

MT

Manuales

Tesis

SEA

1
VOLUMEN



Métodos para medir la biodiversidad

Claudia E. Moreno



COOPERACION
IBEROAMERICANA

CYTED

CIENCIA Y TECNOLOGIA PARA EL DESARROLLO



S.E.A.

Sociedad
Entomológica
Aragonesa



M&T – Manuales y Tesis SEA, vol. 1.

Primera Edición: 2001

Título del volumen:

Métodos para medir la biodiversidad
Claudia E. Moreno

ISSN (colección): 1576 – 9526

ISBN (volumen): 84 – 922495 – 2 – 8

Depósito Legal: Z– 2655 – 2000

Edita:

CYTED

Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo.

ORCYT - UNESCO

Oficina Regional de Ciencia y Tecnología para América Latina y el Caribe, UNESCO.

Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA)

Avda. Radio Juventud, 37

50012 Zaragoza (España)

<http://entomologia.rediris.es/sea>

Director de la colección: Antonio Melic

Imprime:

GORFI, S.A.

Menéndez Pelayo, 4

50009 Zaragoza (España)

Portada, diseño y maqueta: A. Melic

Forma sugerida de citación de la obra:

Moreno, C. E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza, 84 pp.

© Claudia E. Moreno (por la obra)

© CYTED, ORCYT/UNESCO & SEA (por la presente edición)

Queda prohibida la reproducción total o parcial del presente volumen, o de cualquiera de sus partes, por cualquier medio, sin el previo y expreso consentimiento por escrito de la autora y los editores.



Métodos para medir la biodiversidad

Claudia E. Moreno





Métodos para medir la biodiversidad

Claudia E. Moreno

Centro de Investigaciones Biológicas,
Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo,
Apartado Postal 69 Plaza Juárez,
Pachuca, Hidalgo, 42001, M É X I C O.
Correo electrónico: cmoreno@uaeh.reduaeh.mx

M & T SEA

La Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA) edita actualmente seis publicaciones con carácter periódico o irregular, cada una de las cuales pretende cubrir un determinado espectro de intereses y necesidades relacionados con la Entomología en castellano (o, ahora que nos autoriza el Diccionario de la Lengua, en ‘español’). *Zapateri* asume el papel clásico de revista científica de carácter anual tradicional en todo tipo de asociaciones e instituciones científicas. El *Boletín de la SEA*, ajeno a fórmulas, usos y protocolos importados, es un eficaz vehículo de comunicación, difusión y divulgación de información entomológica de todo tipo y, por lo que se ve, muy bien valorado por el colectivo hispanohablante, especialmente en sus volúmenes monográficos y versión electrónica. El *Catalogus en la entomofauna aragonesa* constituye nuestra única concesión a lo local, recopilando –a pesar de las dudas que en su día rodearon al proyecto en el seno de la propia SEA– un inventario exhaustivo de la diversidad entomológica de Aragón. Monografías SEA, nuestra cuarta cabecera, consiste en trabajos monográficos extensos de carácter científicos y ámbito restringido a la península Ibérica. Monografías Tercer Milenio –o M3M– es un proyecto reciente (2000), a través del cual se pretenden editar monografías seleccionadas de alcance internacional. Por último, también en el 2000, se han editado los primeros dos volúmenes de la Revista Ibérica de Aracnología a cargo del grupo de trabajo GIA, especializado en Arachnida.

Ahora, con este volumen, presentamos la colección M&T SEA y es lícito preguntar: ¿Para qué una nueva publicación?

El déficit de publicaciones científicas y, especialmente, entomológicas, en nuestro idioma es preocupante. Resulta extraño que en los albores del tercer milenio, cuando la tecnología está ofreciendo soluciones ‘para todo’ y se acepta –al menos, en parte– la necesidad de que los científicos conecten con la sociedad civil, las instituciones y estados hispanohablantes están jugando un paradójico –e inexplicable– papel de guardianes de la exclusividad de la Ciencia en idiomas foráneos. Sin duda, actualmente el idioma ‘científico’ más extendido es el inglés. *OK, No problem*. Pero: ¿es necesario llevar las cosas tan lejos como satanizar a las revistas en español? ¿Es que 350 millones de personas deben de renunciar a su legítimo derecho de expresarse, comunicar y aprender en la propia lengua? ¿Es que la ciencia no es cultura?

Pero éste no es nuestro único déficit. La ciencia especializada no encuentra caminos para llegar a la sociedad con facilidad a pesar de que, de nuevo, estos son los tiempos de la ‘comunicación global’. Quizás es que debemos aprender a divulgar, actitud que posiblemente fue mucho más practicada en el siglo XIX que en el XXI (al menos en sus comienzos). La ‘carrera por la excelencia’ tiene un coste de oportunidad en términos de pérdida neta de posibilidades de divulgación. De nuevo, por desgracia, nuestros gestores están lejos de ser sensibles ante este problema. El precio, como ocurre con el propio ‘coste de oportunidad’ de la mismísima biodiversidad, lo pagarán las próximas generaciones.

Estos conflictos –a los que podemos tildar de clásicos– forman parte del pensamiento y filosofía editorial de la SEA. De ahí nuestra inquietud por ofrecer, junto a las producciones científicas especializadas, fundamentales pero básicamente inaccesibles, otras de variopinta naturaleza que permitan la difusión de información sintética y accesible sobre tópicos especializados. Desde que asumí las responsabilidades editoriales de la Sociedad, se han publicado varios centenares de artículos y trabajos de carácter científico, en muchas ocasiones en otros idiomas, pero al tiempo, se han publicado también varios centenares de trabajos de síntesis, recopilatorios, divulgativos, de aprendizaje y formación, de debate y, en definitiva, asequibles para un estudiante, un investigador no especializado en el tema o incluso aficionados sin formación de alto nivel. La respuesta no se ha hecho esperar, porque realmente no existen especialistas en ‘Entomología’. Nuestra disciplina es tan vasta que resultaría una aberración natural semejante capacidad de entendimiento y síntesis.

Esta línea de actuación es la que justifica la decisión de abrir una nueva serie de monografías. M & T es –o será, cuando sumemos un nuevo guarismo y podamos hablar al menos en un modesto plural– una serie de trabajos de contenido y temática diversa, abierta a todo tipo de planteamientos disciplinares y metodológicos, con dos objetivos muy claros recogidos en su propio título: M de manuales, es decir, de herramientas y recursos que permitan profundizar de forma rigurosa, pero razonablemente accesible, en temas, ideas y métodos aplicables en nuestra disciplina (¡aunque sean propios de otras!). Nunca hemos sido partidarios de fijar fronteras, sino más bien de transgredirlas. Para eso están en realidad.

La T responde a la inicial de ‘Tesis’, una fuente de información útil y, sin embargo, poco utilizada, que con demasiada frecuencia queda dispersa y ajena a los circuitos de información. En un tiempo en que la información biológica de carácter ‘básico’ está aumentando su valor como elemento necesario en la toma de decisiones de carácter conservacionista, una parte significativa de este esfuerzo duerme el sueño de los justos y no encuentra salida. Ciertamente es que, en ocasiones, tal vez sea preferible; pero sin duda, no lo es siempre, pues un buen número de trabajos de investigación son lo suficientemente importantes como para que su publicación no dependa de los impredecibles vaivenes profesionales de sus autores.

El Manual de métodos para medir la Biodiversidad es un buen ejemplo para ilustrar una parte de nuestros objetivos (los de la ‘M’). Se trata de un obra breve en la que se recopila un conjunto de herramientas básicas dispersas en múltiples referencias bibliográficas. Una suerte de ‘Guía Taxonómica de métodos’ que probablemente resultará insuficiente al especialista en la materia, pero que permitirá una solución rápida y fácil a cuantos se encuentren ante la necesidad de realizar estimaciones o mediciones de la biodiversidad. La obra, como las ‘guías’ en cuestión, más que soluciones definitivas ofrece una panorámica, un catálogo de herramientas a ponderar y entre las cuales elegir. He ahí su utilidad y, como transfondo, un ejemplo de las intenciones de estos manuales.

Como valor añadido, es preciso comentar que no podemos comparar con otras obras similares en español, pues no existen y, por tanto, modestamente, nos congratula ayudar a reducir algunos de esos déficits históricos a que antes nos aludíamos.

Como especie biológica, terminamos dejando constancia de nuestra intención de supervivencia, esto es, de continuidad. En estos momentos, tres trabajos se encuentran en diferente fase de revisión o en pre-edición e irán viendo la luz en fechas próximas. O eso esperamos.

Antonio Melic
Director de publicaciones SEA
Sociedad Entomológica Aragonesa

PRÓLOGO

Cualquier estrategia de protección del medio natural debe asegurar la salvaguardia de la biodiversidad. El conjunto de los seres vivos que habita un país constituye un patrimonio insustituible porque cada especie, e incluso cada población, alberga en su genoma la información de millones de años de adaptaciones evolutivas. Los beneficios actuales que la función de estas especies nos proporcionan son relativamente desconocidos, así como lo son las insospechadas potencialidades futuras de esta colosal fuente de información. Ahora sabemos que poblaciones y especies enteras están desapareciendo debido a la perturbación ejercida sobre el medio por las actividades humanas y ese es quizás el mayor reto ambiental al que ha de enfrentarse la humanidad durante los próximos años. Ante el riesgo evidente de pérdida de diversidad biológica que las actividades humanas están produciendo, el propósito esencial de las reservas naturales ha de ser la protección de la biodiversidad. Sin embargo, tanto para decidir donde debemos situar nuestras reservas como para vigilar su estado de salud, es necesario que poseamos herramientas fiables capaces de medir su variación en el espacio y en el tiempo. Esta obra describe, sin ánimo de ser exhaustiva, algunos de los principales índices utilizados para la medición de diversos atributos relacionados con la diversidad biológica. El lector interesado que desee profundizar en esta materia puede consultar los excelentes textos de Magurran (1988), Colwell y Coddington (1994) o Legendre y Legendre (1998), para bucear allí en la abundante literatura sobre el tema, descifrar la enmarañada red de índices propuestos, examinar los estudios que comparan su fiabilidad y elegir, no sin cierta subjetividad en ocasiones, el que considere más apropiado para sus intereses. Si existen ya trabajos que describen estos índices ¿para qué entonces una nueva revisión? Qué yo conozca, ésta es la primera obra escrita en español que aborda con afán didáctico tan intrincado tema y ahí radica la utilidad principal de este manual. Espero y deseo que, dentro de la colección de textos que ahora se inaugura, puedan aparecer en lo sucesivo nuevas obras relacionadas con la apasionante problemática de la biodiversidad.

¿Por qué se ha descrito tanto índice? Aparte de otras consideraciones, la respuesta a esta cuestión debe relacionarse con la complejidad de lo que se pretende medir, pero también con el pueril intento de encontrar un patrón de medida de validez universal capaz de ofrecer estimas comparables de diversidad biológica. La mayoría de los índices que aquí se revisan han sido propuestos por ecólogos con el propósito de estimar la cantidad de especies existentes en una localidad a partir de información parcial, comparar biológicamente diferentes localidades o evaluar el reparto de recursos entre las distintas especies de lo que suele denominarse una *comunidad*. Generalmente, estas herramientas metodológicas eran y son utilizadas para el estudio de conjuntos de organismos similares (*taxocenosis*) colectados en una serie de localidades que difieren en alguna característica ambiental. Son índices cuyos valores sirven para comparar agrupaciones biológicas de distintas localidades o fases temporales. Además, en el caso de los índices de *diversidad* y los modelos para explicar la distribución del número de especies en clases de abundancias, la utilización de estas medidas se hace dentro de un contexto funcional. Es decir, se supone que la diversidad o el reparto de los individuos entre las especies es consecuencia, bien de las interacciones ecológicas entre ellos, bien de las relaciones entre estos y su medio ambiente. De este modo, los *procesos* producen *patrones* y de la observación de estos últimos pueden derivarse los primeros.

El término biodiversidad se acuñó a finales de los 80 y significa diversidad o variedad biológica. La diversidad biológica actual es el resultado de un complejo e irreplicable proceso evolutivo que trasciende el marco de estudio general de la Ecología. Esa es la diferencia fundamental entre *diversidad* y *biodiversidad*, entre patrones que son consecuencia de la actuación prioritaria de factores ecológicos y patrones generados por procesos altamente impredecibles, entre patrones y procesos que actúan y se detectan a una escala espacial local o regional y aquellos otros que se manifiestan, eminentemente, a una escala geográfica. El estudio de la *diversidad* ha proporcionado una serie de herramientas de medida cuya utilidad en el análisis de la *biodiversidad* es incuestionable, pero la medición de la *biodiversidad* es una tarea que posee una problemática propia y necesita herramientas nuevas capaces de medir la variación de atributos biológicos a una escala espacial en la cual las interacciones ecológicas relacionadas con la diversidad tienen poca relevancia. La ciencia de la Biogeografía tiene mucho que aportar en este campo pero, probablemente, el estudio de la biodiversidad requiere una aproximación flexible capaz de enlazar y combinar los puntos de vista y los conocimientos de disciplinas a menudo separadas como la Sistemática, la Biogeografía y la Ecología. Se trata, probablemente, de uno de los mayores retos científicos por conseguir.

¿Qué medir? ¿Cómo medir? La empresa es tan descomunal que parece inalcanzable. La biodiversidad es un concepto impreciso y equívoco para cuyo cálculo no existe unidad de medida universal ni puede considerarse un único atributo. De modo que no existe un modo inconfundible de definir el lugar con mayor biodiversidad. Desde los ecosistemas a las poblaciones y los genes, los niveles de organización de la vida son heterogéneos y están incluidos unos en otros. Si fuéramos capaces de discriminar los distintos ecosistemas o comunidades de un territorio (la cuestión no es fácil y los conceptos de ecosistema o comunidad controvertidos), cada una de estas unidades estaría compuesta por individuos de una o varias poblaciones pertenecientes a distintas especies, individuos que estarían conectados entre sí por una serie de relaciones económicas. Ahora bien, una misma especie puede poseer poblaciones en distintos ecosistemas o comunidades y el mismo rol económico puede ser ejercido por especies distintas en dos ecosistemas o comunidades considerados semejantes. Por ello, definir unidades bióticas por encima del nivel de especie y diseñar un plan de protección de la diversidad biológica basándonos exclusivamente en su presencia puede ser una aproximación preliminar rápida, pero una estrategia poco fiable.

La mayoría de los biólogos hablamos de especies. Agrupamos los distintos individuos animales y vegetales que encontramos en la naturaleza en tipos o especies que, generalmente, comparten unas adaptaciones fisiológicas y ecológicas y, lo que es más importante, unos mecanismos de reconocimiento sexual que impiden la hibridación entre ellas. Como los biólogos hemos almacenado la mayoría de nuestra información sobre la variedad de la vida utilizando uno u otro concepto de especie, parece razonable utilizar las especies como unidad básica de medida de la biodiversidad. Si así lo hacemos, los problemas para definir, por ejemplo, una red de reservas que la proteja son extraordinarios. Hemos descrito, tal vez, una décima parte de las especies que tenemos en el planeta, pero se trata de una suposición ya que carecemos de estimaciones fiables sobre el total de especies existentes. Tampoco tenemos un inventario completo de las especies de una localidad cualquiera y, cuando creemos conocer con precisión relativa las especies de un grupo taxonómico en una región determinada, desconocemos su distribución geográfica y, por tanto, somos a menudo incapaces de decidir si la pobreza en especies de una localidad es o no consecuencia de la ausencia de colectas exhaustivas.

Aún en el supuesto de que conociéramos la distribución de cada una de las especies, el diseño adecuado de una red de reservas debería basarse en múltiples criterios. Debería considerarse, no sólo la cantidad de especies, sino su posición relativa en el árbol de la vida (su genealogía), su rareza, su endemidad o su interés ecológico. Es preferible proteger un espacio que posee un número mayor de especies, pero también aquel que contiene más especies raras (raras por tener poblaciones escasas o por tener una distribución geográfica reducida) o aquel otro que posee organismos muy diferentes desde el punto de vista genealógico. Realizar esta difícil

designación requiere utilizar procedimientos que nos permitan maximizar la eficiencia de la elección, de modo que pueda encontrarse el menor número de espacios que permita proteger la mayor biodiversidad, considerando a la hora de definir ésta el mayor número de criterios posible. Por si fuera poco, una vez que tuviéramos definida coherentemente esta red de reservas sería necesario estudiar si la conexión entre ellas permite el intercambio genético de las diferentes poblaciones, si su forma es la óptima (¿muchas pequeñas reservas o una grande?) o si existe una cantidad suficiente de espacios protegidos con similar composición biológica capaz de evitar que se extingan algunas especies si, desgraciadamente, desaparece la reserva.

La consecuencia de todos estos inconvenientes es que el diseño de cualquier estrategia de protección de la biodiversidad debe hacerse utilizando la mayor cantidad de información biológica posible. Es necesario considerar la información procedente de la mayor variedad de organismos posible, teniendo especial cuidado en incluir a los insectos, el grupo taxonómico que representa la mayoría de la biodiversidad terrestre, pero es necesario también utilizar conjuntamente distintos atributos de la diversidad biológica (número de especies, rareza, endemicidad, diversidad filogenética, especies en peligro de extinción, etc.)

La aplicación para el estudio de la *diversidad* de muchos de los índices que en este libro se describen, se basa en la información biológica previamente colectada en una serie de localidades. Para el estudio de la *biodiversidad* se necesita igualmente recopilar información biológica, pero esta vez sobre escalas espaciales mucho mayores y sobre una mayor variedad de grupos taxonómicos. No pueden aplicarse estimadores cuando se carece de información. De este modo, tal y como viene haciéndose en algunos países, el primer paso ineludible debe ser recopilar en un banco de datos la información taxonómica y biogeográfica de una serie de grupos elegidos previamente de acuerdo al conocimiento taxonómico que exista de ellos, su peso en el árbol de la vida y su capacidad de representar la variedad de formas de vida y modos de obtención de energía existentes en la naturaleza. La utilización ulterior de la información así almacenada constituye un campo de investigación vigoroso, inquieto y vanguardista que se manifiesta en la aparición de nuevas revistas científicas, la proposición de nuevas metodologías y la aplicación novedosa de otras preexistentes. Me atrevo a decir que el principal reto de la ciencia de la biodiversidad no es medir lo que se conoce. No necesitamos nuevos índices y herramientas para *contar* los datos biológicos que tenemos. El reto será predecir lo que desconocemos. Necesitamos apremiantemente alternativas rápidas y fiables capaces de ofrecernos una descripción aproximada de la distribución geográfica de la diversidad biológica en ausencia de datos exhaustivos pero, para que los rápidos avances en esta nueva disciplina puedan ser utilizados, será necesario incrementar el debate social y el intercambio de comunicación entre gestores, sociedad y científicos. Esa es la oportunidad que ofrecen obras como esta.

