ij}/2)^2 \pi}{100}} \right) + \left(1 - 1/e^{-\frac{n_{ij}}{100}} \right) \right)}{K_j}$$

$$IND_{DST} = \sum_{j=1}^N \left(DSTMAX_j \cdot \left(1 - 1/e^{-\frac{K_j \cdot KD}{10}} \right) \right) \cdot \frac{\sum_{i=1}^K \left(\left(1 - 1/e^{-\frac{(D_{ij}/2)^2 \pi \cdot P}{100}} \right) + \left(1 - 1/e^{-\frac{n_{ij}}{100}} \right) \right)}{K_j}$$

$$IND_{DFT} = \sum_{j=1}^N \left(DFTMAX_j \cdot \left(1 - 1/e^{-\frac{K_j KD}{10}} \right) \right) \cdot \frac{\sum_{i=1}^K \left(\left(1 - 1/e^{-\frac{(D_{ji}/2)^2 \pi \cdot P}{100}} \right) + \left(1 - 1/e^{-\frac{n_{ji}}{100}} \right) \right)}{K_j}$$

siendo j la especie, varía de 1 a N ; i la clase diamétrica, varía de 1 a K ; $LTMAX_j$ el máximo valor del índice de diversidad LT para la especie j ; $DSTMAX_j$ el máximo valor del índice de diversidad DST para la especie j ; $DFTMAX_j$ el máximo valor del índice de diversidad DFT para la especie j ; K_j el número de clases diamétricas para la especie j ; KD la anchura de clase diamétrica; D_{ji} el diámetro medio de la clase diamétrica i para la especie j ; n_{ji} el número de pies en la clase diamétrica i para la especie j ; P la proporción de longitud del árbol (o parte) que está muerta.

Los índices IND_{CW} y IND_{ST} se basan en una clasificación subjetiva de estos dos elementos, tomando los valores de 0, 0,5 ó 1.

Análisis dinámico

Uno de los aspectos más importantes para garantizar una gestión sostenible de las masas forestales es la evolución o dinámica de los distintos criterios, en este caso particular de la diversidad estructural como indicador de la biodiversidad. En muchas situaciones el valor relativo o la tendencia que presente un determinado índice de diversidad estructural refleja mejor que el valor absoluto si se está realizando una gestión sostenible o no. No obstante, los índices no siempre son capaces de captar de igual modo las variaciones que tienen lugar en una masa, dificultando la interpretación y comparación de resultados (Köhl y Zingg, 1996). El estudio dinámico de la diversidad estructural de una masa se puede acometer de diferentes formas:

a) Estudio de parcelas localizadas a lo largo de las etapas del ciclo de vida de la masa: La diversidad estructural de un rodal varía a lo largo de sus fases de desarrollo, por lo que resulta conveniente conocer las características de cada fase desde un punto de vista estructural. Franklin *et al.* (2002) analizan los procesos implicados en los cambios estructurales a lo largo de la vida del rodal. Se han utilizado numerosos esquemas del ciclo de desarrollo de la masa forestal, variando en función de los criterios utilizados (relevancia de unos u otros procesos y estructura de la masa). Aún siendo útiles para el estudio de las masas forestales, no dejan de

ser arbitrarios, puesto que el desarrollo de la masa es continuo y muchos procesos tienen lugar a lo largo de varias fases de desarrollo (Franklin *et al.*, 2002). Por ejemplo, Oldeman (1990) distingue las siguientes etapas en el desarrollo de la masa forestal:

1. Regeneración o establecimiento. Se produce en aquellas zonas donde se abre la cubierta forestal, permitiendo la entrada de luz y la instalación de los brinzales. Al faltar el dosel de copa la vegetación está expuesta a las fluctuaciones climáticas. La extensión e intensidad de la perturbación y las estrategias reproductivas de las diferentes especies dan lugar a estructuras muy dinámicas. Las distribuciones en agregados son las más frecuentes en esta primera fase (Moeur, 1997).

