

ARTICULOS

Coeficiente de asociación entre especies de selva mediana subperennifolia en Calakmul, México

Association coefficient between species of semi-evergreen forest in Calakmul, Mexico

Alejandra Gómez Velázquez^a, Alfredo Esteban Tadeo Noble^{b*}, Leonardo Beltrán-Rodríguez^c, Enrique Guízar Nolazco^a, Maribel Apodaca Martínez^b, Ángel Leyva Ovalle^a

^a Universidad Autónoma Chapingo, División de Ciencias Forestales, Texcoco, México.

* Autor de correspondencia: ^b Instituto Tecnológico Superior de Venustiano Carranza, Puebla, México, Av. Tecnológico S/N, Col. El Huasteco, Lázaro Cárdenas, tel.: 746-843-57-53, alfredo.tadeo@itsvc.edu.mx

^c Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Jardín Botánico, Laboratorio de Etnobotánica Ecológica, Ciudad de México, México.

SUMMARY

Association coefficients measure interrelation level between the attributes of two species within populations. The objective of this work was to analyze the association patterns among the 10 species with the highest importance value index (IVI) in a semi-evergreen forest of Calakmul, Mexico. The 10 taxa were expected to be independently distributed within the community, therefore no interspecific association would occur. Systematically, 479 sampling units were established on a 500-ha surface in the ejido Gustavo Díaz Ordaz, Calakmul. Eighty-five tree species, 36 genera and 32 families were recorded. IVI was estimated, and with the 10 most important species, an χ^2 analysis was performed to test independence in 45 possible combinations of species pairs. Cole's interspecific association coefficient was considered based on the χ^2 significance test. The 10 most important species represent 47.98 % of the IVI. The Cole association coefficient identified that 17 pairs, out of 45, were distributed in a dependent way regarding another species, while the rest were indifferent to the presence of these taxa. *Bursera simaruba*, the species with the highest IVI, was related to three species, while *Metopium brownei* (third position of IVI) was related to six taxa. It is proposed to apply this procedure as an independent though complementary statistical test to Ripley's $K_{12}(t)$, to establish numerical criteria for the selection and analysis of spatial data.

Key words: Cole coefficient, spatial ecology, importance value index, Ripley's $K_{12}(t)$, Synecology.

RESUMEN

Los coeficientes de asociación miden el nivel de interrelación entre los atributos de dos especies dentro de las poblaciones. El objetivo de este trabajo fue analizar los patrones de asociación entre las 10 especies con mayor índice de valor de importancia (IVI) en una selva mediana subperennifolia de Calakmul, México. Se esperaba que los 10 taxa se distribuyan de forma independiente dentro de la comunidad, por lo que no se presentaría ningún tipo de asociación interespecífica. Se establecieron 479 unidades de muestreo de forma sistemática en una superficie de 500 ha en el Ejido Gustavo Díaz Ordaz, Calakmul. Se registraron 85 especies arbóreas, 36 géneros y 32 familias. Se estimó el IVI, y con las 10 especies más importantes se realizó un análisis de χ^2 para probar la independencia en 45 combinaciones posibles de pares de especies; se utilizó el coeficiente de asociación interespecífica de Cole basado en la prueba de significancia de χ^2 . Las 10 especies más importantes representaron 47,98 % del IVI. El coeficiente de asociación de Cole indicó que 17 pares de 45 se distribuyeron de forma dependiente a otra especie, mientras que el resto fue indiferente a la presencia de estos taxa. *Bursera simaruba*, especie con mayor IVI, se relacionó con tres especies, mientras que *M. brownei* (tercera posición de IVI) se relacionó con seis taxa. Se propone aplicar este procedimiento como una prueba estadística independiente pero complementaria a la $K_{12}(t)$ de Ripley, a fin de establecer criterios numéricos para la selección y análisis de datos espaciales.

Palabras clave: coeficiente de Cole, ecología espacial, índice de valor de importancia, $K_{12}(t)$ de Ripley, sinecología.

INTRODUCCIÓN

La asociación interespecífica es una característica numérica de la formación, evolución y estabilidad de las comunidades vegetales (Janson y Vegelius 1981, Chai *et al.* 2016). También representa la reacción de dirección al interior de la comunidad entre las especies, en donde las ocurrencias mutuas expresan interacciones positivas (atracción) o negativas (repulsión) con miembros de otra especie que suceden en espacios determinados y que se pueden determinar mediante métodos de muestreo (Bray 1956, Hurlbert 1969).