Jorge M. Lobo
Dpto. Biodiversidad y Biología Evolutiva
Museo Nacional de Ciencias Naturales –CSIC
Madrid (España)



Índice

Presentación 11

1. Métodos de medición a escala genética 15

2. Métodos de medición al nivel de especies 19

2.1. Medición de la diversidad alfa 23

2.1.1. Medición de la riqueza específica 26

2.1.1.1. Índices 26

2.1.1.2. Rarefacción 28

2.1.1.3. Funciones de acumulación de especies 30

2.1.1.4. Métodos no paramétricos 32

2.1.2. Medición de la estructura 34

2.1.2.1. Modelos paramétricos 34

2.1.2.2. Modelos no paramétricos 40

2.1.2.3. Índices de abundancia proporcional 41

2.1.2.3.1. Índices de dominancia 41

2.1.2.3.2. Índices de equidad 43

2.2. Medición de la diversidad beta 47

2.2.1. Índices de similitud / disimilitud 47

2.2.1.1. Índices con datos cualitativos 47

2.2.1.2. Índices con datos cuantitativos 50

2.2.1.3. Diversidad beta con métodos de ordenación y clasificación 51

2.2.2. Índices de reemplazo de especies 53

2.2.3. Complementariedad 56

2.3. Medición de la diversidad gamma 57

2.4. ¿Cuál es el mejor método para medir la diversidad de especies? 60

2.5. Medidas de diversidad filogenética 62

3. Métodos de medición al nivel de comunidades 63

Conclusión 67

Agradecimiento 71

Literatura citada 73

Índice de índices 79

Resumen/Abstract 81 / 83

PRESENTACIÓN



PRESENTACIÓN

Uno de los problemas ambientales que han suscitado mayor interés mundial en esta década es la pérdida de biodiversidad como consecuencia de las actividades humanas, ya sea de manera directa (sobreexplotación) o indirecta (alteración del hábitat). Los medios de comunicación han impactado de tal manera que tanto el gobierno, la iniciativa privada, como la sociedad en general consideran prioritario dirigir mayores esfuerzos hacia programas de conservación. La base para un análisis objetivo de la biodiversidad y su cambio reside en su correcta evaluación y monitoreo.

La biodiversidad o diversidad biológica se define como “la variabilidad entre los organismos vivientes de todas las fuentes, incluyendo, entre otros, los organismos terrestres, marinos y de otros ecosistemas acuáticos, así como los complejos ecológicos de los que forman parte; esto incluye diversidad dentro de las especies, entre especies y de ecosistemas” (UNEP, 1992). El término comprende, por tanto, diferentes escalas biológicas: desde la variabilidad en el contenido genético de los individuos y las poblaciones, el conjunto de especies que integran grupos funcionales y comunidades completas, hasta el conjunto de comunidades de un paisaje o región (Solbrig, 1991; Halffter y Ezcurra, 1992; Heywood, 1994; UNEP, 1992; Harper y Hawksworth, 1994).

La diversidad biológica representa un tema central de la teoría ecológica y ha sido objeto de amplio debate (Magurran, 1988). La falta de definición y de parámetros adecuados para su medición hasta principios de los 70's llevó incluso a declarar la falta de validez del concepto (Hurlbert, 1971). Actualmente el significado y la importancia de la biodiversidad no están en duda y se han desarrollado una gran cantidad de parámetros para medirla como un indicador del estado de los sistemas ecológicos, con aplicabilidad práctica para fines de conservación, manejo y monitoreo ambiental (Spellerberg, 1991).

El objetivo del presente trabajo es recopilar y ejemplificar los diferentes métodos propuestos para medir la biodiversidad al nivel de especies, aunque se incluye también una descripción general y referencias bibliográficas sobre los métodos de evaluación a escalas genética y de comunidades.

El número de especies es la medida más frecuentemente utilizada, por varias razones (Gaston, 1996; Moreno, 2000): Primero, la riqueza de especies refleja distintos aspectos de la biodiversidad. Segundo, a pesar de que existen muchas aproximaciones para definir el concepto de especie, su significado es ampliamente entendido (Aguilera y Silva, 1997; Mayr, 1992). Tercero, al menos para ciertos grupos, las especies son fácilmente detectables y cuantificables. Y cuarto, aunque el conocimiento taxonómico no es completo (especialmente para grupos como los hongos, insectos y otros invertebrados en zonas tropicales) existen muchos datos disponibles sobre números de especies.

Este trabajo está dirigido a estudiantes y profesionales de las carreras de biología, agronomía y áreas afines, que estén involucrados en estudios de ecología y/o en evaluaciones ambientales sobre la biodiversidad de los ecosistemas y el impacto de distintos factores sobre ella. El compendio de los distintos métodos se presenta clasificándolos de acuerdo a su significado, para que el lector pueda seleccionar, entre toda la variedad de métodos, aquellos que realmente midan el aspecto biológico que se quiere evaluar. Amplias discusiones sobre aspectos matemáticos de estos métodos pueden encontrarse en la literatura citada.

1. MÉTODOS DE MEDICIÓN A ESCALA GENÉTICA



1. MÉTODOS DE MEDICIÓN A ESCALA GENÉTICA

La diversidad encontrada dentro de las especies es la base fundamental de la biodiversidad a niveles superiores. La variación genética determina la forma en que una especie interactúa con su ambiente y con otras especies. Toda la diversidad genética surge en el ámbito molecular y está íntimamente ligada con las características fisicoquímicas de los ácidos nucleicos. A este nivel, la biodiversidad surge a partir de mutaciones en el ácido desoxirribonucleico (ADN), aunque algunas de estas mutaciones son eliminadas por la selección natural o por procesos estocásticos. La diversidad genética de una especie es producto de su historia evolutiva y no puede ser reemplazada. Para una visión más amplia de la importancia de la diversidad genética y las distintas aproximaciones para su evaluación ver Solbrig (1991), Meffe y Carroll (1994), Hunter y Sulzer (1996), Mallet (1996) y Martínez (1997).

La variación genética puede detectarse a escala molecular estudiando directamente los cambios en la estructura del ADN, o indirectamente en las proteínas que codifican genes específicos. Otra aproximación se basa en la variación morfológica de caracteres cuantitativos y en la separación de esta variación en sus componentes genético y ambiental (Solbrig, 1991). Para cuantificar la variación genética dentro de las poblaciones, los datos moleculares se utilizan para determinar el nivel promedio de heterocigosidad (H), la proporción de loci polimórficos (P) y el total (n) o el promedio (ne) del número de alelos por locus (ver fórmulas y descripción en Mallet, 1996). Debe enfatizarse que los diferentes métodos para detectar variación genética proveen distintos tipos de información dependiendo de la unidad de variación en que se basen (el ADN, las proteínas, la forma de los cromosomas, o la morfología externa). Esto también determina que cada método tenga ciertas limitaciones y ventajas, y que los protocolos de muestreo para cada método sean también diferentes (ver revisión en Mallet, 1996 y Martínez, 1997).

Una aproximación molecular es medir el polimorfismo (dos o más tipos) del ADN entre los individuos de una especie (Solbrig, 1991; Hunter y Sulzer, 1996; Mallet, 1996). Este polimorfismo puede detectarse mediante una amplia variedad de técnicas que revelan cambios secuenciales en pequeñas regiones específicas del ADN. Ejemplos de estas técnicas son el polimorfismo de restricción en la longitud de los fragmentos (RFLP), que se refiere a cambios en segmentos contiguos específicos del ADN; o el polimorfismo ampliado aleatoriamente (RAP), que se refiere a segmentos únicos de ADN que se identifican mediante “*primers*” y luego se amplían a través de una reacción en cadena de la polimerasa (PCR) para revelar diferencias entre individuos (Solbrig, 1991; Hunter y Sulzer, 1996).

El uso de secuencias es uno de los métodos más utilizados (Martínez, 1997). A diferencia de las enzimas de restricción, con las que se hacen muestreos de partes del genoma, las secuencias analizan todas las unidades básicas de información de un organismo. En ellas, los caracteres están representados por la posición en la secuencia del gen, mientras que los estados de carácter son los nucleótidos que se encuentran en esa posición (Martínez, 1997). La hibridización ADN/ADN es otro método que consiste en unir el ADN de un taxón con el

ADN de otro taxón. Esta técnica mide la suma de las diferencias que han ocurrido entre los taxa desde que divergieron de un ancestro común (Martínez, 1997).

Otra aproximación molecular es medir la variación en las proteínas como un reflejo de la variación del ADN. Se asume que las variantes alélicas de un gen codifican proteínas que son similares en estructura, pero que difieren en la carga eléctrica que portan (Solbrig, 1991). La información de proteínas que se obtiene son las isoenzimas (formas de enzimas producidas por diferentes *loci*), y las aloenzimas (diferentes alelos de un mismo *locus*). La técnica consiste en someter extractos de tejidos a electroforesis en diferentes geles que después se sumergen en tinciones específicas para cada enzima (Martínez, 1997).

La diversidad genética puede analizarse también a través de aproximaciones cuantitativas (Solbrig, 1991). Los polimorfismos en características morfológicas cuantitativas generalmente no proporcionan estimados tan precisos de la variación genética como los datos moleculares, pero el valor adaptativo de tal variación es más aparente que los datos moleculares. Los diferentes tipos morfológicos (fenotipos) constituyen la diversidad morfológica o fenética dentro de una especie. Muchas características morfológicas pueden influir directamente en la variación de historias de vida de los organismos y pueden, en algunos casos, relacionarse directamente con su adaptación. La variación morfológica observada puede separarse en sus componentes ambiental y genético. La variación genética se estima mediante el estudio de correlaciones entre las características morfológicas de parientes cercanos (Solbrig, 1991; Hunter y Sulzer, 1996; Mallet, 1996).

Aunque existen alineamientos generales para decidir qué técnica aplicar para cada nivel taxonómico, la utilidad de cada método está limitada por el genoma del grupo a estudiar. Debido a que los reactivos y materiales requeridos (como enzimas y nucleótidos) son costosos, conviene realizar un estudio piloto para evaluar el tipo de resultados que se obtienen del genoma que se quiere estudiar (Martínez, 1997). Los métodos moleculares son cada vez más comunes por los adelantos técnicos, como los amplificadores o los secuenciadores automáticos, así como por el gran número de enzimas de restricción que se han aislado (Martínez, 1997). Pero considerando que estos métodos tienen aún limitaciones, principalmente con relación a la interpretación de los resultados, se recomienda combinarlos con otro tipo de evidencia, ya sea morfológica, química, etc.

2. MÉTODOS DE MEDICIÓN AL NIVEL DE ESPECIES



2. MÉTODOS DE MEDICIÓN AL NIVEL DE ESPECIES

Los estudios sobre medición de biodiversidad se han centrado en la búsqueda de parámetros para caracterizarla como una propiedad emergente de las comunidades ecológicas. Sin embargo, las comunidades no están aisladas en un entorno neutro. En cada unidad geográfica, en cada paisaje, se encuentra un número variable de comunidades. Por ello, para comprender los cambios de la biodiversidad con relación a la estructura del paisaje, la separación de los componentes alfa, beta y gamma (Whittaker, 1972) puede ser de gran utilidad, principalmente para medir y monitorear los efectos de las actividades humanas (Halffter, 1998). La **diversidad alfa** es la riqueza de especies de una comunidad particular a la que consideramos homogénea, la **diversidad beta** es el grado de cambio o reemplazo en la composición de especies entre diferentes comunidades en un paisaje, y la **diversidad gamma** es la riqueza de especies del conjunto de comunidades que integran un paisaje, resultante tanto de las diversidades alfa como de las diversidades beta (Whittaker, 1972).

Esta forma de analizar la biodiversidad resulta muy conveniente en el contexto actual ante la acelerada transformación de los ecosistemas naturales, ya que un simple listado de especies para un región dada no es suficiente. Para monitorear el efecto de los cambios en el ambiente es necesario contar con información de la diversidad biológica en comunidades naturales y modificadas (diversidad alfa) y también de la tasa de cambio en la biodiversidad entre distintas comunidades (diversidad beta), para conocer su contribución al nivel regional (diversidad gamma) y poder diseñar estrategias de conservación y llevar a cabo acciones concretas a escala local.

Conviene resaltar la importancia de que la toma de datos se base en un diseño experimental apropiado (Coddington *et al.*, 1991). Es necesario tener réplicas de cada muestra para poder acompañar el valor de un índice con el de alguna medida de la dispersión de los datos (varianza, desviación estándar o coeficiente de variación), o estimar el valor mínimo y máximo hipotéticos del índice bajo las condiciones del muestreo (Spellerberg, 1991). Un aspecto crítico del análisis es asegurarse de que las réplicas estén apropiadamente dispersas (en el espacio o en el tiempo) de acuerdo con la hipótesis que está siendo probada. Esto evita caer en el error señalado por Hurlbert (1984) como pseudoreplicación, que implica la prueba del efecto de algún tratamiento con un término de error inapropiado. En los análisis de diversidad, esto puede deberse al espacio físico real sobre el cual son tomadas las muestras, o a que las mediciones son inadecuadamente pequeñas, es decir, son restringidas a un espacio menor al inferencial implícito en la hipótesis.

A continuación se describen distintos métodos para medir la diversidad alfa, beta y gamma de especies *sensu* Whittaker (1972). Para ejemplificar su uso, se utilizarán datos de murciélagos de la subfamilia Stenodermatinae (Quiroptera: Phyllostomidae) del municipio de Jalcomulco, Veracruz, México (entre 19°17' y 19°22' de latitud norte, y 96°43' y 96°49' de longitud oeste). Los datos corresponden a individuos de esta subfamilia capturados en dos comunidades vegetales: selva mediana y cultivo de maíz. Los murciélagos se capturaron con

redes de niebla cada dos meses durante un periodo de dos años. Los datos utilizados en este texto derivan de un muestreo completo en diferentes comunidades de la zona (Moreno y Halffter, 2000). La descripción detallada del área de estudio, métodos de captura y la fauna completa de murciélagos puede encontrarse en Moreno (2000) y Moreno y Halffter (2000 y 2001).

2.1. MEDICIÓN DE LA DIVERSIDAD ALFA

La gran mayoría de los métodos propuestos para evaluar la diversidad de especies se refieren a la diversidad dentro de las comunidades (alfa). Para diferenciar los distintos métodos en función de las variables biológicas que miden, los dividimos en dos grandes grupos (Figura 1): 1) Métodos basados en la cuantificación del número de especies presentes (riqueza específica); 2) Métodos basados en la estructura de la comunidad, es decir, la distribución proporcional del valor de importancia de cada especie (abundancia relativa de los individuos, su biomasa, cobertura, productividad, etc.). Los métodos basados en la estructura pueden a su vez clasificarse según se basen en la dominancia o en la equidad de la comunidad.

¿Qué se debe considerar como diversidad alfa, la riqueza específica o la estructura de la comunidad? En primer lugar, e independientemente de que la selección de alguna(s) de las medidas de biodiversidad se base en que se cumplan los criterios básicos para el análisis matemático de los datos, el empleo de un parámetro depende básicamente de la información que queremos evaluar, es decir, de las características biológicas de la comunidad que realmente están siendo medidas (Huston, 1994). Si entendemos a la diversidad alfa como el resultado del proceso evolutivo que se manifiesta en la existencia de diferentes especies dentro de un hábitat particular, entonces un simple conteo del número de especies de un sitio (índice de riqueza específica) sería suficiente para describir la diversidad alfa, sin necesidad de una evaluación del valor de importancia de cada especie dentro de la comunidad. Esta enumeración de especies parece una base simple pero sólida para apoyar el concepto teórico de diversidad alfa. Entonces, ¿por qué se ha insistido tanto en cuantificar el valor de importancia de cada especie, como componente fundamental de la diversidad? ¿por qué considerar a una comunidad más **equitativa** como una comunidad más **diversa**?

El análisis del valor de importancia de las especies cobra sentido si recordamos que el objetivo de medir la diversidad biológica es, además de aportar conocimientos a la teoría ecológica, contar con parámetros que nos permitan tomar decisiones o emitir recomendaciones en favor de la conservación de taxa o áreas amenazadas, o monitorear el efecto de las perturbaciones en el ambiente. Medir la abundancia relativa de cada especie permite identificar aquellas especies que por su escasa representatividad en la comunidad son más sensibles a las perturbaciones ambientales. Además, identificar un cambio en la diversidad, ya sea en el número de especies, en la distribución de la abundancia de las especies o en la dominancia, nos alerta acerca de procesos empobrecedores (Magurran, 1988).