2. Crecimiento o exclusión de fustes. Al cerrarse el dosel de copas los fenómenos de competencia determinan en gran medida la estructura del rodal. Meyer *et al.* (1999) analizan la evolución de la diversidad estructural (patrón espacial, diversidad de especies y diferenciación) en varias masas regulares de haya en fase de exclusión de fustes, encontrando que en general en esta fase de desarrollo se produce un descenso de la diversidad, ya que como consecuencia de la mayor competencia el haya domina a otras especies y la masa tiende a regularizarse. En este mismo estudio se observó que se producían aumentos de diversidad como consecuencia de aperturas en el dosel de copas debido a vendavales, nevadas, etc.

3. Madurez. Se ralentiza el crecimiento de los árboles dominantes, que definen la estructura vertical de la masa. Cuando la masa es pluriespecífica los árboles de las diferentes especies pueden formar varios estratos o dar lugar a estructuras en mosaico.

4. Fase de degradación (masas regulares) o fase de equilibrio (masas irregulares). En esta fase la muerte de los árboles que alcanzan la edad de decaimiento y las perturbaciones que se producen van abriendo huecos mayores o menores en la masa donde comienza una nueva etapa de regeneración. La madera muerta y los árboles secos que permanecen en pie son elementos de la estructura que tienen gran importancia en esta fase.

Denslow y Guzman (2000) analizan la evolución de la estructura (mediante técnicas geoestadísticas) y de la diversidad de especies de la masa forestal a lo largo del ciclo de desarrollo en un bosque húmedo tropical. Ferris-Kaan *et al.* (1998) estudian la composición de especies y la estructura vertical en pinares de pino silvestre, *Pinus sylvestris* L., regenerados mediante plantación, a lo largo de cuatro fases de desarrollo. A su vez, si se trabaja a un nivel mayor del rodal en el que hay

presentes distintas fases de desarrollo de la masa, se puede evaluar la diversidad de estructuras, es decir, si en un monte o superficie hay más o menos variedad de estructuras. Meyer (1999) utiliza los índices de Shannon y Evenness aplicados con los porcentajes observados de cada fase de desarrollo en una superficie. Weber (1999), utilizando las mismas fases de desarrollo que Meyer (1999), establece una regla discriminante que determina la fase de desarrollo de un rodal en función de varias variables de la estructura del rodal, obteniendo que la diversidad vertical calculada con el índice de uniformidad y el volumen de madera muerta son las variables más influyentes en la regla discriminante.

b) Estudios a través de parcelas permanentes: Los tratamientos selvícolas intervienen en la dinámica de la masa como si fuesen perturbaciones, por lo tanto, es interesante estudiar la evolución de la diversidad estructural con las distintas intervenciones selvícolas. Algunos tratamientos selvícolas pueden facilitar una mayor diversidad estructural, como las claras de selección de árboles de porvenir frente a las claras bajas, control de la mezcla durante los klareos, aprovechar las pequeñas perturbaciones, etc., aunque lógicamente las intervenciones deben adaptarse a las particularidades de cada masa (Füldner, 1995; Spellmann, 1995; Aguirre *et al.*, 1998). Los índices de diversidad estructural también pueden servir para caracterizar los tratamientos aplicados. Por ejemplo, la variación en las distribuciones de los índices de mezcla y de diferenciación que se produce tras una clara en una masa mixta refleja adecuadamente la intervención realizada (Füldner, 1995; Pretzsch, 1996) (Figura 7). Solomon y Gove (1999)

comprueban que el tratamiento aplicado durante 25 años en una masa irregular produce un aumento en la diversidad de clases diamétricas.

