



CAPÍTULO 9

Diversidad de especies: fácil de cuantificar, pero, ¿qué significa?

La diversidad de especies se ha convertido en un anticoncepto.

– Stuart H. Hurlbert (1971)

Desde el capítulo 4, en el que estábamos preocupados por los posibles efectos de la tala selectiva sobre los vertebrados del bosque, hasta el capítulo 8, a menudo he sugerido usar la diversidad de especies como variable de respuesta – sin decir cómo medirla. De hecho, la mayoría de las preguntas que involucran posibles cambios en un grupo de especies objetivo, o preguntas sobre la integridad ecológica del paisaje que se vería reflejada en un grupo indicador, usan alguna medida de la diversidad de especies. En teoría, la diversidad de especies (biodiversidad), en su definición amplia, incluye mucho más que el simple número de especies que hay en un paisaje (Noss 1990). Sin embargo, en la práctica muchos conservacionistas continúan pensando en la biodiversidad en términos del número de especies. Dado que el concepto de biodiversidad o diversidad de especies genera tantas inquietudes relacionadas con la conservación y tantos estudios ecológicos de campo, el concepto amerita su propio capítulo. Este capítulo incluye algo de historia, de manera que usted podrá apreciar el improbable origen de muchas medidas comunes y quizás cuestionará la sabiduría de su uso en conservación.

Hay un supuesto fundamental en el uso de medidas de la diversidad de especies, bien sea para representar la biodiversidad en sentido amplio, para evaluar la integridad ecológica o para cuantificar la diversidad en grupos objetivo: *la diversidad de especies disminuye cuando se compromete la integridad ecológica*. Más adelante, tendrá motivos para cuestionar la validez de este supuesto. Por ahora, comencemos discutiendo las diferentes maneras de medir la diversidad!

La expresión de la diversidad como riqueza de especies

Digamos que hemos muestreado las plantas herbáceas en tres parches de vegetación (tabla 9.1), cada uno de 10 hectáreas. En cada parche se ha muestreado una unidad de evaluación más pequeña, un cinturón de dimensiones estándar (5 m x 100 m). En el sitio 2 hay más suelo desnudo y menos plantas que en los otros dos sitios. Ahora queremos caracterizar la diversidad de especies en cada sitio con un estadístico. ¿Deberíamos simplemente contar el número de especies y reportar la diversidad como la *riqueza de especies* (S)? Quizás. Si los cinturones de muestreo incluyeran toda o casi toda el área del parche, podríamos tener una confianza razonable de que habríamos contabilizado todas o casi todas las especies², y S podría ser la manera más directa de describir la diversidad. Alternativamente, podríamos elegir S aun sabiendo que es una subestimación, si tenemos confianza de que el grado de esta subestimación es consistente entre los tres parches.

Tabla 9.1. Algunas alternativas para cuantificar la diversidad de especies. Los valores corresponden al número de individuos (n_i) por especie de planta i , muestreada en cada uno de tres sitios, con p_i entre paréntesis, donde $p_i = n_i/N$, para cada sitio. La diversidad de especies puede ser cuantificada por el número total de especies S , o mediante cualquiera de muchos índices, tales como el índice Shannon-Weaver H' , cuyo valor depende de la base de logaritmos que se usa, o el inverso del índice de Simpson C_{inv} , cuyo valor no depende del logaritmo. Las ecuaciones correspondientes se presentan en el texto. Las especies A – K son nativas (n), mientras que las especies L – R son exóticas (e).

Especie	Sitio 1	Sitio 2	Sitio 3
A(n)	160 (0.409)	30 (0.154)	10 (0.028)
B(n)	80 (0.205)	40 (0.205)	0
C(n)	60 (0.153)	80 (0.410)	20 (0.056)
D(n)	50 (0.128)	10 (0.051)	6 (0.017)
E(n)	20 (0.051)	25 (0.128)	0
F(n)	10 (0.026)	3 (0.015)	6 (0.017)
G(n)	6 (0.015)	5 (0.026)	20 (0.056)
H(n)	1 (0.003)	0	0
I(n)	1 (0.003)	0	0
J(n)	1 (0.003)	1 (0.005)	0
K(n)	1 (0.003)	0	4 (0.011)
L(e)	0	1 (0.005)	60 (0.169)
M(e)	0	0	60 (0.169)
N(e)	1 (0.003)	0	50 (0.140)
O(e)	0	0	40 (0.112)
P(e)	0	0	30 (0.084)
Q(e)	0	0	30 (0.084)
R(e)	0	0	20 (0.056)
No. total de individuos (N)	391	195	356
No. total de especies (S)	12	9	13
C_{inv}	3.96	3.94	8.75
$H'(\log_e)$	1.64	1.60	2.31
$H'(\log_{10})$	0.711	0.697	1.00