Entonces, para obtener parámetros completos de la diversidad de especies en un hábitat, es recomendable cuantificar el número de especies y su representatividad. Sin embargo, ¿es necesario que ambos aspectos sean descritos por un solo índice? La principal ventaja de los índices es que resumen mucha información en un solo valor y nos permiten hacer comparaciones rápidas y sujetas a comprobación estadística entre la diversidad de distintos hábitats o la diversidad de un mismo hábitat a través del tiempo. Los valores de índices como el de Shannon-Wiener para un conjunto de muestras se distribuyen normalmente, por lo que son

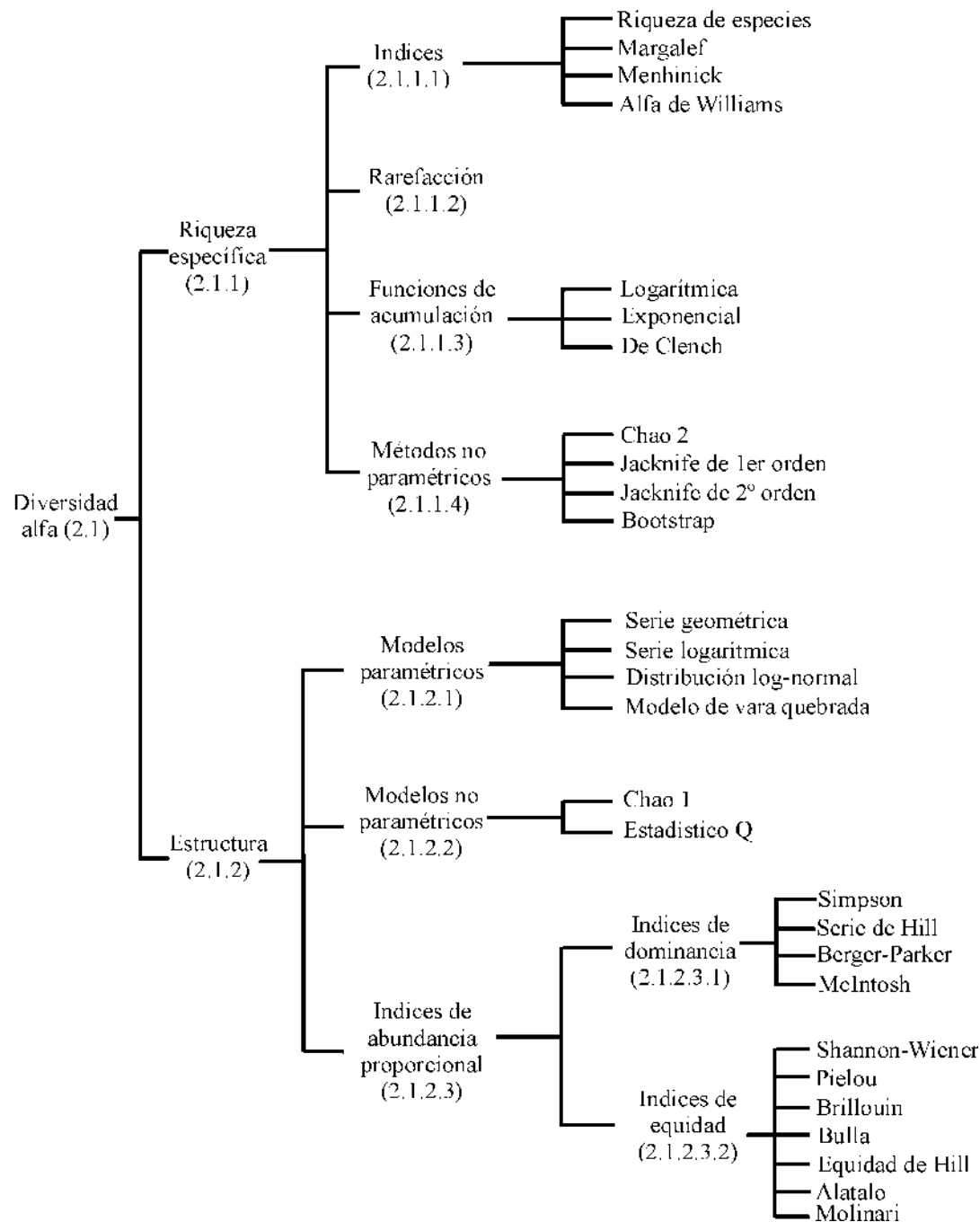


Figura 1. Clasificación de los métodos para medir la diversidad alfa. Los números indican la sección correspondiente en el texto.

susceptibles de analizarse con pruebas paramétricas robustas como los análisis de varianza (Magurran, 1988). Sin embargo, aún y cuando un índice sea aplicado cumpliendo los supuestos del modelo y su variación refleje cambios en la riqueza o estructura de la comunidad, resulta generalmente difícil de interpretar por sí mismo, y sus cambios sólo pueden ser explicados regresando a los datos de riqueza específica y abundancia proporcional de las especies. Por lo tanto, lo más conveniente es presentar valores tanto de la riqueza como de algún índice de la estructura de la comunidad, de tal forma que ambos parámetros sean complementarios en la descripción de la diversidad.

Un método novedoso para separar la contribución de la riqueza específica y la estructura de la comunidad en la diversidad alfa es el análisis SHE (Buzas y Hayek, 1996; Hayek y Buzas, 1997). En este análisis se descompone del índice de Shannon (H' , inciso 2.1.2.3) para obtener la contribución del número de especies (S) y la equidad de la comunidad (E), de forma que $H' = \ln S + \ln E$.

2.1.1. Medición de la riqueza específica

2.1.1.1. Índices

La riqueza específica (S) es la forma más sencilla de medir la biodiversidad, ya que se basa únicamente en el número de especies presentes, sin tomar en cuenta el valor de importancia de las mismas. La forma ideal de medir la riqueza específica es contar con un inventario completo que nos permita conocer el número total de especies (S) obtenido por un censo de la comunidad. Esto es posible únicamente para ciertos taxa bien conocidos y de manera puntual en tiempo y en espacio. La mayoría de las veces tenemos que recurrir a índices de riqueza específica obtenidos a partir de un muestreo de la comunidad. A continuación se describen los índices más comunes para medir la riqueza de especies.



Riqueza específica (S)

Número total de especies obtenido por un censo de la comunidad. Para las comunidades de selva mediana y cultivo de maíz señaladas en el Cuadro 1, la riqueza específica de murciélagos es 11 y 7 especies, respectivamente.



Índice de diversidad de Margalef

$$D_{Mg} = \frac{S - 1}{\ln N}$$

donde:

S = número de especies

N = número total de individuos

Transforma el número de especies por muestra a una proporción a la cual las especies son añadidas por expansión de la muestra. Supone que hay una relación funcional entre el número de especies y el número total de individuos $S=k\sqrt{N}$ donde k es constante (Magurran, 1998). Si esto no se mantiene, entonces el índice varía con el tamaño de muestra de forma desconocida. Usando $S-1$, en lugar de S , da $D_{Mg} = 0$ cuando hay una sola especie.

Para los datos del Cuadro 1:

Selva:

$$D_{Mg} = \frac{11-1}{\ln(493)} = \frac{10}{6.20} = 1.61$$

Cuadro 1. Número de individuos de murciélagos de la subfamilia Stenodermatinae (Chiroptera: Phyllostomidae) registrados en dos comunidades: selva y cultivo de maíz (colectas personales). n_i = número de individuos de la especie i ; p_i = abundancia proporcional de la especie i ($p_i = n_i/N$).

Especie	Selva		Cultivo	
	n_i	p_i	n_i	p_i
<i>Artibeus jamaicensis</i> Leach, 1821	84	0.170	48	0.208
<i>Artibeus intermedius</i> Allen, 1897	35	0.071	56	0.244
<i>Artibeus lituratus</i> (Olfers, 1818)	9	0.018	58	0.252
<i>Dermanura phaeotis</i> Miller, 1902	50	0.101	0	0.000
<i>Dermanura tolteca</i> (Saussure, 1860)	4	0.008	1	0.004
<i>Dermanura watsoni</i> (Thomas, 1901)	8	0.016	0	0.000
<i>Chiroderma salvini</i> Dobson, 1878	5	0.010	3	0.013
<i>Centurio senex</i> Gray, 1842	15	0.030	0	0.000
<i>Platyrrhinus helleri</i> (Peters, 1866)	8	0.016	0	0.000
<i>Sturnira ludovici</i> Anthony, 1924	265	0.538	62	0.270
<i>Sturnira lilium</i> (Geoffroy, 1810)	10	0.020	2	0.009
Número total de individuos (N)	493		230	
Numero total de especies (S)	11		7	

Cultivo:

$$D_{Mg} = \frac{7-1}{\ln(230)} = \frac{6}{5.44} = 1.10$$

En el cálculo de este índice, como cualquier otro que utilice logaritmos, es preciso notar que el resultado depende del tipo de logaritmo que se emplee. Para las comunidades de selva y del cultivo, los valores del índice cambian a 3.71 y 4.23, respectivamente, si se usan logaritmos base 10 en lugar de los logaritmos neperianos. Para propósitos de comparación entre comunidades es indispensable utilizar el mismo tipo de logaritmo.

Índice de diversidad de Menhinick

$$D_{Mn} = \frac{S}{\sqrt{N}}$$

Al igual que el índice de Margalef, se basa en la relación entre el número de especies y el número total de individuos observados, que aumenta al aumentar el tamaño de la muestra. Para los datos del Cuadro 1,

Selva:

$$D_{Mn} = \frac{11}{\sqrt{493}} = \frac{11}{22.20} = 0.495$$

Cultivo:

$$D_{Mn} = 0.461$$

Índice de diversidad alfa (α) de Williams

$$S = \alpha \ln \frac{1+N}{\alpha}$$

Se basa en el modelo de la serie logarítmica de distribución de la abundancia de especies. El valor de α puede determinarse rigurosamente a partir de esta ecuación o puede leerse del diagrama de Williams (Fig. 1: 1947, citado en Southwood, 1978). El cálculo de este índice puede hacerse fácilmente mediante los programas BIODIV (Baev y Penev, 1995) o Biodiversity Professional Beta 1 (McAleece, 1997). Para los datos de murciélagos el índice alfa tiene un valor de 1.99 en la selva (ver serie logarítmica en el inciso 2.1.2.1).

Un aspecto importante a considerar es que el número de especies registradas depende fuertemente del tamaño de la muestra, de modo que si el esfuerzo de muestreo no es el mismo, la comparación de distintos valores de S no será válida a menos que se utilicen índices que no dependan del tamaño de la muestra, como el índice de diversidad alfa de Williams (Magurran, 1988) o se estandarice el tamaño de muestra mediante métodos como la rarefacción, funciones de acumulación de especies, o por métodos no paramétricos.

2.1.1.2. Rarefacción

Permite hacer comparaciones de números de especies entre comunidades cuando el tamaño de las muestras no es igual. Calcula el número esperado de especies de cada muestra si todas las muestras fueran reducidas a un tamaño estándar, es decir, si la muestra fuera considerada de n individuos ($n < N$), ¿cuántas especies se habrían registrado?:

$$E(S) = \sum 1 - \frac{(N - N_i)/n}{N/n}$$

donde:

$E(S)$ = número esperado de especies

N = número total de individuos en la muestra

N_i = número de individuos de la i ésima especie

n = tamaño de la muestra estandarizado

Este método tiene la desventaja de que, al hacer una intrapolación, desaprovecha mucha información, ya que toma como medida general para todas las muestras el tamaño de la muestra más pequeña, dejando a un lado los datos extra de muestras con mayor esfuerzo de muestreo (Ludwig y Reynolds, 1988). El límite máximo de extrapolación por rarefacción es determinado por el tamaño de la muestra más grande. Un problema serio de sobrestimación puede ocurrir cuando la muestra proviene de una comunidad con distribución agregada, por lo cual se recomienda usar muestras grandes y ampliamente dispersas a través de la comunidad (Baev y Penev, 1995).

Krebs (1989) describe detalladamente este método y analiza las restricciones de su uso en ecología: 1. Las muestras a ser comparadas deben ser consistentes desde el punto de vista taxonómico, esto es, que todos los individuos pertenezcan al mismo grupo taxonómico supra específico; 2. El diseño de muestreo puede diferir en la intensidad del muestreo pero no en el método de colecta; 3. Los tipos de hábitat de donde se obtienen las muestras deben ser similares. La relación en la estimación de especies por rarefacción y sus relaciones con otros índices de diversidad pueden verse en Brewer y Williamson (1994). En el caso de los murciélagos (Cuadro 1) podemos tomar como indicador del tamaño de muestra al número de individuos capturados. Cuando las comunidades de selva y del cultivo se estandarizan a un tamaño de muestra = 35 individuos, los números de especies esperados calculados con el programa BIODIV (Baev y Penev, 1995) son 7.06 y 4.83, respectivamente (Figura 2).

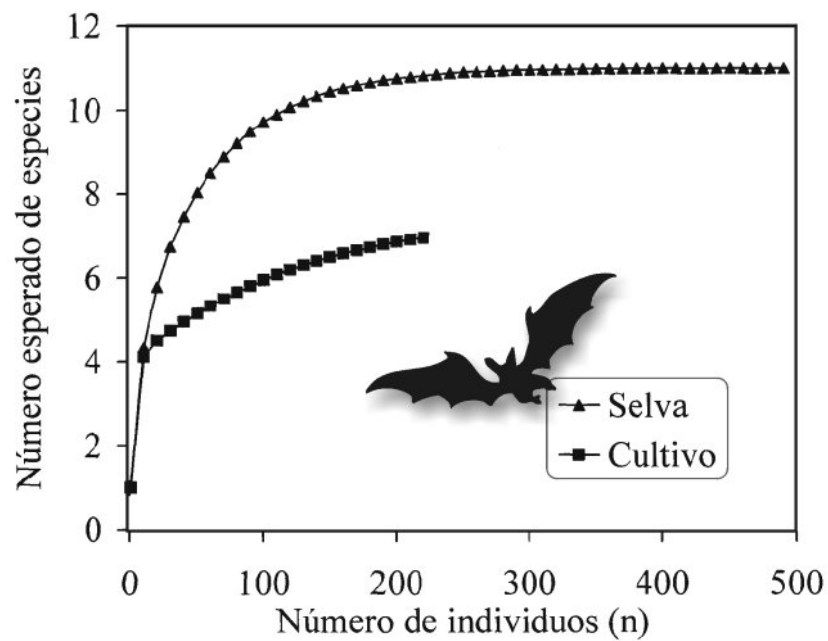


Figura 2. Rarefacción de la diversidad de murciélagos de la subfamilia Stenodermatinae en dos comunidades (selva y cultivo). Los datos corresponden a los del Cuadro 1.

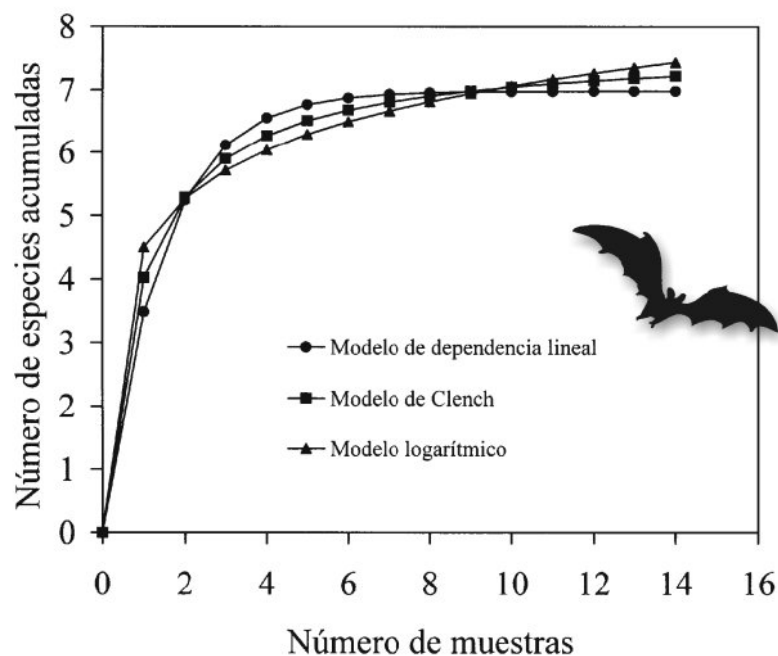


Figura 3. Proyección de tres modelos de acumulación de especies (logarítmico, de dependencia lineal y de Clench) ajustados a los datos de murciélagos de la subfamilia Stenodermatinae registrados en un cultivo (Cuadro 2).

2.1.1.3. Funciones de acumulación de especies

Otra herramienta potencialmente útil en el análisis de la riqueza específica de muestras de diferente tamaño son las funciones de acumulación de especies. Soberón y Llorente (1993) describen tres modelos básicos que se explican a continuación. Este tipo de modelos se pueden ajustar en cualquier programa estadístico con procedimiento de regresión no lineal definida por el usuario, como SigmaStat (Jandel, 1995) o Statistica (StatSoft, 1998). Para ejemplificar su uso, se analiza el patrón de acumulación de especies de murciélagos a lo largo de 14 muestras en el cultivo de maíz de Jalcomulco, (Ver cuadro 2). Los tres modelos se ajustaron mediante el procedimiento de regresión no lineal del programa SigmaStat (Jandel, 1995). La predicción del número de especies esperadas en función del número acumulativo de muestras (Figura 3) es bastante similar para los tres modelos.



Modelo logarítmico

$$E(S) = \frac{1}{z} \ln(1 + zax)$$

donde:

a = la ordenada al origen, la intercepción en Y. Representa la tasa de incremento de la lista al inicio de la colección.

$z = 1 - \exp(-b)$, siendo b la pendiente de la curva.

x = número acumulativo de muestras.

Conforme la lista de especies aumenta, la probabilidad de añadir una nueva especie a la lista en cierto intervalo de tiempo disminuye proporcionalmente con el tamaño actual de la lista, hasta que eventualmente alcanza cero. Es un modelo útil cuando hacemos un muestreo de áreas relativamente pequeñas, un grupo bien conocido, o ambos, y eventualmente todas las especies serán registradas (Soberón y Llorente, 1993). Para los datos de acumulación de especies de murciélagos en el cultivo (Cuadro 2), los parámetros a y b del modelo tienen valores de 60.99 y 2.228, respectivamente.



Modelo de dependencia lineal

$$E(S) = \frac{a}{b} (1 - e^{-bx})$$

Conforme la lista de especies aumenta, la probabilidad de añadir una especie nueva a la lista disminuye de forma exponencial. Se utiliza cuando la región donde se hace el muestreo es grande o los taxa son poco conocidos, de forma que la probabilidad de encontrar una nueva especie nunca será cero (Soberón y Llorente, 1993). Para los datos del Cuadro 2, los parámetros a y b de este modelo tienen valores de 4.85 y 0.6945, respectivamente.