c) Utilización de modelos. Una herramienta útil para el análisis dinámico es la modelización. A través de modelos de crecimiento que simulen la estructura del rodal se puede estudiar la influencia de distintas intervenciones en la estructura (Pretzsch, 1996) (Figura 7). La capacidad del modelo para ello depende en gran medida del tipo de modelo. Una de las clasificaciones más utilizada atiende a la escala de trabajo: modelos de masa, de clases de tamaño y de árbol individual (Munro, 1974; Vanclay, 1994; Gadov y Hui, 1999), pudiéndose añadir un cuarto grupo de modelos que se basan en la dinámica de bosquetes. Los más adecuados para estudiar la diversidad son los modelos de árbol individual, especialmente aquellos que utilizan la distancia entre los árboles, ya que pueden calcular índices espaciales. Lo óptimo es que el modelo sea capaz de simular la evolución de la masa en 3 dimensiones, para lo que se necesita la posición de cada árbol, su altura y diámetro, y las características de su copa (longitud, anchura, y forma). Una ventaja de este tipo de modelos es que sirven no sólo para estudiar el efecto de los tratamientos selvícolas en la diversidad estructural de la masa, sino también la influencia de la estructura en el crecimiento (Pretzsch, 1995). Los modelos de bosquetes pueden utilizarse para estudiar la estructura en mosaico. También es posible analizar como influye la competencia interespecífica en los cambios en la estructura horizontal y en la formación de bosquetes en masas pluriespecíficas (Frelich *et al.*, 1998). Sólo algunos modelos proporcionan información acerca de la madera en proceso de degradación (Beukema *et al.*, 1997, en Lexer *et al.*, 2000; Kolström, 1998) o sobre la vegetación no arbórea (Moeur 1985, en Lexer *et al.* 2000).

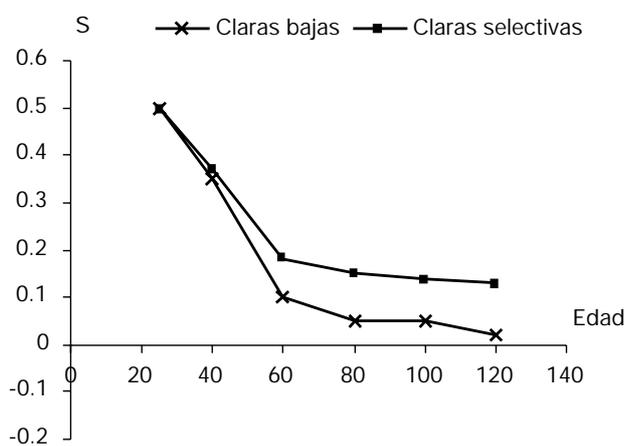


Figura 7. Simulación de la evolución del índice de segregación de Pielou (S) con la edad en una masa mixta de *Picea abies* y *Fagus sylvatica* con diferentes tipos de claras (claras bajas y selectivas). Fuente: Pretzsch (1996).

Conclusiones

La estructura de la masa forestal es un indicador de la composición y del funcionamiento del ecosistema, por lo que su estudio nos proporciona información sobre los diferentes procesos que tienen lugar en cada etapa del ciclo de desarrollo de la masa forestal y sobre el hábitat de las diferentes especies. Los aspectos más relevantes del estudio de la estructura de las masas forestales son la distribución del arbolado; la composición específica tanto en diversidad de especies como su distribución en el rodal; y la diferenciación en

diametro, altura y tamaño de copa, así como de los diferentes estratos verticales.

Las principales aplicaciones del estudio de la estructura forestal en la silvicultura son:

- Determinar el efecto que los tratamientos selvícolas tienen sobre la estructura.
- Estudio del efecto de la estructura en el crecimiento del árbol individual.
- Alcanzar un compromiso entre la mejora de las cualidades productivas de la masa forestal y la conservación del hábitat.
- Acercamiento de la estructura alcanzada a través de los tratamientos selvícolas a la estructura de las masas naturales.

Anexos

- Test T_R : modificación propuesta por Donnelly (1978) para corregir el efecto borde cuando la parcela no es circular:

$$\bar{d}_{esperada} = 0.5 \cdot \left(\frac{S}{N}\right)^{\frac{1}{2}} + 0.0514 \cdot \left(\frac{P}{N}\right) + 0.041 \cdot \left(\frac{P}{N^{\frac{2}{3}}}\right)$$

$$\sigma_{esperada} = \left(0.0703 \cdot \left(\frac{S}{N}\right)^{\frac{1}{2}} + 0.037 \cdot P \cdot \left(\frac{S}{N^5}\right)^{\frac{1}{2}}\right)$$

donde S es el tamaño de la parcela y P su perímetro. Un aspecto importante es que el factor de corrección de Donnelly no funciona bien cuando la distribución es muy regular o muy en agregados, variando los resultados con el número de pies por hectárea y con el tamaño de la parcela (a menor tamaño de la parcela y menor número de pies por hectárea más error se comete con esta corrección) (Eckmüllner, 1998).