Según los datos de la tabla 9.1., ¿se puede decir con confianza que el sitio 1, como un todo, es más diverso que el 2? El número total de individuos (N) registrados en el cinturón en el sitio 1, es el doble del sitio 2. Ambas muestras incluyen exactamente el mismo conjunto de aquellas especies que tienen números de individuos (n_i) mayores a 1. Sin embargo, en el sitio 1 también encontramos cinco especies con $n_i = 1$, mientras que en el sitio 2 sólo se encontraron dos especies con $n_i = 1$. Esta pequeña diferencia, de 3 individuos, explica la diferencia en S . ¿Estamos seguros de que estas tres especies raras están ausentes del sitio 2? ¿Podría ser que simplemente están ausentes de la muestra porque había muy pocos individuos en total? Esta duda es un ejemplo de un problema fundamental cuando se toma muestras de conjuntos de especies: a menos que se haga un censo completo de cada centímetro cuadrado o cúbico del sitio o paisaje en cuestión, en la muestra casi con seguridad van a estar ausentes unas especies raras. Mientras más pequeña sea la muestra con respecto al censo completo, mayor será el número de especies raras que van a quedar excluidas por simple azar. Si una determinada especie rara aparece una vez en una muestra, se sabe que *sí* está presente en ese sitio. Sin embargo, si está ausente de la muestra, no se puede concluir que la especie *no* está en el sitio. *Por lo tanto, no se le puede adjudicar ningún significado biológico al número o identidad de las especies raras que aparecen en la muestra.* Es decir, la diferencia entre 0 capturas y 1 captura es simple azar (vea también Colwell y Coddington 1994).

Cómo cuantificar la diversidad con índices

Quizás entonces deberíamos escoger alguna medida de la diversidad de especies que no esté tan influenciada por las especies raras, cuya presencia o ausencia de la lista pueda ser simplemente una casualidad del muestreo. También podríamos preferir un estadístico diferente de S por un motivo diferente. Por muchas décadas (vea más adelante), los ecólogos han creído que una medida de la diversidad de especies debe tener un valor más alto cuando todas las especies tienen una abundancia similar, que cuando hay grandes disparidades en sus abundancias. Si la mayoría de los individuos en una muestra de S especies pertenecen a una sola especie, mientras que las demás especies tienen sólo uno o dos individuos cada una, según esta definición esta muestra es menos diversa que otra que también tiene S especies pero con menor dominancia numérica, es decir, mayor *igualdad*, entre las especies. En nuestro ejemplo, S apenas difiere entre los sitios 1 y 3, pero el 40% de los individuos en el sitio 1 pertenece a una sola especie, mientras que en el sitio 3 los individuos están distribuidos con mayor igualdad entre las especies. ¿Cree usted que el sitio 3 es más diverso? Eso diría la mayoría de los ecólogos, así sea simplemente porque por varias décadas eso es lo que les han dicho sus profesores, los libros de textos o los artículos científicos. Ahora, ¿no sería bueno si se pudiera condensar todas estas consideraciones en un solo estadístico cuyo valor aumente a medida que aumente S o que aumente la igualdad, es decir, un *índice de diversidad de especies*?

En las décadas de 1940 y 1950, los ecólogos que estaban buscando este número mágico encontraron algunas medidas inventadas en un campo muy diferente, la teoría de la información. Estos estadísticos o índices, al igual que otros que los mismos ecólogos matemáticos empezaron a inventar, parecían ideales para representar la diversidad de especies, especialmente en áreas en desarrollo tales como la ecología de sistemas, la ecología teórica y la energética de ecosistemas. Por ejemplo, se creía que la diversidad de especies, tal como es medida por algunos índices, representaba las rutas alternativas por las cuales la energía puede fluir por un ecosistema, lo cual a su vez, de acuerdo con la teoría y los modelos matemáticos que entonces estaban de moda, podría estar relacionado con la estabilidad de los ecosistemas.