Cuadro 2. Número de individuos registrados de cada especie de murciélagos de la subfamilia Stenodermatinae (Chiroptera: Phyllostomidae) durante 14 muestreos en un cultivo de maíz (datos personales).

Especies	Muestreos														Total
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
<i>A. jamaicensis</i>	6	7	0	0	1	5	3	1	6	2	5	4	7	1	48
<i>A. intermedius</i>	12	0	0	1	2	12	0	0	2	2	14	7	2	2	56
<i>A. lituratus</i>	11	1	0	2	1	5	1	1	0	5	17	13	0	1	58
<i>D. tolteca</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>C. salvini</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	3
<i>S. ludovici</i>	3	0	0	3	2	10	0	2	15	9	11	3	2	2	62
<i>S. liliium</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Núm. especies acumuladas	4	5	6	6	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7

Ecuación Clench

$$E(S) = \frac{ax}{1 + bx}$$

Según este modelo, la probabilidad de encontrar una nueva especie aumentará (hasta un máximo) conforme más tiempo se pase en el campo, es decir, la probabilidad de añadir especies nuevas eventualmente disminuye, pero la experiencia en el campo la aumenta (Soberón y Llorente, 1993). Los valores de a y b son de 8.462 y 1.101, respectivamente, para los datos del cultivo (Cuadro 2).

Soberón y Llorente (1993) predicen la riqueza total de un sitio como el valor del número de especies al cual una curva de acumulación de especies alcanza la asíntota. Para los modelos de dependencia lineal y de Clench dicha asíntota se calcula como la relación a/b (en el ejemplo, 10.93 especies para el modelo de dependencia lineal y 11.88 especies para el modelo de Clench). Por esta razón, estos modelos se consideran como asintóticos, a diferencia del modelo logarítmico que es no-asintótico. Con el modelo exponencial en ocasiones la asíntota tiene un valor menor que el número de especies registrado. En cualquiera de estos modelos el orden en el que las muestras son añadidas al total puede afectar la forma de la curva. Para eliminar esta arbitrariedad se recomienda aleatorizar el orden de muestreo (Colwell y Coddington, 1994; Moreno y Halffter, 2000). Este es un procedimiento sencillo en el programa EstimateS (Colwell, 1997).

Estas funciones de acumulación de especies, basadas en un modelo adecuado de los métodos de colecta, permiten la predicción de la riqueza específica (máxima o para un esfuerzo de muestreo definido), tomando en cuenta que una muestra sesgada tanto temporal como espacialmente no es útil para la extrapolación, por lo que dicha extrapolación sólo será válida para las condiciones temporales y espaciales de la muestra. Otra aplicación de estas funciones es en la planeación del trabajo de campo, porque permiten conocer el esfuerzo de captura requerido para añadir un determinado número o porcentaje de especies a la muestra (Soberón y Llorente, 1993; Moreno y Halffter, 2000).

2.1.1.4. Métodos no paramétricos

Son un conjunto de estimadores no-paramétricos en el sentido estadístico, ya que no asumen el tipo de distribución del conjunto de datos y no los ajustan a un modelo determinado (Smith y van Belle, 1984; Colwell y Coddington, 1994; Palmer, 1990). Requieren solamente datos de presencia-ausencia.

☛ Chao 2

$$Chao_2 = S + \frac{L^2}{2M}$$

donde:

L = número de especies que ocurren solamente en una muestra (especies “únicas”)

M = número de especies que ocurren en exactamente dos muestras

Para este estimador es posible calcular también un estimador de la varianza (Chao, 1984; Chao y Lee, 1992; Lee y Chao, 1994; Smith y van Belle, 1984). Colwell y Coddington (1994) encontraron que el valor de Chao 2 provee el estimador menos sesgado para muestras pequeñas. En el caso de los murciélagos del cultivo (Cuadro 2), una especie está presente en sólo una muestra (*D. tolteca*) y otra está presente en dos muestras (*S. lilium*), por lo que el valor del índice es:

$$Chao_2 = 7 + \frac{1^2}{2(1)} = 7 + \frac{1}{2} = 7 + 0.5 = 7.5$$

☛ Jackknife de primer orden

$$Jack_1 = S + L \frac{m - 1}{m}$$

donde:

m = número de muestras

Se basa en el número de especies que ocurren solamente en una muestra (L). Es una técnica para reducir el sesgo de los valores estimados, en este caso para reducir la subestimación del verdadero número de especies en una comunidad con base en el número representado en una muestra reduciendo el sesgo del orden $1/m$ (Palmer, 1990; Krebs, 1989). Es posible calcular la varianza de este estimador (Colwell y Coddington, 1994). Para la muestra de diversidad de plantas analizada por Palmer (1990) el valor Jackknife de primer orden fue el estimador más preciso y menos sesgado de ocho métodos de extrapolación evaluados.

Para los datos del Cuadro 2, $L = 1$ (únicamente *D. tolteca* está presente en sólo una muestra) y $m = 14$, por lo que:

$$Jack_1 = 7 + 1 \frac{14 - 1}{14} = 7 + 1(0.93) = 7.93$$

Jacknife de segundo orden

$$Jack\ 2 = S + \frac{L(2m - 3)}{m} - \frac{M(m - 2)^2}{m(m - 1)}$$

Se basa en el número de especies que ocurren solamente en una muestra así como en el número de especies que ocurren en exactamente dos muestras (Palmer, 1990; Krebs, 1989).

Para los datos del cultivo (Cuadro 2):

$$Jack2 = 7 + \frac{1(2 \times 14 - 3)}{14} - \frac{1(14 - 2)^2}{14(14 - 1)} = 7 + \frac{25}{14} - \frac{144}{182} = 7 + (1.79 - 0.79) = 8$$

Bootstrap

$$Bootstrap = S + \sum (1 - p_j)^n$$

Este estimador de la riqueza de especies se basa en p_j , la proporción de unidades de muestreo que contienen a cada especie j (Palmer, 1990; Krebs, 1989). Al parecer, es menos preciso que los anteriores (Palmer, 1990; Colwell y Coddington, 1994). Para los datos del Cuadro 2:

$$Bootstrap = 7 + \left[\left(1 - \frac{12}{14}\right)^{14} + \left(1 - \frac{10}{14}\right)^{14} + \left(1 - \frac{11}{14}\right)^{14} + \left(1 - \frac{1}{14}\right)^{14} + \left(1 - \frac{3}{14}\right)^{14} + \left(1 - \frac{11}{14}\right)^{14} + \left(1 - \frac{2}{14}\right)^{14} \right] = 7.5$$

2.1.2. Medición de la estructura

2.1.2.1. Modelos paramétricos

Los primeros intentos por describir la estructura de las comunidades en términos de la abundancia proporcional de cada especie fueron los modelos matemáticos que describen la relación gráfica entre el valor de importancia de las especies (generalmente en una escala logarítmica) en función de un arreglo secuencial por intervalos de las especies de la más a la menos importante (Magurran, 1988; Krebs, 1989). El ajuste de los datos empíricos a la distribución subyacente a cada modelo puede medirse mediante pruebas de bondad de ajuste como la de χ^2 o la prueba de G (Magurran, 1988). Los distintos modelos difieren en cuanto a las interpretaciones biológicas y estadísticas que asumen de los datos (Cuadro 3).



La serie geométrica

De acuerdo a este modelo, la especie dominante se apropia de una proporción k de algún recurso limitante por derecho de prioridad, la segunda especie más dominante se apropia de la misma proporción k del resto del recurso, y así sucesivamente hasta que todas las especies se hayan acomodado. Como la proporción de la abundancia de cada especie con la de su predecesor es constante a través de la lista secuencial de las especies, la serie aparece como una línea recta si se representa gráficamente el logaritmo de la abundancia en relación al arreglo por intervalos de las especies (Pielou, 1975; Magurran, 1988). Los datos de campo han indicado que este patrón se puede observar básicamente en estadios tempranos de sucesión o en ambientes pobres en cuanto a número de especies (Magurran, 1988; Krebs, 1989).

Para entender el procedimiento matemático de la serie geométrica, ordenamos a las especies de murciélagos registradas en la selva (Cuadro 1) de la más a la menos abundante (Cuadro 4). A continuación, es necesario estimar la constante k a partir de iteraciones de la siguiente ecuación:

$$\frac{N \min}{N} = \frac{[k/(1-k)](1-k)^S}{1-(1-k)^S}$$

Cuadro 3. Interpretaciones biológicas y estadísticas de los cuatro modelos paramétricos más comunes de abundancia de especies (Modificado de Gotelli y Graves, 1996).

Modelo	Interpretación biológica	Interpretación estadística
Serie geométrica	Cada especie llega a intervalos de tiempo regulares y toma una fracción constante de los recursos restantes.	Muestreo de efectos estocásticos. Las abundancias de las especies son ordenadas en secuencia y cada una es una fracción al azar de la especie previa.
Serie logarítmica	Igual que en la serie geométrica. Además, caracteriza muestras de comunidades pequeñas, bajo estrés o pioneras.	Muestreo de efectos estocásticos, muestras pequeñas de una comunidad log-normal, o una comunidad con interacciones débiles, con tasas de nacimiento y muerte independientes y una alta tasa de inmigración.
Distribución log-normal	Subdivisión jerárquica del nicho en la cual la probabilidad de dividirlo es independiente de la longitud del segmento, o una comunidad especializada en diferentes elementos del hábitat que se subdividen jerárquicamente. Caracteriza comunidades grandes o estables en equilibrio.	Las poblaciones de las especies crecen exponencialmente y responden independientemente a diferentes factores, o un conjunto de poblaciones que están en equilibrio en parches pequeños.
Vara quebrada	Un eje de recursos unidimensional se rompe simultáneamente, al azar o de forma secuencial y proporcional a la longitud del segmento.	Los individuos se asignan al azar a las especies.

Donde N_{min} es el número de individuos de la especie menos abundante. Para los datos del Cuadro 3, $N_{min} = 4$, $N = 493$ y $S = 7$, por lo que $N_{min}/N = 4 / 493 = 0.0081$. La resolución de la ecuación requiere probar valores de k . Por ejemplo, tratemos con $k = 0.30$:

$$\frac{[0.3/(1-0.3)](1-0.3)^{11}}{1-(1-0.3)^{11}} = \frac{(0.3/0.7)(0.7)^{11}}{1-(0.7)^{11}} = \frac{(0.42857)(0.1977)}{1-0.1977} = 0.008645$$

con $k=0.31$ el resultado de la ecuación es 0.0077, por lo que la ecuación se resuelve entre estos dos valores. Puede continuarse probando hasta tener un valor de $k = 0.306$ que da por resultado 0.0081.

Con este valor de k , estimamos el valor de Ck :

$$Ck = [1-(1-k)^S]^{-1} = [1-(1-0.306)^{11}]^{-1} = 1.01832$$

Cuadro 4. Número de individuos observados de murciélagos de la subfamilia Stenodermatinae (Chiroptera: Phyllostomidae) en la selva (datos personales), y número de individuos esperados de acuerdo al modelo de la serie geométrica.

Especie	Número de individuos observados	Número de individuos esperados
<i>S. ludovici</i>	265	153.62
<i>A. jamaicensis</i>	84	106.61
<i>D. phaeotis</i>	50	73.99
<i>A. intermedius</i>	35	51.35
<i>C. senex</i>	15	35.64
<i>S. liliun</i>	10	24.73
<i>A. lituratus</i>	9	17.16
<i>P. helleri</i>	8	11.91
<i>D. watsoni</i>	8	8.27
<i>C. salvini</i>	5	5.74
<i>D. tolteca</i>	4	3.98
Número total de individuos (N)	493	
Número de especies (S)	11	

Posteriormente se calcula el número de individuos esperados para cada una de las once especies. Así, para *S. ludovici*: $n(e) = N Ck k (1-k)^{i-1} = 493 \times 1.01832 \times 0.306 \times (0.6949)^0 = 153.62$. Igualmente se procede con todas las especies para encontrar los valores de la tercera columna del Cuadro 4. Se puede ver si el ajuste del modelo de la serie geométrica a los datos es significativo utilizando una prueba de χ^2 entre los datos observados y los esperados.



La serie logarítmica

Este modelo predice un número pequeño de especies abundantes y una gran proporción de especies raras por lo que, al igual que la serie geométrica, es aplicable cuando uno o unos pocos factores dominan la ecología de la comunidad, como en las etapas iniciales de la sucesión (Magurran, 1988; Pielou, 1975; Krebs, 1989). A partir de esta serie de distribución se calcula el índice de diversidad α de Williams para medir la riqueza específica (inciso 2.1.1.1).

Para el ajuste de este modelo, las especies se agrupan en clases, en función de sus abundancias. Para ejemplificarlo, utilizaremos el Log2 (octavas) agregándole 0.5 al límite superior de cada clase para evitar confusión en la asignación de las abundancias observadas en cada clase (Magurran, 1988). Considerando los datos de murciélagos en la selva, construimos el Cuadro 5.

La serie logarítmica se ajusta mediante dos parámetros: x y α . x se obtiene probando distintos valores en la siguiente ecuación:

$$\frac{S}{N} = \frac{1-x}{x} [-\ln(1-x)]$$

donde

S = número total de especies y

N = número total de individuos.

Cuadro 5. Número de especies de murciélagos de la subfamilia Stenodermatinae (Chiroptera: Phyllostomidae) en la selva, observadas en clases de abundancia.

Clase	Número de máximo de individuos	Número de especies observadas
1	2.5	0
2	4.5	1
3	8.5	3
4	16.5	3
5	32.5	0
6	64.5	2
7	128.5	1
8	256.5	0
9	512.5	1
Número total de individuos		493
Número total de especies		11

En nuestro ejemplo $S/N = 11 / 493 = 0.0223$.
Tratamos con distintos valores de x :

$$\begin{aligned}
 x = 0.9960 [(1-0.996)/0.996] [-\ln(1-0.996)] &= 0.0222 \\
 x = 0.9958 &= 0.0231 \\
 x = 0.99598 &= 0.0223
 \end{aligned}$$

Con el valor de x calculamos el valor de α :

$$\alpha = \frac{N(1-x)}{x} = \frac{493(1-0.99598)}{0.99598} = \frac{1.98186}{0.99598} = 1.9899$$

Teniendo los parámetros α y x , calculamos los números de especies esperadas para cada clase de abundancia como αx , $\alpha x^2/2$, $\alpha x^3/3$, ... $\alpha x^n/n$. Donde αx es el número de especies esperadas con un individuo, $\alpha x^2/2$ es el número de especies esperadas con dos individuos, y así sucesivamente, como se ilustra en el Cuadro 6 para las primeras tres clases.

Finalmente, se compara el número de especies esperadas con el número de especies observadas en cada clase de abundancia, con alguna prueba de bondad de ajuste.



La distribución log normal

Surgió del teorema del límite central, que fue adaptado por Preston (1948, citado por Magurran, 1988) para el caso de distribuciones log normales de abundancia de especies. De acuerdo a este modelo, cuando un gran número de factores determinan el número de individuos por especie (estandarizado por una transformación log), la variación al azar de estos factores (los procesos que regulan la ecología de la comunidad) dará por resultado la distribución normal del número de individuos por especie (Magurran, 1988; Krebs, 1989).

Para calcular los valores esperados de esta distribución hay que obtener los logaritmos de las abundancias de las especies ($x = \log n_i$) y obtener la media y la varianza de estos logaritmos. Media: $\bar{x} = \sum x/S$; Varianza: $\sigma^2 = \sum (x - \bar{x})^2/S$. En el caso de los murciélagos de la selva, ... $\bar{x} = 1.257$ y $\sigma^2 = 0.294$.

Cuadro 6. Número de especies de murciélagos esperadas para las tres primeras clases de abundancia de acuerdo a la serie logarítmica, en función de los datos de la selva (Cuadro 1).

Clase	Número de individuos	Fórmula	Número de especies esperadas	Número de especies esperadas por clase
1	1	αx	1.98	2.97
	2	$\alpha x^2/2$	0.99	
2	3	$\alpha x^3/3$	0.66	1.15
	4	$\alpha x^4/4$	0.49	
3	5	$\alpha x^5/5$	0.39	1.23
	6	$\alpha x^6/6$	0.32	
	7	$\alpha x^7/7$	0.28	
	8	$\alpha x^8/8$	0.24	

El siguiente paso es calcular $\gamma = \sigma^2 / (\bar{x} - x_0)$, donde x_0 es la línea de velo o el punto de ruptura de la curva gaussiana debido a que la información es incompleta para las especies raras. Esta línea de velo cae en el log 0.5, siendo éste el límite de clase inferior de la clase que contiene a aquellas especies para las cuales un solo individuo fue observado. $x_0 = -0.30103$, por lo que $\gamma = 0.294 / (1.257 + 0.30103) = 0.294 / 1.55803 = 0.189$

Obtenemos el valor del parámetro θ consultando la tabla de Cohen (Magurran, 1988). En este caso, $\theta = 0.01792$.

Estimamos μ_x y V_x (media y varianza) de x usando las siguientes ecuaciones:

$$\mu_x = \bar{x} - \theta(\bar{x} - x_0) = 1.257 - 0.01792(1.257 + 0.30103) = 1.257 - 0.028 = 1.229$$

$$V_x = \sigma^2 + \theta(\bar{x} - x_0)^2 = 0.294 + 0.01792(1.257 + 0.30103) = 0.294 + 0.044 = 0.338$$

Obtenemos la variable normal estandarizada,

$$Z_0 = \frac{X_0 - \mu_x}{\sqrt{V_x}}$$

Este valor del parámetro Z_0 se consulta en tablas estadísticas de Z para conocer la proporción de la curva normal que se encuentra por debajo de este valor de Z . En nuestro ejemplo a $Z \geq 2.63$ le corresponde un valor de $P = 0.0043$. Este valor se utiliza para obtener el número total de especies en la comunidad (S^*), a partir de la ecuación $S^* = S/(1-P)$. En el caso de los murciélagos, $S^* = 11/(1-0.0043) = 11.05$.