- K de Ripley: para la corrección del efecto límite en la función $K(d)$ de Ripley (1977) propone reemplazar $\delta_i(d)$ por $\omega_i(d)$, siendo $\omega_i(d)$ el inverso de la proporción de la circunferencia de radio d que está en el interior de la parcela. Para parcelas rectangulares Moeur (1993) obtiene el valor de $\omega_i(d)$, restringiendo el dominio de la función $K(d)$ a distancias menores a la mitad del lado menor del rectángulo:

- Todo el círculo de radio d está contenido en la parcela

$$\omega_i = 1$$

- El círculo de radio d es cortado por un borde de la parcela ($d_{ib1}^2 + d_{ib2}^2 \geq d^2$)

$$\omega_i = \frac{1}{1 - \arccos(d_{ib}/d)/\pi}$$

- El círculo de radio d es cortado por dos bordes de la parcela que forman esquina ($d^2 \geq d_{ib1}^2 + d_{ib2}^2$)

$$\omega_i = \frac{1}{1 - \left(\arccos(d_{ib1}/d) + \arccos(d_{ib2}/d) + \frac{\pi}{2}\right) \cdot \frac{1}{2 \cdot \pi}}$$

Referencias

- AGUIRRE O., KRAMER H., JIMÉNEZ J., 1998. Strukturuntersuchungen in einem Kiefern-Durchforstungsversuch Nordmexikos. Allg. Forst.-u. J.-Ztg. 169, 213-219.
- ALBERT M., GADOW K. VON, KRAMER H., 1995. Zur Strukturbeschreibung in Douglasien-Jungbeständen am Beispiel der Versuchsflächen Manderscheid und Uslar. Allg. Forst.-u. J.-Ztg. 166, 205-210.
- BERGER A.L., PUETTMANN K.J., 2000. Overstory composition and stand structure influence herbaceous plant diversity in the mixed aspen forest of northern Minnesota. The American Midland Naturalist 143 (1), 111-125.
- BRAVO F., GUERRA B., 2001. Forest structure and diameter growth in Maritime pine in a mediterranean area. En: von Gadow, K., Saborowski, J. (Ed.), IUFRO Conference on continuous cover forestry, Göttingen, pp. 101-110.
- CLARK P.J., EVANS F.C., 1954. Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationship in populations. Ecology 35, 445-453.
- DEGRAAF R.M., HESTBECK J.B., YAMASAKI M., 1998. Associations between breeding bird abundance and stand structure in the White Mountains, New Hampshire and Maine, USA. Forest Ecology and Management 103, 217-233.
- DENSLOW J. S., GUZMÁN G. S., 2000. Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. Journal of Vegetation Science 11, 201-212.
- DONNELLY K.P., 1978. Simulations to determine the variance and edge effect of total nearest-neighbour distance. En: Simulation methods in archaeology. Cambridge University Press, London, pp. 91-95
- ECKMÜLLNER O., 1998. Einfluß der Probeflächengröße auf Maßzahlen der Biodiversität. 11. Tagung Sekt. Biometrie u. Informatik, Dt. Sekt. Forstl. Forschungstalten u. Int. Biom. Ges.Dt. Region, AG Ökologie, 18-24
- FERRIS-KAAN R., PEACE A.J., HUMPHREY J.W., 1998. Assessing structural diversity in managed forests. En: Assessment of Biodiversity for Improved Forest Planning, Bachmann P., Kohl M., Paivinen R., eds. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 331-342.
- FRANKLIN J.F., SPIES T.A., VAN PELT R., CAREY A.B., THORNBURGH D.A., RAE BERG D., LINDENMAYER D.B., HARMON M.E., KEETON W.S., SHAW D.C., BI-