Diversos métodos objetivos y cuantitativos se han desarrollado para determinar el grado de ocurrencia mutua entre especies, basados en el reconocimiento de tres niveles espaciales de relaciones bióticas: geográfico, comunal e interespecífico (Bray 1956). Los coeficientes de asociación son instrumentos importantes en el análisis de datos de diferentes aspectos ambientales relacionados a la interacción espacial entre organismos (Whittaker 1975, Su *et al.* 2015, Liu *et al.* 2017). Las medidas de semejanza tratan de evaluar el grado de interacción entre dos especies en una misma localidad bajo criterios de coexistencia (Hurlbert 1969, Janson y Vegelius 1981). La medida de asociación basada en datos presencia y ausencia de especies sacrifica información asociada a la abundancia, debido a que generalmente se analizan atributos ecológicos en forma independiente, como lo son la cobertura, densidad, biomasa o talla (Hurlbert 1969).

La prueba de Chi-cuadrada (χ^2) se ha utilizado como una medida de asociación interespecífica, ya que considera la dependencia de las frecuencias entre individuos que se comparan dentro de la muestra de una misma población (Hurlbert 1969). La hipótesis nula de distribución independiente de datos de especies se comprueba con una prueba de Chi-cuadrada de una tabla de contingencia 2 x 2, y los índices de asociación muestran la fuerza de las hipótesis alternativas acerca de que las especies coexisten más o menos frecuentemente de lo esperado (Cole 1949, MacKenzie *et al.* 2017).

La comprensión de las relaciones de asociación interespecífica entre especies arbóreas podría ayudar a revelar mecanismos de reemplazo en el proceso de desarrollo de las comunidades vegetales, base fundamental de la gestión forestal (Jiménez-Pérez *et al.* 2009, Chai *et al.* 2016); además de que promueve información sobre modelos de recuperación de vegetación (Jiménez-Pérez *et al.* 2009, Huang *et al.* 2017, Liu *et al.* 2017). La medición de asociaciones interespecíficas aporta a su vez ideas sobre interacciones y relaciones ecológicas entre especies y la dinámica de las poblaciones (Cole 1949, Liu *et al.* 2017). Los coeficientes de asociación interespecífica de especies arbóreas (como los índices de Jaccard, Sorensen y Ochai) han sido empleados en estudios de vegetación desde inicios del siglo XX para describir la semejanza entre comunidades y la asociación entre especies dentro de una

comunidad (Shaukat *et al.* 2014, Chai *et al.* 2016, Liu *et al.* 2017), y aun cuando el coeficiente de Cole es un método espacial pionero, sencillo y estadísticamente robusto, se ha utilizado en un número considerable de investigaciones, pero la mayoría de ellas se han desarrollado en el continente asiático y en bosques templados (Chai *et al.* 2016, Huang *et al.* 2017).

El objetivo del presente estudio consiste en analizar la asociación entre las principales especies arbóreas que componen la selva mediana subperennifolia en el ejido Gustavo Díaz Ordaz, México, bajo el supuesto de que los diez taxa más importantes descritos de acuerdo con el índice de valor de importancia se distribuyen de forma independiente dentro de la comunidad, por lo que no presentan ningún tipo de asociación interespecífica.

MÉTODOS

Área de estudio. El ejido Gustavo Díaz Ordaz se ubica en el municipio de Calakmul, en el estado de Campeche, México, desde 89° 09' 30" a 89° 13' 08" longitud Oeste y desde 18° 26' 10" a 18° 27' 10" latitud Norte. El clima en la zona es cálido subhúmedo con lluvias en verano, con temperatura media anual que oscila entre de los 24 y 26 °C (INEGI 2017) y una precipitación media anual de 1.076 mm (Martínez y Leal 2002). El sustrato es de tipo sedimentario, en tanto que los suelos predominantes en esta área corresponden a leptosoles y gleysoles (INEGI 2017). La vegetación pertenece a selva mediana subperennifolia (Miranda y Hernández-Xolocotzi 2014) con presencia frecuente de *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Caesalpinia gaudieri* Greenm., *Lisiloma latisiliquum* (L.) Benth., *Piscidia piscipula* (L.) Sarg., *Coccoloba cozumelensis* Hemsl., *Guettarda combsii* Urb., *Simarouba glauca* DC. y *Metopium brownei* Urb. (Rzedowski 2006).

Procedimiento de muestreo. Se realizó un muestreo distribuido de forma sistemática en una superficie de 500 ha, donde se establecieron 479 sitios de 250 m² de forma rectangular de 10 x 25 m, separados entre los centros de cada sitio a 50 m de sur a norte y 200 m de este a oeste (figura 1), con un área de muestreo de 11,975 ha. La medición de todos los individuos con diámetro normal (Dn) mayor o igual a 5 cm se midió con una cinta diamétrica. Los ejemplares fueron procesados y herborizados (Lot y Chiang 1986), para su posterior identificación taxonómica y resguardo en el Herbario Hortorio "CHAPA" del Colegio de Postgraduados Campus Montecillo. La nomenclatura botánica se homogenizó mediante la base de The International Plant Names Index (IPNI).

Importancia estructural. Se utilizó el índice de valor de importancia relativo (IVIr) para jerarquizar la dominancia estructural de los elementos arbóreos en la selva bajo estudio. El cálculo del IVIr se determinó mediante la ecuación 1 (Liu *et al.* 2017), expresado en porcentaje.