Una vez calculados estos valores, es posible estimar el número de especies esperadas para cada clase de abundancia. Para ello, obtenemos los estimados señalados en el siguiente Cuadro (nº 7).

Finalmente, los valores de especies esperadas se comparan con los valores las especies observadas en cada clase de abundancia mediante alguna prueba de bondad de ajuste.

Cuadro 7. Estimaciones para obtener las especies esperadas por clase de abundancia (para las tres primeras clases) de acuerdo a la distribución normal. Los datos corresponden a los murciélagos capturados en la selva (Cuadro 1). El límite superior estandarizado se obtiene como $(\text{LogL} - \mu_x)/\sqrt{V_x}$. Este valor estandarizado se utiliza para encontrar la proporción de la curva normal (P) que se encuentra por debajo de este valor (Tablas estadísticas de Z). La suma de las especies esperadas en cada clase se calcula multiplicando el valor de P encontrado en tablas por el valor de S*. El número de especies esperadas para cada clase se obtiene restando los valores sucesivos de la suma de especies.

Clase	Límite superior	Log del límite (LogL)	Límite estandarizado	Σ especies esperadas	Número de especies esperadas
Bajo la línea de velo	0.5	-0.301	-2.63	0.05	0.05
1	2.5	0.398	-1.43	0.84	0.79
2	4.5	0.653	-0.99	1.78	0.94
3	8.5	0.929	-0.52	3.33	1.55

El modelo de la vara quebrada

Fue propuesto por MacArthur (1957, citado por Magurran, 1988) y asume que los límites de los nichos ecológicos de las especies se establecen al azar, lo que al ilustrarse en una gráfica puede entenderse como una vara (el espacio del nicho dentro de una comunidad) quebrada al azar y simultáneamente en “S” piezas. Este modelo refleja un estado mucho más equitativo que los sugeridos por los modelos anteriores. Biológicamente, este modelo corresponde a una comunidad en la cual todas las especies colonizan simultáneamente y dividen un recurso único al azar (Pielou, 1975).

Al igual que en los casos de la serie logarítmica y de la log-normal, debemos ordenar a las especies en clases de abundancia (Cuadro 5). Posteriormente, calculamos el número de especies que se espera tengan un individuo, dos individuos, etc., mediante la siguiente fórmula:

$$S(n) = \frac{S(S-1)}{N} \left(1 - \frac{n}{N}\right)^{S-2}$$

Donde S(n) es el número de especies en la clase de abundancia con n individuos. Por ejemplo, el número de especies esperadas con un individuo para los murciélagos de la selva (Cuadro 3) es:

$$S(1) = \frac{11(11-1)}{493} \left(1 - \frac{1}{493}\right)^9 = \frac{110}{493} (1 - 0.002028)^9 = 0.2231(0.998)^9 = 0.219$$

Siguiendo el mismo procedimiento que con la serie logarítmica, obtenemos los valores de especies esperadas por clase de abundancia (0.434 para la clase 1, 0.418 para la clase 2, 0.792 para la clase 3, etc.) y comparamos estos valores con los datos observados mediante una prueba de bondad de ajuste.

2.1.2.2. Modelos no paramétricos

Chao 1

$$Chao\ 1 = S + \frac{a^2}{2b}$$

Es un estimador del número de especies en una comunidad basado en el número de especies raras en la muestra (Chao, 1984; Chao y Lee, 1992; Smith y van Belle, 1984). S es el número de especies en una muestra, a es el número de especies que están representadas solamente por un único individuo en esa muestra (número de “*singletons*”) y b es el número de especies representadas por exactamente dos individuos en la muestra (número de “*doubletons*”, Colwell, 1997; Colwell y Coddington, 1994). Para el caso de los murciélagos en el cultivo (Cuadro 2), una especie tiene un solo individuo (*D. tolteca*) y otra tiene dos individuos (*S. lilium*), de modo que el valor es:

$$Chao\ 1 = 7 + \frac{1^2}{2 \times 1} = 7 + \frac{1}{2} = 7.5$$

El estadístico Q

Se basa en la distribución de la abundancia de las especies pero en realidad no implica que los datos se ajusten a un modelo. En un sistema de coordenadas se representa en el eje “x” la abundancia de las especies en escala logarítmica y en el eje “y” el número acumulado de especies. El primer cuarto es la abundancia de especies en el punto en el que el número acumulado alcanza el 25% del total y el último cuarto es el punto en el que se encuentra el 75% del número acumulativo. Así, el estadístico Q es una medida de la pendiente de la curva de abundancia acumulativa de las especies entre el primer y el último cuarto, por lo que provee un índice de la diversidad de la comunidad sin considerar ni las especies muy abundantes ni las muy raras (Magurran, 1988). Calculado con el programa BIODIV (Baev y Penev, 1995), los valores del estadístico Q son de 2.13 para la selva y 1.16 para el cultivo.

2.1.2.3. Índices de abundancia proporcional

Peet (1974) clasificó estos índices de abundancia en índices de equidad, aquellos que toman en cuenta el valor de importancia de cada especie, e índices de heterogeneidad, aquellos que además del valor de importancia de cada especie consideran también el número total de especies en la comunidad. Sin embargo, cualquiera de estos índices enfatiza ya sea el grado de dominancia o la equidad de la comunidad, por lo que para fines prácticos resulta mejor clasificarlos en índices de dominancia e índices de equidad.

2.1.2.3.1 Índices de dominancia

Los índices basados en la dominancia son parámetros inversos al concepto de uniformidad o equidad de la comunidad. Toman en cuenta la representatividad de las especies con mayor valor de importancia sin evaluar la contribución del resto de las especies.

Índice de Simpson

$$\lambda = \sum p_i^2$$

donde:

p_i = abundancia proporcional de la especie i , es decir, el número de individuos de la especie i dividido entre el número total de individuos de la muestra.

Manifiesta la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una muestra sean de la misma especie. Está fuertemente influido por la importancia de las especies más dominantes (Magurran, 1988; Peet, 1974). Como su valor es inverso a la equidad, la diversidad puede calcularse como $1 - \lambda$ (Lande, 1996). Para los datos de nuestro ejemplo (Cuadro 1), el índice de Simpson para la selva es:

$$\lambda = 0.17^2 + 0.07^2 + 0.02^2 + 0.10^2 + 0.01^2 + 0.02^2 + 0.01^2 + 0.03^2 + 0.02^2 + 0.54^2 + 0.02^2 = 0.34$$

Serie de números de Hill

$$N_A = \sum (p_i)^{1/(1-A)}$$

Es una serie de números que permiten calcular el número efectivo de especies en una muestra, es decir, una medida del número de especies cuando cada especie es ponderada por su abundancia relativa (Hill, 1973; Magurran, 1988). De toda la serie, los más importantes son:

N_0 = número total de especies (S)

N_1 = número de especies abundantes = e^H

N_2 = número de especies muy abundantes = $1/\lambda$

Se dan en unidades de número de especies, aunque el valor de N_1 y N_2 puede ser difícil de interpretar. Conforme aumenta el número de especies se da menos peso a las especies raras y se obtienen valores más bajos para N_1 y N_2 (Hill, 1973).

De acuerdo a los datos del Cuadro 1, los valores de la serie de Hill para la selva son:

$$N_0 = S = 11$$

$$N_1 = e^{H'} = e^{1.53} (\text{ver índice de Shannon en el inciso 2.1.2.3.2.}) = 4.62$$

$$N_2 = 1/\lambda = 1/0.34 (\text{ver índice de Simpson arriba}) = 2.94$$

☛ Índice D de McIntosh

$$D = \frac{N - U}{N - \sqrt{N}}$$

donde

$$U = \sqrt{\sum n_i^2} \quad (i=1,2,3,\dots,S).$$

Es un índice de dominancia que resulta independiente de N (Magurran, 1988; Baev y Penev, 1995). Para los datos de murciélagos de la selva (Cuadro 1) el valor del índice es:

$$\begin{aligned} U &= \sqrt{84^2 + 35^2 + 9^2 + 50^2 + 4^2 + 8^2 + 5^2 + 15^2 + 8^2 + 265^2 + 10^2} = \\ &= \sqrt{81581} = 285.62 \end{aligned}$$

$$D = \frac{493 - 285.62}{493 - \sqrt{493}} = \frac{207.38}{470.80} = 0.44$$

☛ Índice de Berger-Parker

$$d = \frac{N_{\max}}{N}$$

donde $N_{\max}$ es el número de individuos en la especie más abundante. Un incremento en el valor de este índice se interpreta como un aumento en la equidad y una disminución de la dominancia (Magurran, 1988).

Para los datos de la selva (Cuadro 1), el índice tiene un valor de

$$d = \frac{265}{493} = 0.54$$

2.1.2.3.2. Índices de equidad

Algunos de los índices mas reconocidos sobre diversidad se basan principalmente en el concepto de equidad, por lo que se describen en esta sección. Al respecto se pueden encontrar discusiones profundas en Peet (1975), Camargo (1995), Smith y Wilson (1996) y Hill (1997).



Índice de Shannon-Wiener

$$H' = - \sum p_i \ln p_i$$

Expresa la uniformidad de los valores de importancia a través de todas las especies de la muestra. Mide el grado promedio de incertidumbre en predecir a que especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una colección (Magurran, 1988; Peet, 1974; Baev y Penev, 1995). Asume que los individuos son seleccionados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra. Adquiere valores entre cero, cuando hay una sola especie, y el logaritmo de S, cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Magurran, 1988).

En nuestro ejemplo (Cuadro 1), el índice de Shannon para la selva es:

$$\begin{aligned} H' = & - [(0.17 \ln 0.17) + (0.07 \ln 0.07) + (0.02 \ln 0.02) + (0.10 \ln 0.10) + \\ & (0.01 \ln 0.01) + (0.02 \ln 0.02) + (0.01 \ln 0.01) + 0.03 \ln 0.03) + (0.02 \ln 0.02) \\ & + (0.54 \ln 0.54) + (0.02 \ln 0.02)] = - [(-0.30) + (-0.19) + (-0.07) + \\ & (-0.23) + (-0.04) + (-0.07) + (-0.05) + (-0.11) + (-0.07) + (-0.33) + \\ & (-0.08)] = 1.53 \end{aligned}$$

Siguiendo este mismo procedimiento el valor del índice para el cultivo es de 1.49. Si utilizamos logaritmos base 10, los valores cambian a 0.666 para la selva y 0.649 para el cultivo.

Para probar la hipótesis nula de que las diversidades provenientes de las dos muestras (selva y cultivo, medidas con el índice de Shannon) son iguales, seguimos el procedimiento propuesto por Hutcheson en 1970 (citado por Zar, 1996):

- a. Para cada muestra se calcula el índice de diversidad ponderado (H_p) en función de la frecuencia de cada especie:

$$H_p = \frac{(N \log N) - (\sum f_i \log f_i)}{N}$$

donde

f_i = frecuencia (número de individuos) registrada para la especie i

Para el caso de la selva,

$$H_{p1} = \frac{(1327 - 999.37)}{493} = 0.6657$$

Para el cultivo, $H_{p2} = 2.3617$.

- b. Para cada muestra calculamos la varianza del índice de diversidad ponderado:

$$\text{var} = \frac{[\sum f_i \log^2 f_i - (\sum f_i \log f_i)^2]}{N^2}$$

Para el caso de la selva,

$$\text{var}_1 = \frac{2150.81 - (998745.6/493)}{243049} = 0.000514$$

Siguiendo este mismo procedimiento, el valor de la varianza para el cultivo es $\text{var}_2 = 0.00023$.

- c. Se calcula la diferencia de las varianzas de ambas muestras:

$$D_{\text{var}} = \sqrt{\text{var}_1 + \text{var}_2} = \sqrt{0.000744} = 0.2728$$

- d. Se obtiene el valor de t

$$t = \frac{Hp_1 - Hp_2}{D_{\text{var}}} = \frac{-1.696}{0.2728} = -62.207$$

- e. Calculamos los grados de libertad asociados con el valor de t :

$$g.l. = \frac{(\text{var}_1 + \text{var}_2)^2}{(\text{var}_1^2/N_1) + (\text{var}_2^2/N_2)}$$

En el ejemplo, $g.l. = 723$.

- f. Buscamos en tablas estadísticas el valor de la distribución de t para los grados de libertad calculados: $t_{0.05(2)723} = 1.96$. Como el valor de t obtenido (62.207) es mayor que el valor de t en tablas, rechazamos la hipótesis nula y concluimos que la diversidad de murciélagos en la selva no es igual que la diversidad de murciélagos en el cultivo.

Equidad de Pielou

$$J' = \frac{H'}{H'_{\text{max}}}$$

donde $H'_{\text{max}} = \ln(S)$.

Mide la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada. Su valor va de 0 a 0.1, de forma que 0.1 corresponde a situaciones donde todas las especies son igualmente abundantes (Magurran, 1988).

Para los datos de la selva este índice tiene valor de

$$J' = \frac{1.53}{\ln(11)} = \frac{1.53}{2.40} = 0.64$$

☛ Índice de Brillouin

$$HB = \frac{\ln N! - \sum \ln N_i!}{N}$$

Es útil cuando toda la población ha sido censada o cuando la aleatoriedad de la muestra no puede garantizarse (por ejemplo cuando las especies son atraídas diferencialmente al objeto de captura). Su valor es menor al del índice de Shannon-Wiener porque no hay incertidumbre: describe una colección conocida (Magurran, 1988). En el ejemplo de murciélagos (Cuadro 1), el valor de este índice para la selva es de 1.49.

☛ Equidad de Brillouin

$$E = \frac{HB}{HB_{\max}}$$

donde

$$HB_{\max} = \frac{1}{N} \ln \frac{N!}{([N/S]!)^{S-r} ([N/S] + 1)!^r}$$

con $[N/S]$ siendo la integral de N/S y $r = N - S[N/S]$. Para los datos del (Cuadro 1), los valores de este índice calculados con el programa BIODIV (Baev y Penev, 1995) son de 0.637 para la selva y 0.767 para el cultivo.

☛ Índice de equidad de Bulla

$$E = \frac{O - 1/S}{1 - 1/S}$$

donde $O = 1 - \frac{1}{2} \sum |p_i - 1/S|$ es el solapamiento entre la distribución observada y una distribución teórica con equidad perfecta y el mismo número de especies que la distribución observada. Este índice ha sido duramente criticado por su ambigüedad (Molinari, 1996).

Muchos otros índices de equidad pueden calcularse a partir de los ya mencionados, como los que se describen a continuación.

☛ Índice de equidad de Hill

$$E' = \frac{N_2}{N_1}$$

donde N_1 y N_2 (ver índices de dominancia en el inciso 2.1.2.3.1) son los números de la serie de Hill (Hill, 1973). Sin embargo, este índice puede causar malentendidos en algunos casos particulares: alcanza valores altos cuando la equidad es alta (dos o mas especies co-dominan la comunidad) o bien cuando una especie incipientemente domina a la comunidad (Baev y Penev, 1995).

Para los valores de la selva (ver inciso 2.1.2.3.1):

$$E' = \frac{2.94}{4.62} = 0.64$$

☛ Índice de equidad de Alatalo

$$F = \frac{N^2 - 1}{N - 1}$$

Este índice no es recomendable porque al utilizarse en comparaciones tiende a sobrevalorar marcadamente la equidad y tiene una relación no lineal con ésta (Molinari, 1989, 1996). Tomando los valores de Hill para la selva (ver inciso 2.1.2.3.1):

$$F = \frac{2.94 - 1}{4.62 - 1} = \frac{1.94}{3.62} = 0.54$$

☛ Índice de equidad de Molinari

$$G = \begin{cases} [(\arcseno F) / 9] F, & \text{cuando } F > \frac{1}{2} \\ F^3, & \text{cuando } F < \frac{1}{2} \end{cases}$$

G es una variante calibrada del índice F de Alatalo. Calculado con el programa BIODIV (Baev y Penev, 1995) para los datos de la selva este índice tiene un valor de 0.162.

2.2. MEDICIÓN DE LA DIVERSIDAD BETA

La diversidad beta o diversidad entre hábitats es el grado de reemplazamiento de especies o cambio biótico a través de gradientes ambientales (Whittaker, 1972). A diferencia de las diversidades alfa y gamma que pueden ser medidas fácilmente en función del número de especies, la medición de la diversidad beta es de una dimensión diferente porque está basada en proporciones o diferencias (Magurran, 1988). Estas proporciones pueden evaluarse con base en índices o coeficientes de similitud, de disimilitud o de distancia entre las muestras a partir de datos cualitativos (presencia-ausencia de especies) o cuantitativos (abundancia proporcional de cada especie medida como número de individuos, biomasa, densidad, cobertura, etc.), o bien con índices de diversidad beta propiamente dichos (Magurran, 1988; Wilson y Shmida, 1984). Para ordenar en este texto las medidas de diversidad beta, se clasifican según se basen en la disimilitud entre muestras o en el reemplazo propiamente dicho (Figura 4).

2.2.1 Índices de similitud/disimilitud

Expresan el grado en el que dos muestras son semejantes por las especies presentes en ellas, por lo que son una medida inversa de la diversidad beta, que se refiere al cambio de especies entre dos muestras (Magurran, 1988; Baev y Penev, 1995; Pielou, 1975). Sin embargo, a partir de un valor de similitud (s) se puede calcular fácilmente la disimilitud (d) entre las muestras: $d=1-s$ (Magurran, 1988). Estos índices pueden obtenerse con base en datos cualitativos o cuantitativos directamente o a través de métodos de ordenación o clasificación de las comunidades (Baev y Penev, 1995).

2.2.1.1. Índices con datos cualitativos

Coeficiente de similitud de Jaccard

$$I_J = \frac{c}{a + b - c}$$

donde

a = número de especies presentes en el sitio A

b = número de especies presentes en el sitio B

c = número de especies presentes en ambos sitios A y B

El intervalo de valores para este índice va de 0 cuando no hay especies compartidas entre ambos sitios, hasta 1 cuando los dos sitios tienen la misma composición de especies. Si consideramos los datos de la selva como sitio A y el cultivo como sitio B, entonces $a = 11$, $b = 7$ y $c = 7$.

$$I_J = \frac{7}{11+7-7} = \frac{7}{11} = 0.636$$

☛ **Coefficiente de similitud de Sørensen (Czekanovski-Dice-Sørensen)**

$$I_S = \frac{2c}{a+b}$$

Relaciona el número de especies en común con la media aritmética de las especies en ambos sitios (Magurran, 1988).