Por esa misma época, muchos ecólogos menos orientados hacia la teoría y más orientados hacia la historia natural se empezaron a interesar en la diversidad de especies en otros contextos – por ejemplo, por qué algunos sitios dentro de un paisaje, o los mismos paisajes en diferentes latitudes, tenían más especies que otros. Los índices de la teoría de la información, y otros, parecían ser maneras útiles de cuantificar la diversidad de especies que permitía usarla como una variable de respuesta. Muy pronto los índices se estaban usando ampliamente en la ecología de campo. Poco después, y debido a nuevas legislaciones, al final de los sesenta y principios de los setenta se generó un gran interés en la evaluación de los impactos ambientales de todo tipo. Los legisladores de las políticas ambientales, los ingenieros ambientales, los ecólogos aplicados y las empresas de consultoría ambiental tomaron prestados los índices de diversidad de especies de la ecología básica y los empezaron a aplicar a los grupos indicadores (vea el capítulo 8), como manera conveniente de representar la integridad ecológica y medir la severidad de los impactos ambientales. Hay incluso rumores de que los lineamientos ambientales en los Estados Unidos llegaron a especificar los valores numéricos de los índices de diversidad, aplicados a insectos bentónicos y otros invertebrados, que representaban el umbral entre “todo va bien” y “las cosas no van bien”, con respecto a la salud de los cuerpos de agua. Otros lineamientos especificaban que los protocolos industriales o de manejo deberían funcionar de manera que “se mantenga o aumente H' ”.

Puede ser que usted ya esté familiarizado con H' , el primero de los dos índices de diversidad que vamos a discutir. Ambos índices están basados en la proporción de los individuos en una comunidad o una muestra, que pertenecen a la especie i :

$$p_i = n_i/N \quad (9.1)$$

donde por definición $\sum p_i = 1$. El índice de Shannon-Weaver H' se calcula como:

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \log p_i \quad (9.2)$$

En teoría los logaritmos podrían estar en cualquier base. Por razones prácticas, o matemáticas, o por ningún motivo, los diferentes investigadores deciden usar logaritmos en base 10, en base 2, o en base e (logaritmos naturales). Los valores de H' empiezan en 0 (para una muestra con una sola especie) y aumentan de una manera no intuitiva. En la tabla 9.1 se muestra los valores de H' usando \log_{10} y \log_e . Note que los valores en \log_e son más altos. También observe que estos índices logran lo que queríamos: los valores reflejan la distribución de individuos entre las especies comunes y moderadamente raras, en lugar de reflejar la influencia de las especies raras que pueden estar o no en las muestras por puro azar. A pesar de la diferencia en S , los sitios 1 y 2 tienen valores casi idénticos de H' , mientras que el sitio 3, que tiene mayor igualdad entre las abundancias de las distintas especies, muestra un valor considerablemente más alto.

Es fácil calcular H' con una calculadora de bolsillo, y aún más fácil es calcular el segundo índice que discutimos, el “índice inverso de Simpson” o C_{inv} (también llamado el índice recíproco de Simpson o el índice N_2 de Hill):

$$C_{inv} = \frac{1}{\sum_{i=1}^S \left[\frac{n_i(n_i-1)}{N(N-1)} \right]} \quad (9.3)$$

La siguiente es una forma más sencilla:

$$C_{inv} = \frac{1}{\sum_{i=1}^S (p_i^2)} \quad (9.4)$$

Con un tamaño de muestra razonable, digamos $N > 50$, la diferencia entre las ecuaciones 9.3 y 9.4 es trivial, de modo que esta última es preferible por ser más sencilla. C_{inv} varía entre 1.0, para una muestra con una sola especie, y S cuando todas las especies tienen exactamente el mismo número de individuos. Regrese a la tabla 9.1. De nuevo, según C_{inv} los sitios 1 y 2 tienen más o menos la misma diversidad, mientras que el sitio 3 es mucho más diverso.