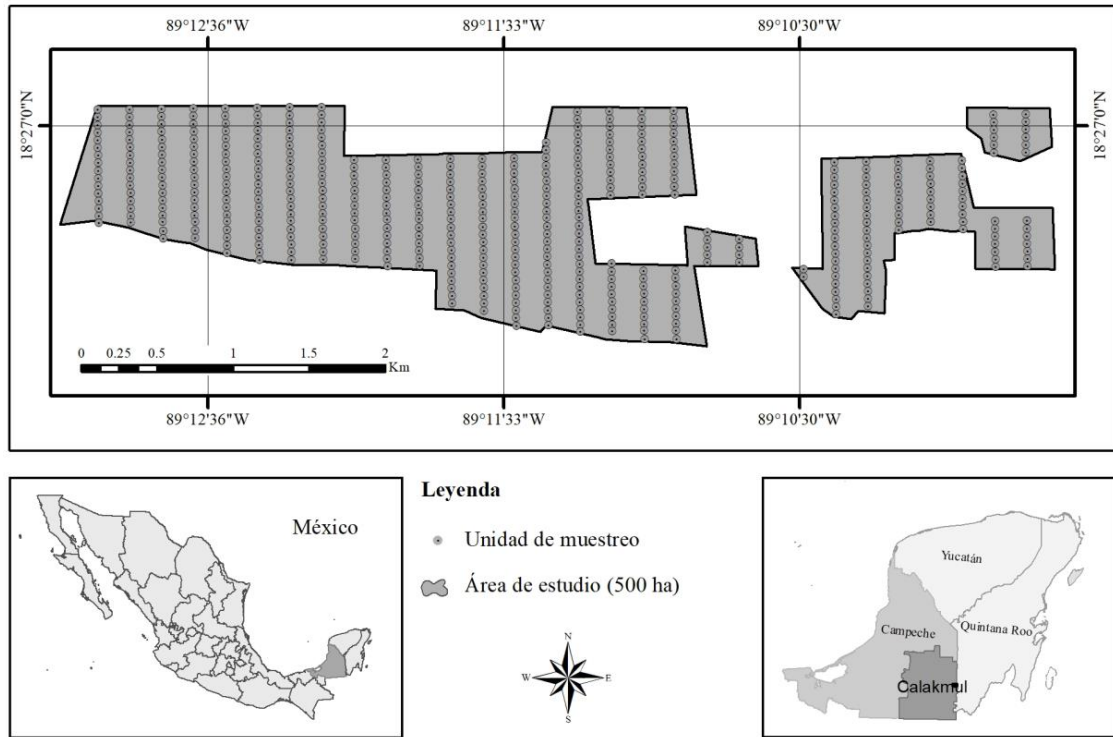


Figura 1. Ubicación geográfica y distribución de los sitios de muestreo en el ejido Gustavo Díaz Ordaz Calakmul, México.
 Geographical location and distribution of sampling sites in the ejido Gustavo Díaz Ordaz Calakmul, Mexico.

$$IVIr = (Dr + D_{0r} + Fr)/3 \quad [1]$$

Donde, IVIr = Índice de valor de importancia relativizado, Dr = Densidad relativa, D_{0r} : Dominancia relativa, Fr = Frecuencia relativa.

De acuerdo con (Chai *et al.* 2016), los parámetros que describen al IVIr se detallan en las siguientes fórmulas:

$$\text{Densidad } (D_i) = \frac{\sum \text{número de individuos de la especie } i}{\text{área muestreada}} \quad [2]$$

$$\text{Densidad relativa } (Dr) = \frac{\text{densidad de la especie } i (D_i)}{\text{densidad de todas las especies } (\sum D_i)} \times 100 \quad [3]$$

$$\text{Área basal del individuo de la especie } i (AB_i) = (\pi/4) \times Dn^2 \quad [4]$$

$$\text{Dominancia } (D_{0i}) = \sum AB_i / \text{área muestreada} \quad [5]$$

$$\text{Dominancia relativa } (D_{0r}) = \frac{\text{dominancia de la especie } i (D_{0i})}{\sum \text{de la dominancia de todas las especies } (\sum D_{0i})} \times 100 \quad [6]$$

$$\text{Frecuencia } (F_i) = \frac{\text{número de sitios donde se reporta la especie } i}{\text{número total de sitios}} \quad [7]$$

$$\text{Frecuencia relativa: frecuencia de la especie } i (F_i) / \sum \text{de las frecuencias por especie } (\sum F_i) \quad [8]$$

Las especies se ordenaron jerárquicamente y en forma descendente de acuerdo con el valor del IVIr, y el análisis del coeficiente de asociación se concentró en las 10 primeras especies, mientras el resto se agruparon en la categoría “otras especies”.