Siguiendo la comparación entre selva y cultivo,

$$I_S = \frac{2 \times 7}{11+7} = \frac{14}{18} = 0.778$$

☛ **Índice de Sokal y Sneath**

$$I_{SS} = \frac{c}{2(c+b+a)-c}$$

En este caso a = número de especies presentes solamente en el sitio A (exclusivas) y b = número de especies presentes sólo en el sitio B. Para los datos del ejemplo,

$$I_{SS} = \frac{7}{2(7+0+4)-7} = \frac{7}{15} = 0.467$$

☛ **Índice de Braun-Blanquet**

$$I_{B-B} = \frac{c}{c+b}$$

siendo $b \geq a$. Para este caso, b sigue siendo el número de especies exclusivas del sitio B, y debemos tomar como el sitio B al que tenga mayor número de especies. En el ejemplo, B debe ser la selva. Entre la selva y el cultivo:

$$I_{B-B} = \frac{7}{7+4} = 0.636$$

☛ **Índice de Ochiai-Barkman**

$$I_{O-B} = \frac{c}{\sqrt{(c+b)(c+a)}}$$

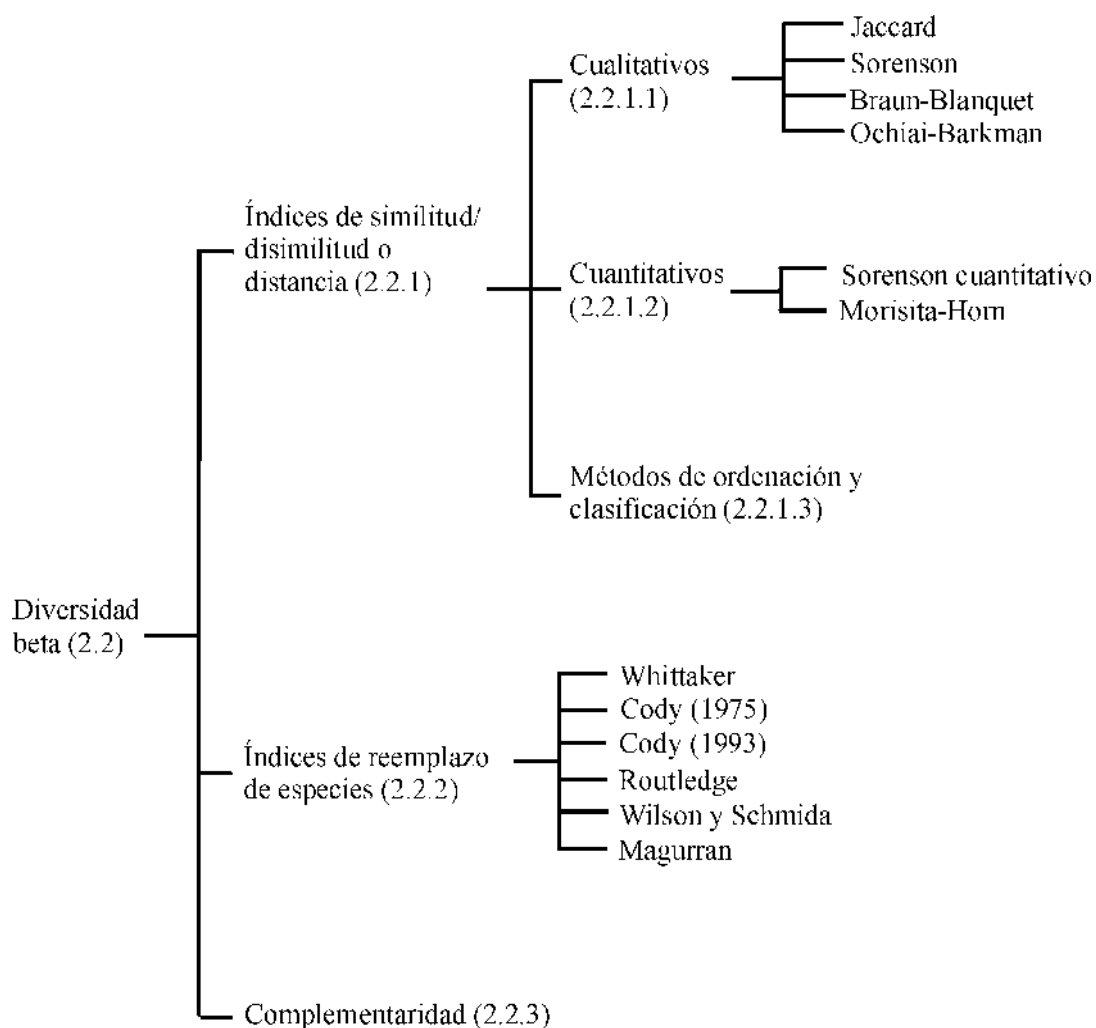


Figura 4. Clasificación de los métodos de medición de la diversidad beta. Los números indican la sección correspondiente en el texto.

Al igual que en los dos índices anteriores, a = número de especies exclusivas del sitio A y b = número de especies exclusivas del sitio B. Para la comparación entre los datos de la selva y el cultivo,

$$I_{O-B} = \frac{7}{\sqrt{(7+4)(7+0)}} = \frac{7}{\sqrt{77}} = \frac{7}{8.77} = 0.798$$

Otros índices similares pueden encontrarse en Baev y Penev (1995).

2.2.1.2. Índices con datos cuantitativos

☛ Coefficiente de similitud de Sørensen para datos cuantitativos

$$I_{Scuant} = \frac{2 pN}{aN + bN}$$

donde

aN = número total de individuos en el sitio A

bN = número total de individuos en el sitio B

pN = sumatoria de la abundancia mas baja de cada una de las especies compartidas entre ambos sitios (Magurran, 1988).

Para la comparación de la selva (sitio A) y el cultivo (sitio B):

$aN = 493$, $bN = 230$ y $pN = 48 + 35 + 9 + 1 + 3 + 62 + 2 = 160$.

$$I_{Scuant} = \frac{2(160)}{493 + 230} = \frac{320}{723} = 0.443$$

☛ Índice de Morisita-Horn

$$I_{M-H} = \frac{2 \sum (an_i \times bn_j)}{(da + db) aN \times bN}$$

donde

an_i = número de individuos de la i -ésima especie en el sitio A

bn_j = número de individuos de la j -ésima especie en el sitio B

$da = \sum an_i^2 / aN^2$

$db = \sum bn_j^2 / bN^2$

Este índice está fuertemente influido por la riqueza de especies y el tamaño de las muestras, y tiene la desventaja de que es altamente sensible a la abundancia de la especie más abundante (Magurran, 1988; Baev y Penev, 1995).

Siguiendo el ejemplo:

$$\sum(an_i bn_j) [(84 \times 48) + (35 \times 56) + \dots + (10 \times 2)] = 22983$$

$$da = (84^2 + 35^2 + \dots + 10^2) / 493^2 = 81,581 / 243,049 = 0.336$$

$$db = (48^2 + 56^2 + \dots + 2^2) / 230^2 = 12,662 / 52,900 = 0.239$$

Entonces,

$$I_{M-H} = \frac{2(22983)}{(0.336 + 0.239)(493 \times 230)} = 0.705$$

2.2.1.3. *Diversidad beta con métodos de ordenación y clasificación*

Los métodos multivariados de ordenación y clasificación han sido empleados en ecología para diferentes propósitos, uno de ellos es la medición de la diversidad beta. Se basan en el análisis de matrices de datos que pueden ser de dos tipos (Baev y Penev, 1995):

1. Análisis tipo R: se ordenan las especies en un espacio definido originalmente por las muestras.
2. Análisis tipo Q: se ordenan las muestras en un espacio definido originalmente por las especies.

Para el caso de la medición de la diversidad beta, se utilizan análisis tipo Q en los que las muestras son las diferentes comunidades y se ordenan según las especies registradas en cada una de ellas (Baev y Penev, 1995). Las matrices pueden hacerse con datos cualitativos (presencia-ausencia) o cuantitativos (abundancia proporcional) de las especies y a partir de estos datos se obtienen valores de similitud o disimilitud con índices como los mencionados anteriormente, o bien se calcula la distancia entre las comunidades con diferentes tipos de medidas, de las cuales la más común es la distancia euclidiana y las derivadas de ella (Magurran, 1988; Baev y Penev, 1995).

$$D.E. = \sqrt{\sum (X_{ij} - X_{ik})^2}$$

donde:

X_{ij} = valor de la especie i para el hábitat j

X_{ik} = valor de la especie i para el hábitat k

En la ordenación no se suponen discontinuidades entre los hábitats y éstos se agrupan en series ecológicas o sistemas de coordenadas para reducir patrones complejos a formas simples e interpretables (Baev y Penev, 1995). El método de ordenación más frecuentemente utilizado para la medición de la diversidad beta es el análisis de componentes principales (ACP), con el cual se hace una transformación de los datos originales de las especies para obtener un nuevo conjunto de variables no correlacionadas entre sí (ortogonales), llamadas componentes principales. Los mismos son calculados en un orden de importancia decreciente de tal forma que unos cuantos de los primeros componentes expliquen la mayor parte de la variación en los datos originales (Baev y Penev, 1995). Las comunidades se ubican en un espacio determinado por estos componentes. Montaña y Ezcurra (1991) encuentran una mayor eficiencia de los análisis de componentes principales basados en datos cualitativos (presencia-ausencia de especies) cuando se hacen muestreos en ambientes con alta heterogeneidad (diversidad beta), mientras que los datos cuantitativos son mejor aprovechados en situaciones con heterogeneidad baja. Una variable del análisis de componentes principales consiste en ubicar tanto las comunidades como las especies en una sola gráfica llamada biplano ("biplot") de tal forma que se asocian los valores de diversidad alfa (medida con el índice de Simpson) y de diversidad beta (medida con la distancia euclidiana) con las principales especies contribuyentes al análisis (Ter Braak, 1983). Otros métodos de ordenación, el análisis de correspondencias (que ordena hábitats y especies de manera simultánea) y el análisis de correspondencias sin tendencia, pueden también ser útiles para la medición de la diversidad beta.

Con los métodos de clasificación se agrupan las comunidades en conjuntos de alta similitud interna y discontinuos con respecto a los otros tipos de hábitat (Baev y Penev, 1995). No son comúnmente utilizados para medir el reemplazo de especies porque suponen la falta de continuidad entre las comunidades, lo cual raramente puede

asegurarse. Algunos de éstos métodos son el análisis de información, vecino más cercano, centroide y promedios entre grupos (Baev y Penev, 1995).

$$\beta = \frac{\text{Número total de muestras en el conjunto}}{\text{Número promedio de muestras ocupadas por una especie}}$$

2.2.2. Índices de reemplazo de especies

Estos índices proporcionan un valor de diversidad beta en el sentido biológico descrito por Whittaker (1972). Se basan en datos cualitativos (presencia-ausencia de las especies). Una descripción más detallada de los mismos y ejemplos desarrollados se pueden encontrar en Wilson y Shmida (1984) y Magurran (1988), entre otros.



Índice de Whittaker

Whittaker (1972) describe la diversidad gamma como la integración de las diversidades beta (β) y alfa (α), por lo que beta puede calcularse como la relación γ/α , es decir,

$$\beta = \frac{S}{\alpha - 1}$$

donde

S = Número de especies registradas en un conjunto de muestras (diversidad gamma)

α = Número promedio de especies en las muestras (alfa promedio)

El valor de diversidad beta entre los murciélagos de la selva y el cultivo (Cuadro 1) es:

$$\beta = \frac{11}{9 - 1} = 1.375$$

Este índice ha probado ser el más robusto para medir el reemplazo entre comunidades (Wilson y Schmida, 1984; Magurran, 1988). Considerando el número de muestras (hábitats, localidades) este índice puede calcularse como:

Para la selva y el cultivo,

$$\beta = \frac{2}{1.64} = 1.22$$

Schluter y Ricklefs (1993) derivan una versión de este índice:

$$\beta = \frac{1}{\text{Número promedio de muestras ocupadas por una especie}}$$

En el ejemplo,

$$\beta = \frac{1}{1.64} = 0.61$$

☛ Índice de Cody (1975)

$$\beta = \frac{g(H) + p(H)}{2}$$

donde

$g(H)$ = número de especies ganadas a través de un gradiente de comunidades

$p(H)$ = número de especies perdidas a través del mismo gradiente

Este índice tiene un efecto aditivo entre sus componentes pero no es independiente de la riqueza de especies. Si la selva y el cultivo (Cuadro 1) estuvieran de forma contigua en un gradiente, al pasar del cultivo hacia la selva la diversidad beta sería:

$$\beta = \frac{4 + 0}{2} = 2$$

☛ Índice de Cody (1993)

$$\beta = 1 - \frac{c(a + b)}{2ab}$$

Utilizando la misma terminología del inciso 2.2.1.1, la diversidad beta entre la selva y el cultivo sería:

$$\beta = 1 - \frac{7(11 + 7)}{2(11)(7)} = 1 - \frac{126}{154} = 0.182$$

☛ Índice de Routledge

$$\beta = \frac{S^2}{2r + S} - 1$$

donde

r = número de pares de especies con distribuciones solapadas, si son dos sitios r es el número de especies comunes a los dos sitios ($r = c$).

Este índice toma en cuenta tanto la riqueza total de especies en todas las muestras (gamma) como el grado de solapamiento entre las especies (Magurran, 1988). La diversidad beta entre selva y cultivo (Cuadro 1) es

$$\beta = \frac{11^2}{(2 \times 7) + 11} - 1 = \frac{121}{25} - 1 = 3.84$$

☛ Índice de Wilson y Schmida (1984)

$$\beta = \frac{g(H) + p(H)}{2\bar{\alpha}}$$

Se basa en los términos de especies ganadas y perdidas a lo largo de un transecto según el índice de Cody (1975) y el valor promedio de la riqueza de las muestras (alfa promedio) del índice de Whittaker (1972). Nuevamente, si la selva y el cultivo (Cuadro 1) estuvieran de forma contigua en un gradiente, al pasar del cultivo hacia la selva la diversidad beta sería:

$$\beta = \frac{14 + 0}{2(9)} = 0.22$$

☛ Índice de Magurran (1988)

$$\beta = (a + b) (1 - I_j)$$

donde

I_j = similitud entre los sitios A y B medida con el índice de Jaccard (inciso 2.2.1.1)

Con este índice el valor de la diversidad beta aumenta conforme el número de especies en los dos sitios aumenta y también cuando se vuelven más diferentes. La diversidad beta entre la selva y el cultivo (Cuadro 1) es:

$$\beta = (11 + 7) (1 - 0.636) = 18(0.364) = 6.55$$

Otra forma de medir la diversidad beta ha sido con base en la relación entre el número de especies y el área. Esta relación se describe con una línea recta cuando ambas variables están en escala logarítmica. La pendiente de esta línea puede atribuirse al reemplazo de especies (Harte *et al.*, 1999).

Un aspecto poco explorado es el cambio en la composición de especies en el tiempo (diversidad beta temporal). En comunidades inestables, donde frecuentemente entran especies provenientes de comunidades cercanas, la diversidad beta temporal puede ser muy importante (Moreno, 2000; Moreno y Halffter, 2001).

2.2.3. Complementariedad

El concepto de complementariedad se refiere al grado de disimilitud en la composición de especies entre pares de biotas (Colwell y Coddington, 1994). Para obtener el valor de complementariedad obtenemos primero dos medidas:

- I. La riqueza total para ambos sitios combinados:

$$S_{AB} = a + b - c$$

donde a es el número de especies del sitio A, b es el número de especies del sitio B, y c es el número de especies en común entre los sitios A y B.

- II. El número de especies únicas a cualquiera de los dos sitios:

$$U_{AB} = a + b - 2c$$

A partir de estos valores calculamos la complementariedad de los sitios A y B como:

$$C_{AB} = \frac{U_{AB}}{S_{AB}}$$

Así, la complementariedad varía desde cero, cuando ambos sitios son idénticos en composición de especies, hasta uno, cuando las especies de ambos sitios son completamente distintas (Colwell y Coddington, 1994). Para obtener la complementariedad de murciélagos entre la selva y el cultivo (Cuadro 1) calculamos:

$$S_{AB} = 11 + 7 - 7 = 11$$

$$U_{AB} = 11 + 7 - (2 \times 7) = 18 - 14 = 4$$

$$C_{AB} = 4 / 11 = 0.36$$

Podemos expresar este valor como el porcentaje de especies de murciélagos que son complementarias entre la selva y el cultivo (36%).

2.3. MEDICIÓN DE LA DIVERSIDAD GAMMA

Whittaker (1972) define la diversidad gamma como la riqueza en especies de un grupo de hábitats (un paisaje, un área geográfica, una isla) que resulta como consecuencia de la diversidad alfa de las comunidades individuales y del grado de diferenciación entre ellas (diversidad beta). Desgraciadamente, la mayoría de los esfuerzos realizados para medir la biodiversidad en áreas que incluyen más de un tipo de comunidad se limitan a presentar listas de especies de sitios puntuales (diversidad alfa), describiendo la diversidad regional (gamma) únicamente en términos de números de especies, o bien con cualquier otra medida de diversidad alfa. Algunos estudios llegan a hacer comparaciones entre los sitios (diversidad beta), pero no incluyen esta información en una medida de la biodiversidad basada tanto en alfa como en beta.

Schluter y Ricklefs (1993) proponen la medición de la diversidad gamma con base en los componentes alfa, beta y la dimensión espacial:

Gamma =

= diversidad alfa promedio x diversidad beta x dimensión de la muestra

donde:

diversidad alfa promedio = número promedio de especies en una comunidad

diversidad beta = inverso de la dimensión específica, es decir, $1/\text{número promedio de comunidades ocupadas por una especie}$

dimensión de la muestra = número total de comunidades.