- BLE K., 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, 399-423.
- FRELICH L.E., SUGITA S., REICH P.B., DAVIS M.B., FRIEDMAN S.K., 1998. Neighbourhood effects in forests: implications for within-stand patch structure. *Journal of Ecology* 86, 149-161.
- FÜLDNER K., 1995. Zur Strukturbeschreibung in Mischbeständen. *Forstarchiv* 66, 235-240.
- GADOW K. VON., 1993. Zur Bestandesbeschreibung in der Forsteinrichtung. *Forst und Holz* 21, 601-606.
- GADOW K. VON., HUI G., 1999. Modelling Forest Development. Kluwer Academic Publishers, 213 pp.
- GADOW K. VON., HUI G., 2002. Analysis of forest structure and diversity. *Actas del Congreso «Incorporating forest growth models into decision-support tools for sustainable forest management»*, Lisboa.
- GADOW K. VON., HUI G.Y., ALBERT M., 1998. Das Winkelmaß- ein Strukturparameter zur Beschreibung der Individualverteilung in Waldbeständen. *Centralblatt für gesamte Forstwesen* 155, 1-9.
- GLEICHMAR W., GEROLD D., 1998. Indizes zur Charakterisierung der horizontalen Baumverteilung. *Forstw. Cbl.* 117, 69-80.
- HUNTER M.L., 1999. Maintaining biodiversity in forest ecosystems. Cambridge University Press, 698 pp.
- KINT V., LUST N., FERRIS R., OLSTHOORN A.F.M., 2000. Quantification of forest stand structure applied to Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forests. *Invest. Agrar.: Sist. Recur. For.*, Fuera de Serie 1, 147-164.
- KÖHL M., ZINGG A., 1996. Eignung von Diversitätsindizes bei Langzeituntersuchungen zur Biodiversität in Waldbeständen. *Allg. Forst.-u. J.-Ztg.* 167, 76-85.
- KOLSTRÖM M., 1998. Ecological simulation model for studying diversity of stand structure in boreal forests. *Ecological Modelling* 111, 17-36.
- KRAMER H., 1988. *Waldwachstumslehre*. Paul Parey, 374 pp.
- KREBS C.J., 1999. *Ecological methodology*. Benjamins Cummings, 620 pp.
- KUULUVAINEN T., PENTTINEN A., LEINONEN K., NYGREN M., 1996. Statistical opportunities for comparing stand structural heterogeneity in managed and primeval forests: an example from boreal Spruce forest in Southern Finland. *Silva Fennica* 30 (2-3), 315-328.
- LÄHDE E., LAIHO O., NOROKORPIY., SAKSA T., 1999. Stand structure as the basis of diversity index. *Forest Ecology and Management* 115, 213-220.
- LEXER M.J., LEXER W., HASENAUER H., 2000. The use of forest models for biodiversity assessments at the stand level. *Invest. Agrar.: Sist. Recur. For.*, Fuera de Serie 1, 299-316.
- MACARTHUR R.M., MACARTHUR J.W., 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42, 594-598.
- MAGURRAN A.E., 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, 200 pp.
- MARGAKEFR., 1989. *Ecología*. Ediciones Omega, 951 pp.
- MEYER P., 1999. Bestimmung der Waldentwicklungsphasen und der Texturdiversität in Naturwäldern. *Allg. Forst.-u. J.-Ztg.* 170(10-11), 203-210.
- MEYER P., SCHULTE U., BALCAR P., KÖLBEL M., 1999. Entwicklung der Baumarten- und Strukturdiversität in Buchennaturwald-Reservaten. En: *Natur- und Umweltschutzakademie des Landes NRW, NUA-Seminarbericht «Buchennaturwald-Reservate- unsere Urwälder von morgen»*, Bd. 4, 40-53.
- MOEUR M., 1993. Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. *Forest Science* 39(4), 756-775.
- MOEUR M., 1997. Spatial models of competition and gap dynamics in old-growth *Tsuga heterophylla/Thuja plicata* forests. *Forest Ecology and Management* 94, 175-186.
- MUNRO D.D., 1974. Forest growth models: a prognosis. En: *Growth Models for Tree and Stand Simulation*. Fries, J., ed. *Proceedings of IUFRO meetings in 1973*. Royal College of Forestry. *Forest Research Notes* 30, 7-21.
- MURDOCH W. W., EVANS F. C., PETERSON C. H., 1972. Diversity and pattern in plants and insects. *Ecology* 53 (5), 819-829.
- NEUMAN M., STARLINGER F., 2001. The significance of different indices for stand structure and diversity in forest. *Forest Ecology and Management* 145, 91-106.
- OLDEMAN R.A.A., 1990. *Forest: Elements of Silvology*. Springer-Verlag, 624 pp.
- PARVIAINEN J., SCHUCK A., BÜCKING W., 1994. Forestry research on structure, succession and biodiversity of undisturbed and semi-natural forests and woodlands in Europe. En: *Conservation of forests in Central Europe*. Paulencka, J., Paule, L., eds. *Proceedings of the WWF Workshop*. Zvolen.
- PIELOU E.C., 1977. *Mathematical Ecology*. John Wiley & Sons, 385 pp.
- PRETZSCH H., 1993. Analyse und Reproduktion räumlicher Bestandesstrukturen. *Versuche mit dem Strukturgenerator STRUGEN*. Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Nieders. Forstl. Versuchsanstalt, Band 114. Sauerländer's Verlag, 87 pp.
- PRETZSCH H., 1995. Zum Einfluß des Baumverteilungsmusters auf den Bestandeszuwachs. *Allg. Forst.-u. J.-Ztg.* 166(9-10), 190-201.
- PRETZSCH H., 1996. Strukturvielfalt als Ergebnis waldbaulichen Handelns. *Allg. Forst.-u. J.-Ztg.* 167(11), 213-221.
- RIPLEY B. D., 1977. Modelling spatial patterns (with discussion). *J. Royal Statistical Society B* 39, 172-212.
- RIPLEY B.D., 1981. *Spatial statistics*. John Wiley & Sons, Inc. 252 pp.
- SCHIECK J., STUART-SMITH K., NORTON M., 2000. Bird communities are affected by amount and dispersion of vegetation retained in mixedwood boreal forest harvest areas. *Forest Ecology and Management* 126, 239-254.
- SHANNON C.E., 1949. The mathematical theory of communication. En: *The Mathematical Theory of Communication*. Shannon C.E., Weaver, W., eds. University of Illinois Press. Urbana pp.29-125.