Prueba de Chi-cuadrada. De las 10 primeras especies se determinaron 45 pares de combinaciones sin repetición para probar la distribución de la independencia de los datos mediante la prueba de Chi cuadrado corregida (χ^2) usando la fórmula de corrección de Yates; ecuación 9.

$$\chi^2 = \frac{N \left[(ad - bc) - \left(\frac{N}{2} \right) \right]^2}{(a + b)(c + d)(a + c)(b + d)} \quad [9]$$

Lo anterior a través de una tabla de contingencia 2 x 2 (cuadro 1) con un grado de libertad (Chai *et al.* 2016, Cole 1949, Hurlbert 1969), bajo la hipótesis nula de que la distribución de dos especies es independiente. De hecho, de acuerdo con Chai *et al.* (2016), esta prueba se considera por sí misma un coeficiente de asociación entre pares de especies.

El valor de χ^2 para cada uno de los 45 pares de especies se comparó con el valor de χ^2 calculado a partir de la χ^2 de tablas. Cuando $\chi^2 < 3,841$ no existe asociación entre especies, cuando $3,841 \leq \chi^2 < 6,635$ existe cierta asociación

Cuadro 1. Tabla de contingencia para evaluar la asociación de especies con base en datos de presencia-ausencia.

Contingency table to evaluate the species association based on presence-absence data.

		Especie B		Σ
		Presencia	Ausencia	
Especie A	Presencia	a	b	a+b
	Ausencia	c	d	c+d
	Σ	a+c	b+d	N = a+b+c+d

entre especies; mientras si $\chi^2 \geq 6,635$ denota una asociación significativa entre especies (Whittaker 1975, Chai *et al.* 2016).

Con el objeto de medir el tipo de interacción entre especies se aplicó el coeficiente de asociación interespecífica (CA) y error estándar (σ_{CA}) propuesto por Cole (1949); en todos los pares donde se rechazó la hipótesis nula (Whittaker 1975, Sanjerehei y Rundel 2020). Las asociaciones se pueden presentar bajo tres condiciones (Rodríguez-Salazar 2000).

$$\text{Cuando } ad \geq bc \quad CA = \frac{ad - bc}{(a+b)(b+d)} \quad \sigma_{CA} = \sqrt{\frac{(a+b)(c+d)}{N(a+b)(b+d)}} \quad [10]$$

$$\text{Cuando } ab < bc \text{ y } a \leq d \quad CA = \frac{ad - bc}{(a+b)(a+c)} \quad \sigma_{CA} = \sqrt{\frac{(b+d)(c+d)}{N(a+b)(a+c)}} \quad [11]$$

$$\text{Cuando } ad < bc \text{ y } a > d \quad CA = \frac{ad - bc}{(b+d)(c+d)} \quad \sigma_{CA} = \sqrt{\frac{(a+b)(a+c)}{N(b+d)(c+d)}} \quad [12]$$

El índice de CA asume valores desde 1 para asociaciones positivo completo ($b = 0, c = 0$) hasta -1 para asociaciones negativo completo ($a = 0, d = 0$). Si CA es igual a cero entonces no hay asociación (Chai *et al.* 2016).

RESULTADOS

Riqueza y composición. Se registraron 85 especies arbóreas, 32 familias y 36 géneros. Las familias con mayor riqueza fueron Fabaceae (23,5 %), Sapotaceae (7,1 %), Moraceae (5,9 %) y Malvaceae (5,9 %), mientras que las 28 familias restantes acumulan 57,6 % de total de especies. Los géneros más representativos fueron *Lonchocarpus* (3,5 %), *Pouteria* (3,5 %), *Nectandra*, *Caesalpinia* y *Trichilia* (2,3 % cada una, respectivamente). En total se censaron 16.751 árboles, una densidad de 1.398,75 individuos ha^{-1} , que aportan una dominancia en área basal de 20,20 $m^2 ha^{-1}$ (AB).

Importancia estructural. La acumulación de los valores del IVIr en 10 especies es de 47,98 %. Las cinco especies con mayor importancia estructural en el ejido Gustavo Díaz Ordaz fueron: *B. simaruba* (Burseraceae), *Croton reflexifolius* (Euphorbiaceae), *Metopium brownei* (Anacardiaceae), *Licaria campechiana* (Lauraceae) y *Lonchocarpus xuul* (Fabaceae) (cuadro 2).

Una alta proporción de especies aporta menos de un punto porcentual al IVIr, esto implica una selva de especies raras, muy diversa, pero con poca abundancia por especie; esto es, una baja equitatividad.