Si el paisaje estuviera conformado únicamente por parches de selva y cultivos, la diversidad gamma de murciélagos de acuerdo a esta fórmula es:

$$\text{Gamma} = 9 \times 0.61 \times 2 = 10.98$$

De esta forma, el valor de diversidad gamma obtenido está expresado en número de especies y considera los elementos biológicos analizados originalmente por Whittaker (1972). Su valor suele aproximarse al número total de especies registradas en todas las comunidades

Lande (1996) deriva tres fórmulas para la diversidad gamma, la primera basada en la riqueza de especies (ver inciso 2.1.1.1), la segunda en el índice de Shannon (ver inciso 2.1.2.3.2) y la tercera en el índice de Simpson (ver inciso 2.1.2.3.1). Estas fórmulas dividen el valor de la diversidad gamma en dos componentes aditivos y positivos: diversidad dentro de las comunidades (alfa) y diversidad entre comunidades (beta), de forma que:

$$\text{Gamma} = \text{alfa promedio} + \text{beta}$$

☛ Cálculo basado en la riqueza de especies

$$Beta = \sum_j q_j (S_T - S_j)$$

donde

q_j = peso proporcional de la comunidad j , basado en su área o cualquier otra medida de importancia relativa.

S_T = Número total de especies registradas en el conjunto de comunidades.

S_j = Número de especies registradas en la comunidad j .

Suponiendo que tenemos un paisaje con solamente dos tipos de comunidades, selva y cultivo, donde la selva ocupa el 20% y el cultivo el 80% del área, la diversidad gamma de murciélagos, de acuerdo a los datos del Cuadro 1, sería:

$$Gamma = alfa \text{ promedio} + beta$$

$$Gamma = 9 + [0.20(11-11) + 0.80(11-7)] = 9 + (0 + 3.2)$$

$$Gamma = 9 + 3.2 = 12.2$$

En este caso encontramos que la diversidad alfa comprende el 73.77% y la diversidad beta el 26.23% de la diversidad gamma del paisaje.

☛ Cálculo basado en el índice de Shannon

Siguiendo el mismo ejemplo, calculamos la diversidad beta como:

$$H'beta = -\sum_i P_i \ln P_i - \sum_j q_j H_j$$

donde

$$P_i = \sum_j q_j p_{ij}$$

que representa la frecuencia promedio de la especie i en el conjunto de comunidades, ponderada en función de la importancia de las comunidades (q_j). Por ejemplo, para la primera especie del Cuadro 1, *Artibeus jamaicensis*,
 $P_i = (0.17 \times 0.20) + (0.21 \times 0.80) = 0.20$.

La primera parte de la fórmula se deriva en función de estos promedios por especie:

$$\begin{aligned} -\sum_j P_i \ln P_i &= \\ &= -[(0.20 \ln 0.20) + (0.21 \ln 0.21) + \dots + (0.01 \ln 0.02)] \\ &= -[(0.20 \times -1.60) + (0.21 \times -1.57) + \dots + (0.01 \times -4.51)] \\ &= -[(-0.32) + (-0.33) + \dots + (-0.05)] = 1.62 \end{aligned}$$

La segunda parte de la fórmula utiliza el índice de Shannon calculado para cada comunidad, y el valor de importancia de las comunidades:

$$\sum_j q_j H_j = (0.20 \times 1.53) + (0.80 \times 1.49) = 0.306 + 1.192 = 1.498$$

Por lo tanto, $H'beta = 1.62 - 1.498 = 0.122$

Como el promedio del índice de Shannon para las comunidades ($H'alfa$) es 1.51, entonces:

$$H'_{\text{gamma}} = 1.51 + 0.122 = 1.632$$

En este caso, la diversidad gamma está conformada en un 92.52% por la diversidad alfa y un 7.48% por la diversidad beta.



Cálculo basado en el índice de Simpson

Como el índice de Simpson (λ) refleja el grado de dominancia en una comunidad, la diversidad de la misma puede calcularse como $D = 1 - \lambda$. En este caso, la diversidad beta se calcula como:

$$\text{Beta} = \sum_j q_j \lambda_j - \sum_i P_i^2$$

Para el ejemplo,

$$\sum_j q_j \lambda_j = (0.20 \times 0.34) + (0.80 \times 0.24) = 0.068 + 0.192 = 0.26.$$

$$\sum_i P_i^2 = 0.20^2 + 0.21^2 + \dots + 0.01^2 = 0.23.$$

$$\text{Beta} = 0.26 - 0.23 = 0.03$$

$$\text{Alfa} = \frac{(1 - \lambda_{\text{selva}}) + (1 - \lambda_{\text{cultivo}})}{2} = \frac{(1 - 0.34) + (1 - 0.24)}{2} = \frac{0.66 + 0.76}{2} = 0.71$$

$$\text{Gamma} = 0.71 + 0.03 = 0.74$$

Así, la diversidad alfa tiene una contribución del 95.95% y la diversidad beta del 4.05% a la diversidad gamma del paisaje.

Una medida interesante de la biodiversidad en áreas con distintas comunidades es el “índice de integridad de la biodiversidad” (IB) propuesto por Majer y Beeston (1996), que evalúa el grado de conservación de la biodiversidad original en una unidad de área. Este índice es el producto de una medida de diversidad para un elemento particular del paisaje y el área que este elemento ocupa. Para ello, primero se estandariza el área donde se hará el muestreo y se registra el número de especies para cada elemento del paisaje. Se asigna un valor de 1.0 a la comunidad original; si el 100% del área del paisaje estuviera en un estado prístino, entonces el índice de integridad sería: $IB = 100 \times 1.0 = 1$. En el caso de un paisaje fragmentado con solo un 40% del área prístina, 40% del área cubierta por una comunidad que permitiera la existencia solamente de la mitad (0.5) de las especies, y 20% del área cubierta por una comunidad que permitiera la existencia solamente de la cuarta parte (0.25) de las especies, entonces el índice de integridad del paisaje sería: $IB = (40 \times 1.0) + (40 \times 0.5) + (20 \times 0.25) = 65$. Esto significa una pérdida de 35 unidades de la integridad de la biodiversidad.

Hay que resaltar que este índice de integridad mide únicamente la pérdida de especies como consecuencia de la reducción de la comunidad original, pero no considera la llegada de nuevas especies que se benefician con el cambio en los ecosistemas, como puede ser el caso de especies asociadas a las actividades humanas.

2.4. ¿CUÁL ES EL MEJOR MÉTODO PARA MEDIR LA DIVERSIDAD DE ESPECIES?

La respuesta a esta pregunta es sencilla: no existe *un* mejor método. Como se ha desglosado en este texto, la diversidad de especies tiene distintas facetas y para cada faceta hay que buscar la aproximación más apropiada. La selección del método a emplearse debe considerar:

- a. El nivel de la biodiversidad que se quiere analizar: dentro de comunidades (diversidad alfa), entre comunidades (diversidad beta), o para un conjunto de comunidades (diversidad gamma).
- b. El grupo biológico con que se esté trabajando, la disponibilidad de datos y los trabajos previos con el mismo grupo. Para algunos taxa o bajo ciertas condiciones ambientales no es posible contar con datos cuantitativos o sistematizados. Además, resulta aconsejable utilizar los métodos que han sido aplicados con anterioridad en investigaciones con el mismo grupo taxonómico, o proporcionar los datos necesarios para aplicarlos, a fin de permitir comparaciones.
- c. Las restricciones matemáticas de algunos índices y los supuestos biológicos en los que se basan. En ciertos casos particulares, por ejemplo si los datos reales no tienen una distribución dada, no será válido aplicar métodos paramétricos.

Para la diversidad alfa es preciso definir aún mas el aspecto biológico que se quiera describir: el número de especies (riqueza) o la estructura de la comunidad (dominancia, equidad, o riqueza y equidad en conjunto).

Si el propósito es simplemente comparar números de especies, la riqueza específica (S) es la mejor expresión y la más sencilla, aunque dependa del tamaño de la muestra. Para eliminar este sesgo, es recomendable utilizar, de forma conjunta con la riqueza específica, funciones de acumulación de especies o métodos no paramétricos que permiten extrapolar tamaños de muestra para observar la tendencia de la riqueza específica. De esta forma, la medida de riqueza de especies puede compararse entre comunidades aunque el tamaño de las muestras no sea el mismo.

En cuanto a la diversidad con base en la abundancia proporcional de las especies, el índice de Shannon y el de equidad de Pielou son índices populares para medir la equidad y su relación con la riqueza de especies. Sin embargo, ambos han sido duramente criticados principalmente porque 1) su interpretación biológica es difícil, y 2) la transformación logarítmica de los datos representa limitaciones matemáticas (Hurlbert, 1971; Baev y Penev, 1995). Por su parte, el índice de Simpson es de uso común para medir el grado de dominancia de unas cuantas especies en la comunidad, y su inverso representa por lo tanto la equidad (Magurran, 1988).

Al parecer, los tres primeros números de Hill (1973) son parámetros muy recomendables actualmente (Peet, 1974; Magurran, 1988; Molinari, 1989; Ludwig y Reynolds, 1988; Baev y Penev, 1995). En su conjunto, estos tres valores dan una idea clara tanto de la riqueza como de la dominancia y/o equidad de la comunidad. Además, es preferible trabajar con índices como estos que miden entidades biológicas reales y no otras medidas de información, como bits en el caso del índice de Shannon.

Sin embargo, esto no significa que otros estadísticos de diversidad no sean los mejores en casos particulares. Tampoco se debe caer en la tentación de utilizar diversos parámetros para analizar el mismo conjunto de datos de forma que unos con otros puedan resultar redundantes. Los índices en sí mismos no son más que herramientas matemáticas para describir y comparar, en este caso, la diversidad de especies. Uno debe ser cauteloso y objetivo al analizar los puntos a, b y c antes mencionados para seleccionar él (los) índice(s) que nos ayude(n) a responder de mejor manera la pregunta biológica a tratar.

Para los casos de diversidades beta y gamma, no existen a la fecha suficientes casos que ejemplifiquen las bondades y desventajas de cada método. A diferencia de los estudios sobre diversidad alfa, estos otros dos niveles de la diversidad de especies no han tenido todavía gran desarrollo. Será necesario contar con casos específicos antes de extender recomendaciones generales. Sin embargo, los puntos b y c arriba señalados pueden ser un buen principio para seleccionar el método adecuado.

2.5. MEDIDAS DE DIVERSIDAD FILOGENÉTICA

Todos los métodos descritos en los incisos anteriores describen la diversidad de especies pero tienen una gran limitación: consideran a todas las especies de igual manera, sin tomar en cuenta las diferencias evolutivas entre ellas. Este aspecto es resuelto con medidas de diversidad que cuantifican la diferencia o singularidad filogenética (genealógica) de los organismos, como son el índice de singularidad taxonómica, la riqueza de caracteres y la combinación de caracteres. La metodología y descripción teórica de estas medidas se pueden encontrar en Faith (1992 y 1996), Humphries *et al.* (1995), Vane-Wright *et al.* (1991) y Martín-Piera (1997).

Este tipo de medidas considera qué tan diferentes o singulares son los organismos, con base en sus relaciones genealógicas (ancestro-descendiente) y los diferentes modelos de evolución de genes o caracteres. Puesto que los genes y los caracteres que codifican son heredables, es posible estimar la biodiversidad mediante medidas filogenéticas, basadas en las relaciones genealógicas (jerárquicas) entre los organismos, y en modelos de evolución de genes y caracteres (Martín-Piera, 1997).

3. MÉTODOS DE MEDICIÓN AL NIVEL DE COMUNIDADES



3. MÉTODOS DE MEDICIÓN AL NIVEL DE COMUNIDADES

Recientemente se ha resaltado la necesidad de incrementar las aproximaciones al nivel de comunidades y paisajes, más que las aproximaciones basadas en las especies, para mantener la mayor parte de la diversidad biológica existente (ver por ejemplo Franklin, 1993). Bajo una perspectiva de comunidades, además de conservar a las especies que viven en ellos, se conservan los procesos y los hábitats.

Una comunidad representa un conjunto de especies interrelacionadas que coexisten en un espacio y un tiempo determinados. La diversidad biológica al nivel de comunidades se analiza mediante las técnicas de ecología del paisaje (Turner y Gardner, 1991).

Un paisaje se define como un área terrestre heterogénea integrada por un conjunto de comunidades que interactúan y se repiten de forma similar (Forman, 1995; Forman y Godron, 1986). El paisaje es resultado de tres mecanismos: procesos geomorfológicos que tienen lugar en períodos de tiempo muy largos, patrones de colonización de los organismos, y perturbaciones locales en las comunidades puntuales (Forman y Godron, 1986). La ecología del paisaje enfatiza escalas espaciales amplias y los efectos ecológicos del patrón espacial de las comunidades (Farina, 1998). Específicamente considera a) la estructura de los paisajes: las relaciones espaciales entre los distintos ecosistemas o “elementos” presentes, esto es, la distribución de la energía, materiales y especies con relación a los tamaños, formas, números, tipos y configuraciones de los ecosistemas; b) su función: las interacciones entre los elementos espaciales (flujos de energía, materiales y especies entre las comunidades); y c) su cambio: la alteración en la estructura y función del mosaico ecológico en el tiempo (Farina, 1998).

La diversidad al nivel de comunidades puede analizarse, al igual que la diversidad alfa de especies, como la riqueza (número de comunidades distintas presentes en un paisaje) o la estructura (proporción de cada comunidad dentro de un paisaje). Este segundo componente se refiere al grado de heterogeneidad dentro de los paisajes. Para ello, en ecología del paisaje se han desarrollado distintas aproximaciones cuantitativas, la mayoría de ellas basadas en la teoría de la información (Turner y Gardner, 1991). Por ejemplo, el análisis de la diversidad de comunidades en un paisaje o región puede medirse, de manera análoga a la diversidad de especies en una comunidad, con el índice de Shannon-Wiener (sección 2.1.2.3.2). De esta forma, el índice sería:

$$H' = - \sum p_i \ln p_i$$

donde p_i es la proporción relativa (área) de cada comunidad dentro del paisaje.

Para una visión más amplia de la ecología del paisaje y los métodos para evaluar la heterogeneidad (diversidad) dentro de paisajes ver Forman y Godron (1986), Forman (1995), Turner y Gardner (1991), Farina (1998), entre otros.

CONCLUSIÓN



CONCLUSIÓN

El concepto de diversidad biológica o biodiversidad ha sido ampliamente utilizado en el discurso político conservacionista de los últimos años. El abuso en su aplicación nos hace entenderlo como el fin mismo de programas ecologistas, desviando la atención de sus bases biológicas originales. Evidentemente, cualquier política sólida de conservación debe partir de un conocimiento apropiado de la biodiversidad. Esto se logra a través de proyectos de medición de la biodiversidad que consisten en el muestreo, separación, catalogación, cuantificación y cartografiado de sus entidades, tales como los genes, individuos, poblaciones, especies, hábitats, ecosistemas y paisajes o sus componentes, y en la síntesis de la información resultante para analizar los procesos determinantes. Esta es la información base para posteriormente evaluar, mediante el monitoreo, el cambio asociado a distintos factores, especialmente, factores antropogénicos.

La correcta evaluación de la biodiversidad provee información esencial para muchas ciencias biológicas, tales como la sistemática, biología de poblaciones y ecología, así como muchas ciencias aplicadas, tales como la biotecnología, ciencias del suelo, agricultura, silvicultura, pesca, biología de la conservación y ciencias ambientales.

En este compendio se ha presentado una gran parte de la amplia variedad de métodos desarrollados para evaluar la biodiversidad. Cabe recordar que la diversidad biológica es el resultado de procesos ecológicos e históricos complejos. Cada método se restringe a resaltar aspectos biológicos concretos y la selección de cualquiera de estos métodos está determinada principalmente por el interés que se tenga en alguno(s) de estos aspectos. Además, es necesario asegurarse que los datos sean obtenidos bajo un diseño experimental adecuado y cumplan los supuestos matemáticos asumidos en cada método.

AGRADECIMIENTO

Este trabajo de recopilación lo he realizado durante mis estudios de posgrado en Ecología y Manejo de Recursos Naturales del Instituto de Ecología, A.C., con el apoyo de una beca del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT). Mi introducción al estudio de la biodiversidad se inició bajo la dirección del Dr. Gonzalo Halffter Salas, a quien agradezco su apoyo y orientación, en el Departamento de Ecología y Comportamiento Animal del Instituto de Ecología, A.C., y este trabajo forma parte del proyecto K038 de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), y del proyecto No. 884.639-9 de UNESCO, ambos coordinados por el Dr. Halffter.

Los datos de murciélagos utilizados para ejemplificar los distintos métodos provienen de colectas personales en el municipio de Jalcomulco, Veracruz (México), realizadas como parte de mi proyecto de tesis doctoral con el apoyo de: Theodore Roosevelt Memorial Fund del American Museum of Natural History, International Foundation for Science y donaciones de equipo de Idea Wild y del Dr. Donald A. Smith.

Agradezco también las facilidades logísticas del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo para la realización de la versión final de este manual.