Estos dos índices, H' y C_{inv} , no responden precisamente de la misma forma a los cambios en S o en igualdad. Como lo sugiere la tabla 9.1, C_{inv} es un poco más sensible a los cambios en igualdad, mientras que H' es un poco más sensible a los cambios en S . Debido a la tradición y a algunos ingeniosos trucos matemáticos, H' es el más usado. Sin embargo, por casi tres décadas muchos ecólogos y matemáticos han señalado que C_{inv} es una mejor elección. En términos prácticos, C_{inv} no sólo es más rápido de calcular que H' , sino también es más fácil de interpretar. Por ejemplo, los valores de C_{inv} en la tabla 9.1 nos indican que la distribución de individuos entre especies es casi tan diversa como si hubiera unas cuatro especies igualmente comunes en los sitios 1 y 2, o casi nueve especies igualmente comunes en el sitio 3.

Por supuesto, los índices de diversidad no se limitan a los presentados aquí. Desde 1950, los ecólogos y los matemáticos han propuesto numerosos índices, cada uno con propiedades o propósitos ligeramente diferentes. En lo que debería ser un artículo clásico, Hurlbert (1971) cuestionó esta práctica y propuso unas medidas más sensatas, basadas en la biología en lugar de la teoría de la información, la teoría de sistemas o el ingenio matemático. Sin embargo, este llamado cayó en oídos sordos. La mayoría de los ecólogos se contentaron con citar sus memorables comentarios (como he hecho más atrás) y continuaron usando H' y otros índices como si nada.

Cómo tergiversar la diversidad con índices

Es comprensible que los ecólogos y los profesionales de la conservación deseen un estadístico sencillo para representar la diversidad de especies. Los índices parecen ser la respuesta a esta necesidad, de manera que hemos tendido a ignorar sus desventajas. Sin embargo, cuando se aplican en asuntos de conservación, estas desventajas son muy serias. *El uso de los índices de diversidad para evaluar los grupos indicadores y la integridad ecológica puede llevar a graves errores en las decisiones de manejo.*

Un índice es sólo un estadístico de la muestra

Uno casi siempre trabaja con datos tomados en una unidad de evaluación que es más pequeña que la unidad de respuesta cuya diversidad de especies se desea caracterizar. El valor que se calcula, sea H' , C_{inv} u otra medida, es una estimación del valor verdadero de la unidad de respuesta, así como \bar{x} es una estimación de μ . La estimación puede ser precisa o no. Magurran (1988) y otras fuentes discuten las técnicas para calcular el error estándar y el intervalo de confianza de la mayoría de los índices de diversidad. Sin embargo, en la práctica muchos investigadores ignoran estos detalles y concluyen, por ejemplo, que la diferencia entre un índice de 0.84 para una muestra y uno de 0.79 para otra, tiene significado biológico. ¿Está Ud. de acuerdo? Espero que no. Desafortunadamente, esto es especialmente cierto en estudios relacionados con la conservación. Para que se dé cuenta cuán errada puede ser esa conclusión, vaya a la tienda, cómprese unas golosinas y haga el ejercicio del recuadro 9.1.

Recuadro 9.1. Practique a cuantificar la diversidad de especies comestibles

Compre una mezcla de varios centenares de golosinas, todas de la misma marca (misma forma y textura de la envoltura) pero de seis diferentes sabores o colores de la envoltura. Eche en un recipiente el siguiente "conjunto de especies":

100 golosinas de sabor (color) A

70 de B

30 de C

5 de D

1 de E

1 de F

Mezcle bien las golosinas. El recipiente ahora representa la unidad de respuesta cuya diversidad de especies usted desea caracterizar. Para esto, va a tomar una muestra. La verdadera diversidad de especies de la unidad, la cual usted "desconoce", es: $S = 6$, $C_{inv} = 2.71$ y H' (en \log_{10}) = 0.495.

Ahora cierre los ojos y tome al azar dos golosinas del recipiente. ¿De qué colores son? ¿Cuál es el S de esta muestra? ¿Es este valor una buena estimación del verdadero S ? Si uno sacara sólo dos, o tres, o cinco golosinas del recipiente, ¿cuál sería el valor máximo posible de S en cada caso? Aun si cada golosina fuera de un sabor diferente, lo cual es poco probable, ¿se podría estimar el S verdadero con precisión? Devuelva las golosinas al recipiente. Cierre sus ojos de nuevo y saque seis. ¿Obtuvo el verdadero S de 6? Casi seguro que no. ¿Qué le dice esto sobre la validez de las medidas de riqueza de especies (S) basadas en muestras pequeñas?