Pruebas de asociación de especies. La prueba de χ^2 mostró que, entre las poblaciones de árboles dominantes, 17 pares (37,7 %) tuvieron independencia en la distribución de los datos (figura 2). Las asociaciones fueron positivas, y entre los pares con el mayor valor de χ^2 destacan: *B. simaruba* y *L. campechiana* ($\chi^2 = 42,80; 0,00 < P < 0,05$); *Croton reflexifolius* y *Lonchocarpus xuul* ($\chi^2 = 25,26; 0,00 < P < 0,05$); y *Lonchocarpus castilloi* y *Lonchocarpus xuul* ($\chi^2 = 22,5; 0,00 < P < 0,05$). En general, las asociaciones significativas entre las poblaciones de árboles dominantes fueron significativas ($0,00 < P < 0,05$), mientras que el 35 % de los pares presentaron asociaciones débiles entre especies.

Medidas de asociación entre especies. El coeficiente de asociación interespecífica de Cole mostró que, entre las poblaciones de árboles dominantes, 11 pares (64,7 %) mostraron asociación positiva y seis pares (35,3 %) tuvieron asociaciones negativas (figura 3). *M. brownei* se relaciona con seis especies (positiva y negativa). Las asociaciones positivas ($0,15 \leq AC \leq 1$) fueron *B. simaruba* con *L. campechiana*; *L. xuul* con *L. castilloi*; *M. brownei* con *C. cozumelensis* y *L. xuul* con *C. reflexifolius*. Las asociaciones negativas ($-1 \leq AC \leq -0,15$) fueron *M. brownei* con *L. castilloi*; *M. brownei* con *S. mombin* y *C. cozumelensis* con *S. mombin*.

DISCUSIÓN

La riqueza arbórea de la selva mediana subperennifolia del ejido Gustavo Díaz Ordaz (85 especies) es mayor a lo consignado por Zamora-Crescencio *et al.* (2016) y Báez-Vargas *et al.* (2017) en Campeche (con 62 y 65 especies, respectivamente), así como por Carreón-Santos y Valdez-Hernández (2014) en Quintana Roo (54 taxa), con riqueza semejante al ejido Bacalar (86 taxa) (Tadeo-Noble *et al.* 2019) pero menor a los hallazgos reportados por el mismo autor en el ejido Noh Bec (106 especies) en la parte centro del estado de Quintana Roo. Las familias (Fabaceae, Sapotaceae, Moraceae y Malvaceae) y géneros (*Lonchocarpus*, *Pouteria*, *Nectandra*, *Caesalpinia* y *Trichilia*) con la mayor riqueza, así como los taxa arbóreos más abundantes son característicos de la selva mediana subperennifolia de la Península de Yucatán (Martínez y Leal 2002, Zamora-Crescencio *et al.* 2016, Gutiérrez-Báez *et al.* 2017).

Cuadro 2. Índices de valor de importancia de las especies arbóreas del ejido Gustavo Díaz Ordaz.
 Importance value indexes of tree species of the ejido Gustavo Díaz Ordaz.

Especie	Familia	D	Do	F	DR	DoR	Fr	IVIr
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Burseraceae	163,84	3,88	370	11,71	19,23	6,35	12,43
<i>Croton reflexifolius</i> Kunth	Euphorbiaceae	126,93	0,74	301	9,07	3,65	5,17	5,96
<i>Metopium brownei</i> (Jacq.) Urb.	Anacardiaceae	75,41	0,97	270	5,39	4,80	4,63	4,94
<i>Licaria campechiana</i> (Standl.) Kosterm.	Lauraceae	88,18	0,56	317	6,30	2,76	5,44	4,84
<i>Lonchocarpus xuul</i> Lundell	Fabaceae	73,32	0,47	206	5,24	2,33	3,54	3,70
<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni	Sapotaceae	50,44	0,70	231	3,61	3,48	3,96	3,68
<i>Spondias mombin</i> L.	Anacardiaceae	30,40	0,99	143	2,17	4,88	2,45	3,17
<i>Lonchocarpus castilloi</i> Standl.	Fabaceae	27,39	1,03	136	1,96	5,08	2,33	3,13
<i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eyma	Sapotaceae	45,59	0,53	201	3,26	2,65	3,45	3,12
<i>Coccoloba cozumelensis</i> Hemsl.	Polygonaceae	45,85	0,51	188	3,28	2,53	3,23	3,01
Subtotal (10)	9	727,35	10,38	—	52	51,4	40,55	47,98
Otras especies (75)	23	671,40	9,82	—	48	48,6	59,45	52,02
Total	32	1.398,75	20,20	479	100	100	100	100

D: densidad (árboles ha⁻¹); Do: área basal (m² ha⁻¹); F: frecuencia; Dr: densidad relativa (%); DoR: dominancia relativa (%); Fr: frecuencia relativa; IVIr: índice de valor de importancia relativo (%).

D: density (tree ha⁻¹), AB: basal area (m² ha⁻¹), F: frequency, Dr: relative density (%), DoR: relative dominance (%), Fr: relative frequency, IVIr: average importance value index (%).