LITERATURA CITADA



LITERATURA CITADA

- AGUILERA, M. M. Y J. F. SILVA. 1997. Especies y biodiversidad. *Interciencia*, **22**: 299-306.
- BAEV, P. V. Y L. D. PENEV. 1995. *BIODIV: program for calculating biological diversity parameters, similarity, niche overlap, and cluster analysis*. Versión 5.1. Pensoft, Sofia-Moscow, 57 pp.
- BREWER, A. Y M. WILLIAMSON. 1994. A new relationship for rarefaction. *Biodiversity and Conservation*, **3**: 373-379.
- BUZAS, M. A. Y L. C. HAYEK. 1996. Biodiversity resolution: an integrated approach. *Biodiversity Letters*, **3**: 40-43.
- CAMARGO, J. A. 1995. On measuring species evenness and other associated parameters of community structure. *Oikos*, **74**: 538-542.
- CODDINGTON, J. A., C. E. GRISWOLD, D. SILVA, E. PEÑARANDA Y S. F. LARCHER. 1991. Designing and testing sampling protocols to estimate biodiversity in tropical ecosystems. In: *The unity of evolutionary biology*. E.C. Dudley (Ed.) Proceedings of the 4th International Congress of Systematics and Evolutionary Biology. Dioscorides Press, Portland, pp. 44-60.
- CODY, M.L. 1975. Toward a theory of continental species diversities: Bird distributions over Mediterranean habitat gradients. In: *Ecology and evolution of communities*, M. L. Cody y J.M. Diamond (Eds). Harvard University Press, Cambridge, pp. 214-257.
- CODY, M.L. 1993. Bird diversity components within and between habitats in Australia. In: *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*, R. E. Ricklefs y D. Schluter (Eds) The University of Chicago Press, Chicago, pp. 147-169.
- COLWELL, R. K. 1997. *EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Versión 5. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut, U.S.A. Accesible en internet: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- COLWELL, R. K. Y J. A. CODDINGTON. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, **345**: 101-118.
- CHAO, A. 1984. Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics*, **11**: 265-270.
- CHAO, A. Y S-M. LEE. 1992. Estimating the number of classes via sample coverage. *Journal of the American Statistical Association*, **87**: 210-217.
- FARINA, A. 1998. *Principles and methods in landscape ecology*. Chapman & Hall, London, 235 pp.
- FAITH, D. P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, **61**: 1-10.
- FAITH, D. P. 1996. Phylogenetic pattern and the quantification of organismal biodiversity. In: *Biodiversity, measurement and estimation*, D. L. Hawksworth (Ed.) Chapman & Hall, London, pp. 44-58.

- FORMAN, R. T. T. 1995. *Land mosaics: the ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- FORMAN, R. T. T. Y M. GODRON. 1986. *Landscape ecology*. John Wiley & Sons, New York. 619 pp.
- FRANKLIN, J. F. 1993. Preserving biodiversity: species, ecosystems, or landscapes? *Ecological Applications*, **3**: 202-205.
- GASTON, K. J. 1996. Species richness: measure and measurement. In: *Biodiversity, a biology of numbers and difference*. K. J. Gaston (Ed.) Blackwell Science, Cambridge, pp.77-113
- GOTELLI, N. J. Y G. R. GRAVES. 1996. *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press. Washington, 368 pp.
- HALFFTER, G. 1998. A strategy for measuring landscape biodiversity. *Biology International*, **36**: 3-17.
- HALFFTER, G. Y E. EZCURRA. 1992. ¿Qué es la biodiversidad? In: *La diversidad biológica de Iberoamérica I*, G. Halffter (Comp). Acta Zoológica Volúmen Especial. CYTED-D, Instituto de Ecología, Secretaría de Desarrollo Social, México. pp. 3-24.
- HARPER, J. L. Y D. L. HAWKSWORTH. 1994. Biodiversity: measurement and estimation (preface). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, **345**: 5-12.
- HARTE, J., S. MCCARTHY, K. TAYLOR, A. KINZIG Y M. L. FISCHER. 1999. Estimating species-area relationships from plot to landscape scale using species spatial-turnover data. *Oikos*, **86**: 45-54.
- HAYEK, L-A. C. Y M. A. BUZAS. 1997. *Surveying natural populations*. Columbia University Press, New York. 563 pp.
- HEYWOOD, V. H. 1994. The measurement of biodiversity and the politics of implementation. In: *Systematics and conservation evaluation*, P. L. Forey, C. J. Humphries y R. I. Vane-Wright (Eds). Systematics Association Special Vol. 50, Claredon Press, Oxford, pp 15-22.
- HILL, M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, **54**: 427-432.
- HILL, M. O. 1997. An evenness statistic based on the abundance-weighted variance of species proportions. *Oikos*, **79**: 413- 416.
- HUSTON, M. A. 1994. *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Gran Bretaña, pp. 64-74.
- HUMPHRIES, C. J., P. H. WILLIAMS Y R. I. VANE-WRIGHT. 1995. Measuring biodiversity value for conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **26**: 93-111.
- HUNTER JR., M. L. Y A. SULZER. 1996. Genetic diversity. In: *Fundamentals of conservation biology*, M. L. Hunter Jr. y A. Sulzer (Eds). Blackwell Science, Cambridge, MA. pp. 79-103.
- HURLBERT, S. H. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, **52**: 577-586.
- HURLBERT, S. H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological monographs*, **54**: 187-211.
- JANDEL, C. 1995. *SigmaStat V2.0*. Jandel Corporation. U.S.A.
- KREBS, C. J. 1989. *Ecological methodology*. Harper Collins Publ. 654 pp.
- LANDE, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, **76**: 5-13.
- LEE, S-M. Y A. CHAO. 1994. Estimating population size via sample coverage for closed capture-recapture models. *Biometrics*, **50**: 88-97.
- LUDWIG, J. A. Y J. F. REYNOLDS. 1988. *Statistical ecology*. John Wiley & Sons, New York, 337 pp.
- MAGURRAN, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey, 179 pp.
- MAJER, J. D. Y G. BEESTON. 1996. The biodiversity integrity index: an illustration using ants in western Australia. *Conservation Biology*, **10**: 65-73.

- MALLET, J. 1996. The genetics of biological diversity: from varieties to species. *In: Biodiversity: a biology of numbers and difference*, K. J. Gaston (Ed) Oxford University Press, Oxford. pp. 41-57.
- MARTÍN-PIERA, F. 1997. Apuntes sobre biodiversidad y conservación de insectos: dilemas, ficciones y ¿soluciones? *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **20**: 25-55.
- MARTÍNEZ, M. 1997. Sistemática molecular: comparación entre diferentes métodos y sus aplicaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **60**: 123-136.
- MAYR, E. 1992. A local flora and the biological species concept. *American Journal of Botany*, **79**: 222-238.
- MCALLEECE, N. 1997. *Biodiversity professional beta 1*. Versión 1.0. The Natural History Museum and The Scottish Association for Marine Science. Accesible en internet: <http://www.nhm.ac.uk/zoology/bdpro>.
- MEFFE, G. K. Y C. R. CARROLL. 1994. Genetics: conservation of diversity within species. *In: Principles of conservation biology*, G. K. Meffe y C. R. Carroll (Eds) Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA. pp. 143-178.
- MOLINARI, J. 1989. A calibrated index for the measurement of evenness. *Oikos*, **56**: 319-326.
- MOLINARI, J. 1996. A critique of Bulla's paper on diversity indices. *Oikos*, **76**: 577-582.
- MONTAÑA, C. Y E. EZCURRA. 1991. El análisis de componentes principales de tablas florísticas de presencia-ausencia como herramienta para el análisis de gradientes ambientales. Un estudio de caso en la Quebrada de Vaquerías (Valle Hermoso, Córdoba). *Ecología Austral*, **1**: 56-69.
- MORENO, C. E. 2000. *Diversidad de quirópteros en un paisaje del centro de Veracruz, México*. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Ver., México. 150 pp.
- MORENO, C. E. Y G. HALFFTER. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*, **37**: 149-158.
- MORENO, C. E. Y G. HALFFTER. 2001. Spatial and temporal analysis of the α , β , and γ diversities of bats in a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation*, En prensa.
- PALMER, M. W. 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology*, **71**: 1195-1198.
- PEET, R. K. 1974. The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **5**: 285-307.
- PEET, R. K. 1975. Relative diversity indices. *Ecology*, **56**: 496-498.
- PIELOU, E. C. 1975. *Ecological diversity*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 165 pp.
- SCHLUTER, D. Y R. E. RICKLEFS. 1993. Species diversity: an introduction to the problem. *In: Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*, R. E. Ricklefs y D. Schluter (Eds). The University of Chicago Press, Chicago, pp. 1-12.
- SMITH, B. Y J. B. WILSON. 1996. A consumer's guide to evenness indices. *Oikos*, **76**: 70-82.
- SMITH, E. P. Y G. VAN BELLE. 1984. Nonparametric estimation of species richness. *Biometrics*, **40**: 119-129.
- SOBERÓN, J. Y J. LLORENTE. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation biology*, **7**: 480-488.
- SOLBRIG, O. T. 1991. *From genes to ecosystems: a research agenda for biodiversity*. IUBS-SCOPE-UNESCO, Cambridge, 124 pp.
- SOUTHWOOD, T. R. E. 1978. *Ecological methods*. Chapman & Hall, New York.
- SPELLERBERG, I. F. 1991. *Monitoring ecological change*. Cambridge University Press, UK, 334 pp.
- STATSOFT, I. 1998. *Statistica for Windows*. StatSoft, Inc. U.S.A.
- TER BRAAK, C. J. F. 1983. Principal components biplots and alpha and beta diversity. *Ecology*, **64**: 454-462.
- TURNER, M. G. Y R. H. GARDNER. 1991. *Quantitative methods in landscape ecology*. Ecological Studies 82. Springer-Verlag, New York. 536 pp.
- UNEP. 1992. *Convention on biological diversity*. United Nations Environmental Program, Environmental Law and Institutions Program Activity Centre. Nairobi.

- VANE-WRIGHT, R. I., C. J. HUMPHRIES, Y P. H. WILLIAMS. 1991. What to protect? - Systematics and the agony of a choice. *Biological Conservation*, **55**: 235-254.
- WHITTAKER, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, **21**(2/3): 213-251.
- WILSON, M. V. Y A. SHMIDA. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology*, **72**: 1055-1064.
- ZAR, J. H. 1996. Biostatistical analysis. Tercera edición. Prentice Hall. New Jersey. 988 pp.



ÍNDICE DE ÍNDICES

Abundancia proporcional (índices de): 41
 Alatalo (índice de equidad de): 46
 Berger-Parker (índice de): 42
 Bootstrap: 33
 Braun-Blanquet (índice de): 48
 Brillouin (equidad de): 45
 Brillouin (índice de): 45
 Bulla (índice de equidad de): 45
 Chao 1: 40
 Chao 2: 32
 Clench (Ecuación de): 31
 Cody (1975) (índice de): 54
 Cody (1993) (índice de): 54
 Complementariedad: 56
 D de McIntosh (índice): 42
 Distribución log normal: 37
 Diversidad alfa (medición de la): 23
 Diversidad beta con métodos de ordenación y clasificación: 51
 Diversidad beta (medición de la): 47
 Diversidad filogenética: 62
 Diversidad gamma (medición de la): 57
 Dominancia (índices de): 41
 Equidad (índices de): 43
 Estadístico Q: 40
 Funciones de acumulación de especies: 30
 Hill (índice de equidad de): 45
 Hill (serie de números de): 41
 Índices con datos cuantitativos: 50
 Integridad de la Biodiversidad IB (índice de): 59
 Jaccard (coeficiente de similitud de): 47
 Jackknife de primer orden: 32
 Jackknife de segundo orden: 33
 Magurran (1988) (índice de): 55
 Margalef (índice de diversidad de): 26
 Menhinick (índice de diversidad de): 27
 McIntosh (índice D de): 42
 Modelo de dependencia lineal (funciones de acumulación de especies): 30
 Modelo logarítmico (funciones de acumulación de especies): 30
 Molinari (índice de equidad de): 46
 Morisita-Horn (índice de): 50
 Ochiai-Barkman (índice de): 48
 Pielou (Equidad de): 44
 Rarefacción: 28
 Reemplazo de especies (índices de): 53
 Riqueza de especies (cálculo de diversidad gamma basado en): 58
 Riqueza específica: 26
 Routledge (índice de): 54
 Serie geométrica: 34
 Serie logarítmica: 36
 Shannon (cálculo de diversidad gamma basado en índice de): 58
 Shannon-Wiener (índice de): 43

Similitud/disimilitud (índices de): 47
Simpson (cálculo de diversidad gamma basado en índice de): 59
Simpson (índice de): 41
Sokal y Sneath (índice de): 48
Sørensen (Czekanovski-Dice-Sørensen)(coeficiente de similitud de): 48
Sørensen para datos cuantitativos (coeficiente de similitud de): 50
Vara quebrada (modelo de la): 39
Whittaker (índice de): 53
Williams (índice de diversidad alfa de): 27
Wilson y Schmida (1984) (índice de): 55



Métodos para medir la biodiversidad

Claudia E. Moreno

RESUMEN

Todos los sistemas biológicos son diversos. Es decir, varían en el número y cantidad de las partes que los forman. La diversidad biológica o *biodiversidad* es la propiedad de la vida, a distintos niveles de organización, de ser diversa. Así, los individuos de una especie muestran diferencias en la estructura de su ácido desoxirribonucleico (ADN), la molécula que codifica la información genética. A esta variabilidad se le conoce como *diversidad genética*. En otro nivel de organización, las comunidades ecológicas están integradas por un determinado número de especies, y cada una de estas especies tiene una cierta importancia en la comunidad. Dicha importancia está determinada por el número de individuos, biomasa, cobertura, etc. de cada una de las especies. A esta variabilidad se le conoce como *diversidad de especies*. Finalmente, las áreas geográficas que se distinguen como "paisajes" por tener una historia y condiciones ambientales particulares, están integradas por distintos hábitats que intercambian materiales bióticos y abióticos. El número y representatividad de estos hábitats constituyen la *diversidad de ecosistemas* en el paisaje. Durante las últimas décadas han surgido numerosas propuestas de métodos para medir las diferentes facetas de la biodiversidad. Pero a pesar de que la importancia de la biodiversidad es evidente desde diferentes puntos de vista, no se cuenta aún con protocolos estándar para medirla. En su gran mayoría, los métodos propuestos han sido publicados en inglés en revistas especializadas sobre ecología, por lo que su consulta en los países hispano-parlantes no es sencilla. Este trabajo reúne y ejemplifica los métodos más comunes para medir la biodiversidad. El énfasis principalmente se ha dado en la diversidad de especies por ser éste el nivel de organización mejor conocido a la fecha, aunque se incluye también una descripción general y referencias bibliográficas sobre métodos de evaluación de la diversidad genética y de la diversidad de ecosistemas. Para facilitar la selección de los métodos más adecuados a cada caso particular, dichos métodos se presentan clasificados con relación al aspecto biológico que cada uno de ellos resalta. Así, para evaluar la diversidad en el interior de cada comunidad o tipo de hábitat (diversidad alfa), el lector puede seleccionar entre los métodos que evalúan solamente el número de especies, o los métodos que enfatizan la estructura de la comunidad considerando simultáneamente su número de especies y la importancia relativa de cada una de las especies. Estos métodos basados en la estructura de la comunidad pueden resaltar la dominancia de unas cuantas especies (como en el caso del índice de Simpson) o bien el grado de equidad entre las distintas especies (como el índice de Shannon-Wiener). Por otra parte, para comparar dos o más comunidades en función de los cambios en la composición de las especies que presentan (diversidad beta) se sugieren distintos métodos que consideran sólo la presencia o ausencia de las especies en las comunidades, o bien la importancia relativa de cada especie. Finalmente, se presentan algunos métodos para analizar la diversidad del conjunto de comunidades que forman un paisaje (diversidad gamma), basados en la contribución de las diversidades alfa y beta. Así, esta antología de métodos constituye una guía sencilla para aquellos interesados en estudios de ecología de comunidades o en evaluaciones ambientales sobre la biodiversidad. Resulta particularmente útil cuando se pretende cuantificar el cambio en la diversidad de especies como resultado de perturbaciones o modificaciones en los ecosistemas, o para dar seguimiento a tales cambios a través del tiempo (monitoreo).

PALABRAS CLAVE:

Diversidad, Especies, Comunidades, Diversidades alfa, beta y gamma, Índices, Medición, Evaluación.



Methods for measuring biodiversity

Claudia E. Moreno

ABSTRACT:

All biological systems are diverse. This means that the parts that compose them vary in their number and quantity. Biological diversity or *biodiversity* refers to this variety of life, at different levels of organization. Thus, individuals of a particular species show differences in the structure of their deoxyribonucleic acid (DNA), the molecule that codifies genetic information. This variability is known as *genetic diversity*. At other level of organization, ecological communities are composed by a certain number of species, and each one of these species has a particular importance within the community. Such importance is determined by their number of individuals, biomass, cover, etc. This type of variability is recognized as *species diversity*. Finally, those geographic areas identified as "landscapes" because of their particular history and environmental conditions, are composed by different habitats that exchange biotic and abiotic materials. The number and cover of these habitats are known as the *ecosystem diversity* of the landscape. Over the last decades a number of methods for measuring the different aspects of biodiversity have been proposed. But, although the importance of biodiversity is evident from different points of view, we still lack of standard protocols for measuring it. Most of the proposed methods have been published in English in specialized journals of ecology, so they are not usually available in Spanish-spoken countries. This work gathers and exemplifies the most common methods to measure biodiversity. Emphasis is given on species diversity because this is the better-known level of organization to date, although a general description and literature references about genetic and ecosystem diversity are presented. To make easier the selection of the most appropriate method for each particular case, methods are classified in relation to the biological aspect that they assess. Thus, to measure within community or habitat diversity (alpha diversity), the reader can select among the methods that consider only the number of species, or among the methods that highlight the structure of the community considering both the number of species and their relative importance. Such methods that are based upon the structure of the community may underline the dominance of a few species (as in the case of Simpson's index), or else the degree of evenness among the whole set of species (as in the case of Shannon-Wiener's index). Also, to compare two or more communities according to changes in their species composition (beta diversity), different methods are suggested. These methods can be based only on the presence or absence of species in the communities, or on the relative importance of each species. Finally, some methods to measure the diversity of the arrangement of communities within a landscape (gamma diversity) are presented. These methods are derived from the contribution of alpha and beta diversities within the landscape. This way, this anthology of methods is a simple guide for those interested on studies of community ecology or environmental assessment of biodiversity. It can be especially useful to quantify changes on species diversity as a consequence of ecosystem perturbations or modifications, or to follow such changes through time (monitoring).

KEY WORDS:

Diversity; species; communities; alpha, beta and gamma diversities; indexes; measurement; assessment.