Cierre los ojos y revuelva las 207 golosinas de nuevo, pero esta vez saque una muestra de 20. Abra los ojos. Para esta muestra, calcule S , C_{inv} (con la ecuación 9.3 ó con la aproximación de la

Recuadro 9.1. Continuación

9.4) y H' con \log_{10} (ecuación 9.2). Registre estos estadísticos y devuelva las golosinas al recipiente. Repita este muestreo de 20 golosinas al menos tres veces, siempre devolviéndolas al recipiente para mantener la comunidad original de 207 individuos. ¿Se ajustan los valores de estos estadísticos de la muestra (los índices) a los verdaderos valores de la unidad de respuesta entera? ¿Qué tan similares son entre ellos? ¿Es la golosina A, la cual es numéricamente dominante en la unidad de respuesta, numéricamente dominante en cada una de las muestras tomadas al azar? ¿Qué pasaría si ésta hubiera sido una indagación verdadera, en la cual hubiéramos muestreado en tres sitios que sospechábamos que tenían diferentes diversidades, y hubiéramos obtenido tres valores tan diferentes como los que hemos obtenido sacando tres muestras de la misma comunidad de especies? ¿Les habría atribuido algún significado biológico a estas diferencias? ¿Sería esto errado, y en ese caso cuáles serían las consecuencias de aplicar estos resultados a las decisiones de manejo?

Si tiene tiempo, repita el procedimiento con muestras de 40 en lugar de 20. ¿Estiman estos nuevos estadísticos los verdaderos valores, mejor que los anteriores? ¿Son los índices basados en muestras de 40 individuos menos variables entre ellos que los basados en 20 individuos? ¿Está ya convencido de que los índices de diversidad son simples estadísticos de la muestra y que es poco probable que reflejen con precisión la comunidad de especies subyacente, debido a los azares del muestreo? Pero, la situación es peor todavía. En este ejercicio cualquier golosina, independientemente de su sabor, tiene la misma probabilidad de ser extraída que cualquier otra. ¿Seguiría siendo cierto esto si las golosinas de uno de los sabores fueran más pequeñas, o más resbalosas, o más pesadas de manera que tendieran a “hundirse”? ¿Sería más difícil “capturar” a estas golosinas que a las más grandes y menos resbalosas, que están en la parte superior de la mezcla? En este caso, ¿no serían las muestras y los índices no sólo variables sino también sesgados? Usted podría tratar de responder esta pregunta mezclando las golosinas con otras de distintas marcas. Como se señala en los pasos 10-12 en el capítulo 4, ¿hay en la vida real una probabilidad igual de muestrear cualquier individuo en el grupo de especies de interés (la población objetivo), independientemente de su especie, sexo o edad? Si su respuesta es no, como debería serlo, ¿cuánta confianza tiene en la precisión de sus medidas cuantitativas de la diversidad de especies?

Aun si estas reflexiones lo dejan deprimido, NO SE COMA LAS GOLOSINAS TODAVÍA.

H' puede desfigurar la diversidad de especies

Nuevamente, como se muestra en la tabla 9.1, el valor de H' para una muestra depende de la base de logaritmos que usted seleccione (ecuación 9.2). Inicialmente, muchos investigadores presentaban los valores de este estadístico sin especificar qué base utilizaron. A menos que se presentaran los datos crudos, no había manera de comparar los valores entre estudios. Por ejemplo, digamos que un investigador muestrea el sitio 1 de la tabla 9.1 e informa un valor de H' de 0.711, mientras que un segundo investigador examina el sitio 2 y encuentra un de H' de 1.60. ¿Se podría pensar inmediatamente que el sitio 2 es mucho

más diverso que el 1? Naturalmente que sí. ¿Basaría usted una decisión de manejo en este pensamiento? Confío en que primero revisará qué base de logaritmo se usó en cada caso.