BS	1,29	1,55	3,19	42,80	0,12	5,64	21,01	0,12	0,58
0,26	CC	17,32	0,03	2,20	3,76	21,31	0,38	2,75	11,34
0,21	0,00	CR	5,01	0,50	25,26	2,41	0,06	4,50	3,79
0,07	0,87	0,03	LA	0,32	22,50	14,24	0,31	0,02	0,68
0,00	0,14	0,48	0,57	LC	1,78	5,64	15,50	3,56	1,21
0,73	0,05	0,00	0,00	0,18	LX	8,95	0,27	4,33	3,10
0,02	0,00	0,12	0,00	0,02	0,00	MB	1,60	0,69	10,82
0,00	0,54	0,81	0,58	0,00	0,61	0,21	PC	4,52	1,40
0,73	0,10	0,03	0,90	0,06	0,04	0,41	0,03	PR	0,21
0,44	0,00	0,05	0,41	0,27	0,08	0,00	0,24	0,65	SM

Figura 2. Semimatriz de la prueba de asociación de χ^2 entre especies de árboles dominantes en selva mediana subperennifolia de Calakmul, México. Diagonal abajo: *P*-valor. BS: *B. simaruba*, CC: *C. cozumelensis*, CR: *C. reflexifolius*, LA: *L. castilloi*, LC: *L. campechiana*, LX: *L. xuul*, MB: *M. brownei*, PC: *P. campechiana*, PR: *P. reticulata*, SM: *S. mombin*.

Semi-matrix of the χ^2 -association test between dominant tree species in the semi-ever green forest of Calakmul, Mexico. Diagonal below: *P*-value. BS: *B. simaruba*, CC: *C. cozumelensis*, CR: *C. reflexifolius*, LA: *L. castilloi*, LC: *L. campechiana*, LX: *L. xuul*, MB: *M. brownei*, PC: *P. campechiana*, PR: *P. reticulata*, SM: *S. mombin*.

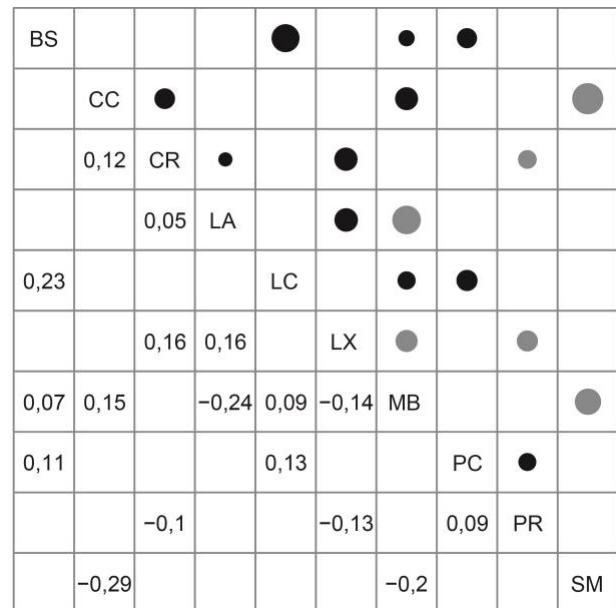


Figura 3. Semigram de correlación del coeficiente de asociación interespecifica. Diagonal abajo: valor CAI. BS: *B. simaruba*, CC: *C. cozumelensis*, CR: *C. reflexifolius*, LA: *L. castilloi*, LC: *L. campechiana*, LX: *L. xuul*, MB: *M. brownei*, PC: *P. campechiana*, PR: *P. reticulata*, SM: *S. mombin*.

Semi-gram of correlation of the interspecific association coefficient. Diagonal below: CAI value. BS: *B. simaruba*, CC: *C. cozumelensis*, CR: *C. reflexifolius*, LA: *L. castilloi*, LC: *L. campechiana*, LX: *L. xuul*, MB: *M. brownei*, PC: *P. campechiana*, PR: *P. reticulata*, SM: *S. mombin*.

De acuerdo con Martínez y Leal (2002), la vegetación del ejido Gustavo Díaz Ordaz representa una asociación de comunidades secundarias de selva, lo que explica la dominancia estructural de aquellas especies con mayor IVI, ya que como lo señalan Tadeo-Noble *et al.* (2019) y Sánchez-Gutiérrez *et al.* (2019), este grupo de especies son consideradas pioneras tardías altamente competitivas, derivadas de procesos históricos naturales y de manejo humano que repercuten en su abundancia actual. La especie más dominante fue *B. simaruba* (IVI = 12,43 %), semejante a lo encontrado por Tadeo-Noble *et al.* (2019) en Bacalar, Q. Roo (IVI = 16,6 %), pero mayor a lo que reportan Zamora-Crescencio *et al.* (2016) en Campeche (IVI = 5,7 %) y Carreón-Santos y Valdez-Hernández (2014) en la porción centro del estado de Quintana Roo (9,83 %). Por el contrario, *Bursera simaruba*, *Metopium brownei*, *Coccoloba spicata*, *Dendropanax arboreus*, *Pseudobombax ellipticum* y *Swietenia macrophylla* son especies serales tempranas de vida larga, típicas de selvas perturbadas (Gutiérrez-Granados *et al.* 2011, Carreón y Valdez 2014, Dzib *et al.* 2014).