- SIITONEN J., MARTIKAINEN P., PUNTTILA P., RAUH J. 1999. Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management* 128, 211-225.
- SIMPSON E.H., 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163, 688.
- SOLOMON D.S., GOVE J.H., 1999. Effects of uneven-age management intensity on structural diversity in two major forest types in New England. *Forest Ecology and Management* 114, 265-274.
- SPELLEMANN H., 1995. Vom strukturarmen zum strukturreichen Wald. *Waldbauliche Planungs und Handlungsaspekte für die Nds. Landesforstverwaltung. Forst und Holz* 50(2), 35-44.
- UPTON G., FINGLETON B., 1990. *Spatial data analysis by example*. Wiley.
- VANCLAY J.K., 1994. *Modelling Forest Growth and Yield. Applications to Mixed Tropical Forests*. Cab International, Wallingford, U.K., 312 pp.
- WEBER J., 1999. Ableitung von Waldentwicklungsphasen aus Strukturparametern-Untersuchungen aus Baden-Württemberg. En: *Natur- und Umweltschutzakademie des Landes NRW, NUA-Seminarbericht «Buchennaturwald-Reservate- unsere Urwälder von morgen»*, Bd. 4, 54-67.
- WEBER J., 2000. Geostatistische Analyse der Struktur von Waldbeständen am Beispiel ausgewählter Bannwälder in Baden-Württemberg. *Berichte Freiburger Forstliche Forschung Heft 20*. FVA Baden-Württemberg. Freiburg. 133.
- WENK G., ANTANAITIS V., SMELKO S., 1990. *Waldertragslehre*. Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin, 448 pp.
- WHITTAKER R.H., 1977. Evolution of species diversity in land communities. En: *Evolutionary biology*, vol. 10. Hecht M.K., Steere W.C., Wallace B. (Ed.), Plenum, pp. 1-67.