Contrario a la hipótesis planteada, la relación entre especies descrita mediante la χ^2 y el coeficiente de asociación interespecífico basado en el IVI presenta una alta proporción de pares con significancia ($P < 0,05$), que coinciden con los estudios realizados en Hongchun Gully, China, donde se registraron asociaciones positivas en mayor proporción que las interrelaciones negativas (Huang *et al.* 2017). De acuerdo con los criterios de Su *et al.* (2015) y Chai *et al.* (2016), las asociaciones interespecíficas positivas y negativas encontradas entre las especies de la selva de Calakmul son débiles.

Los pares de especies que muestran asociaciones positivas se distribuyen dentro de una amplia sobreposición de nichos con recursos semejantes, comportamiento asociado a requerimientos ambientales similares y al desarrollo paralelo de mecanismos de coexistencia, tales como facilitación y modificación de nichos (Chai *et al.* 2016, Huang *et al.* 2017, Liu *et al.* 2017). Por el contrario, las asociaciones negativas denotan que las plantas tienen hábitats y requerimiento de recursos diferentes (Su *et al.* 2015), condición generalmente dada por condiciones específicas de micrositio y capacidad de supervivencia diferencial entre especies (preferencia específica). No obstante, no se descarta densodependencia como una expresión de la intensa competencia interespecífica, debido a que a medida que la frecuencia relativa es menor la presencia de relaciones interespecíficas se disipa en el conjunto de especies que coexisten y su presencia no está ligada a otra especie.

Si bien la función $K_{12}(t)$ de Ripley también calcula de una forma estadísticamente robusta las asociaciones espaciales interespecíficas entre plantas (Perry *et al.* 2006, Sanjerehei y Rundel 2020), no estima ni detecta dentro de un conjunto de datos (mayor a dos organismos) a los diferentes pares de especies que mantienen interacciones positivas o negativas. Debido a ello, la novedosa propuesta que presenta este manuscrito, retomada de los planteamientos

de Cole (Cole 1949), debe ser considerada como un procedimiento previo e independiente, pero complementario, a la $K_{12}(t)$ de Ripley, con el objeto de seleccionar con criterio numérico a los taxa que podrían ser sometidos a análisis bivariantes *a posteriori*, y describir así con mayor precisión la distribución espacial de estos. Cabe mencionar que elegir una ruta de análisis diferente, como es la selección *a priori* del conjunto de especies, podría disminuir la objetividad e incrementar el sesgo, generando con ello interpretaciones ecológicas erróneas derivadas de interacciones biológicas “forzadas” (Sanjerehei y Rundel 2020). En consecuencia, aplicar la metodología propuesta robustece los análisis de ecología espacial en especies arbóreas tropicales.

CONCLUSIONES

La información sinecológica obtenida mediante el índice de valor de importancia ayuda a definir el tipo de asociación vegetal del área de estudio como una selva mediana subperennifolia con predominio de *B. simaruba*-*C. reflexifolius*-*M. brownei*, que prescribe una asociación interespecífica. El análisis de las relaciones entre las especies a través del coeficiente de asociación interespecífica del Cole contribuye a la explicación de los patrones de distribución espacial, precisando numéricamente la intensidad de la asociación entre especies. Por lo tanto, se propone que esta metodología debería ser empleada como una prueba previa, independiente pero complementaria, a la aplicación de la $K_{12}(t)$ de Ripley, debido a que proporciona una base estadística para la selección “no artificial” de los taxa bajo análisis.

AGRADECIMIENTOS

Al despacho consultor Sickingia S. C., por el apoyo en el registro de datos en campo. Al personal de campo del ejido Gustavo Díaz Ordaz, Campeche.

REFERENCIAS

- Báez-Vargas AM, L Esparza-Olguín, E Martínez-Romero, S Ochoa-Gaona, N Ramírez-Marcial, NA González-Valdivia. 2017. Efecto del manejo sobre la diversidad de árboles en vegetación secundaria en la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche, México. *Revista de Biología Tropical* 65(1): 41-53. DOI: <https://doi.org/10.15517/rbt.v65i1.20806>
- Bray JR. 1956. A Study of Mutual Occurrence of Plant Species. *Ecology* 37(1): 21-28. DOI: <https://doi.org/10.2307/1929665>
- Carreón-Santos RJ, JI Valdez-Hernández. 2014. Estructura y diversidad arbórea de vegetación secundaria derivada de una selva mediana subperennifolia en Quintana Roo. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 20(1): 119-130. DOI: <http://dx.doi.org/10.5154/r.rchscfa.2013.06.023>
- Chai Z, C Sun, D Wang, W Liu. 2016. Interspecific associations of dominant tree populations in a virgin old-growth oak

- forest in the Qinling Mountains, China. *Botanical studies* 57(1): 23. DOI: <https://doi.org/10.1186/s40529-016-0139-5>
- Cole LC. 1949. The measurement of Interspecific association. *Ecology* 30(4): 411-424. DOI: <https://doi.org/10.2307/1932444>
- Gutiérrez-Báez C, WJ Folan, L Folan, S Gallegos, P Zamora-Crescencio. 2017. Estructura y composición florística de la selva mediana subcaducifolia de Imi, Campeche, México. *Foresta Veracruzana* 19(1): 1-8. DOI: <http://dx.doi.org/10.18387/polibotanica.43.3>
- Huang YY, H Han, C Tang, SJ Liu. 2017. Plant community composition and interspecific relationships among dominant species on a post-seismic landslide in Hongchun Gully, China. *Journal of Mountain Science* 14(10): 1985-1994. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11629-017-4382-3>
- Hurlbert SH. 1969. A Coefficient of Interspecific Association. *Ecology* 50(1): 1-9. DOI: <https://doi.org/10.2307/1934657>
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía, MX). 2017. Anuario estadístico y geográfico de Campeche 2017. Aguascalientes, México. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. 399 p.
- Janson S, J Vegelius. 1981. Measures of ecological association. *Oecologia* 49(3): 371-376. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00347601> <https://doi.org/10.1007/BF00347601>
- Jiménez-Pérez J, E Alanís-Rodríguez, Ó Aguirre-Calderón, M Pando-Moreno, M González-Tagle. 2009. Análisis sobre el efecto del uso del suelo en la diversidad estructural del matorral espinoso tamaulipeco. *Madera y Bosques* 15(3): 5-20. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2009.1531183>
- Liu L, X Wang, Q Wen, Q Jia, Q Liu. 2017. Interspecific associations of plant populations in rare earth mining wasteland in southern China. *International Biodeterioration & Biodegradation* 118: 82-88. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2017.01.011>
- Lot A, F Chiang. 1986. Manual de herbario: administración y manejo de colecciones, técnicas de recolección y preparación de ejemplares botánicos. Distrito Federal, México. Consejo Nacional de la Flora de México. 142 p.
- MacKenzie DI, JD Nichols, JA Royle, KH Pollock, L Bailey, JE Hines. 2017. Occupancy estimation and modeling: inferring patterns and dynamics of species occurrence. Londres, Reino Unido. Elsevier. 648 p.
- Martínez E, CG Leal. 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: clasificación, descripción y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 71: 7-32. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsoci.1660>
- Miranda FP, E Hernández-Xolocotzi. 2014. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Edición conmemorativa 1963-2013/Faustino Miranda y Efraím Hernández-X. México DF, México. FCE, CONABIO, SBM. 214 p.
- Perry GL, BP Miller, NJ Enright. 2006. A comparison of methods for the statistical analysis of spatial point patterns in plant ecology. *Plant Ecology* 187(1): 59-82. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9133-4>
- Rodríguez-Salazar ME. 2000. Coeficientes de asociación. Madrid, España. Plaza y Valdes. 168 p.
- Rzedowski J. 2006. Vegetación de México. México DF, México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 504 p.
- Sanjerehei MM, PW Rundel. 2020. A comparison of methods for detecting association between plant species. *Ecological Informatics* 55(101034): 1-8. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2019.101034>
- Shaukat SS, F Hussain, H Zafar, TA Rao, K Mahmood, A Raza. 2014. Species composition, spatial heterogeneity, interspecific association and diversity of an early successional plant community: A comparison of some species association indices. *International Journal of Biology Biotechnology* 11(4): 677-691.
- Su SJ, JF Liu, ZS He, SQ Zheng, W Hong, DW Xu. 2015. Ecological species groups and interspecific association of dominant tree species in Daiyun Mountain National Nature Reserve. *Journal of Mountain Science* 12(3): 637-646. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11629-013-2935-7>
- Tadeo-Noble AE, JI Valdez-Hernández, L Beltrán-Rodríguez, E García-Moya. 2019. Efecto del aprovechamiento forestal sobre la estructura y diversidad arbórea en selvas tropicales de Quintana Roo, México. *Bosque* 40(2): 129-140. DOI: <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-92002019000200129>
- Whittaker R. 1975. Communities and Ecosystems. New York, EUA. Macmillan Publishing. 162 p.
- Zamora-Crescencio P, C Gutiérrez-Báez, P Villegas, MR Domínguez-Carrasco, RC Barrientos-Medina. 2016. Composición y estructura del componente arbóreo de la vegetación secundaria en Campeche, México. *Foresta Veracruzana* 18(1): 17-24.

Recibido: 21/04/20
Aceptado: 08/06/20