Todavía persisten muchas historias (y no dudo que muchas son reales) de la época en que por ley se empezaron a requerir las evaluaciones de impacto ambiental en los Estados Unidos. Según estas historias, algunas empresas de consultores de pocos escrúpulos que fueron contratadas por las industrias contaminadoras, explotaban esta infortunada propiedad de H' . Por ejemplo, para demostrar que las descargas tóxicas de una fábrica de agroquímicos no tienen impacto negativo en la cuenca, uno simplemente tiene que calcular H' para los insectos bentónicos río arriba de la planta con logaritmos en base 10, y río abajo en logaritmos naturales (base e) – si es que algún insecto sobrevive río abajo. ¿Es posible que esto ocurra hoy, en su propio paisaje? ¿Qué pasa si las industrias contratan empresas consultoras sin escrúpulos, o simplemente ingenuas, para evaluar los efectos ambientales de la tala comercial, la minería, la construcción de carreteras o la descarga de desperdicios en los ríos? Esta posibilidad nos da un motivo más para preferir C_{inv} sobre H' . Es difícil hacer trampa con C_{inv} , pues no hay logaritmos involucrados.

Lo más importante: ¿cuántas especies, o cuáles son?

El resumen de los valores de los n_i en un solo estadístico, al igual que el resumen de un juego de datos en un valor promedio, pierde una tremenda cantidad de información. Si usted considera que todas las especies involucradas son entidades intercambiables, esta pérdida de información no necesariamente es muy grave. Por ejemplo, un ecólogo de ecosistemas que está investigando la relación entre la diversidad de especies y los flujos de energía, puede justificar su tratamiento de todas las especies dentro de un nivel trófico como equivalentes. O, en un estudio básico de la diversidad de ranas con respecto a la estructura del bosque, el uso de H' o (mejor) C_{inv} puede ser adecuado (pero vea más adelante). Sin embargo, si usted es profesional de la conservación, muchas de sus inquietudes relacionadas con la diversidad de especies involucran el concepto de la integridad ecológica o la “salud” de la biota nativa. Probablemente, en un grupo de especies algunas son más cruciales que otras para la salud o la integridad de la biota. Presumiblemente, una comunidad de plantas o peces que está compuesta por especies nativas es más saludable y tiene mayor integridad ecológica que una comunidad igualmente diversa pero compuesta por especies exóticas invasoras y agresivas. El uso de una medida de diversidad sin tener en cuenta la identidad de las especies puede ser un grave error.

Reexamine la tabla 9.1. Las especies que más contribuyen a los altos valores de los índices de diversidad en el sitio 3 son exóticas. En este sitio hay menos especies nativas, y ellas tienen densidades menores que en los sitios 1 y 2. Parece que el sitio 3 está siendo, o ha sido, alterado y esta situación ha sido aprovechada por un conjunto de plantas oportunistas. En este caso, así como puede ocurrir en la vida real, la diversidad de especies – medida por H' o C_{inv} – puede de hecho aumentar cuando se trastorna la integridad ecológica, lo cual muestra que el supuesto fundamental presentado al principio del capítulo es falso. Por ejemplo, si usted me pidiera que les aumente la H' o C_{inv} de plantas herbáceas o lombrices de tierra de un fragmento de bosque, yo simplemente permitiría que lo invadan las especies exóticas o pioneras que rodean sus bordes. ¿Va usted a continuar usando solamente H' o C_{inv} para diagnosticar la integridad ecológica? Espero fervientemente que no.

Finalmente, al combinar los datos de la muestra en un solo índice, también se puede perder información crucial sobre las especies nativas en sí. Los sitios 1 y 2 presentan valores casi idénticos en los índices de

diversidad, pero la abundancia relativa de las especies difiere ampliamente entre los dos sitios. Si algunas de estas especies fueran de interés especial, esta diferencia podría ser importante. Ahora, ¿no sería bueno si se pudiera condensar toda la información en un solo formato que representara todos los aspectos de la diversidad de especies, pero también le dijera algo sobre las especies mismas?

Representación de la diversidad por medio de gráficos de abundancias relativas

De hecho, existe una alternativa a los índices de diversidad que es simple y casi ideal. No se trata de un simple valor numérico sino de un *gráfico de abundancias relativas* (también conocido como un gráfico de dominancia-diversidad, gráfico de rango-abundancia o “curva de Whittaker”)³. Para hacer un gráfico de rango-abundancia para una muestra de S especies, cada una con n_i individuos, primero calcule los valores de p_i según la ecuación 9.1. Luego, calcule el logaritmo en base 10, de cada valor de p_i . Puesto que los valores de p_i son todos ≤ 1.0 , los valores de $\log_{10} p_i \leq 0.0$. Luego, consiga una hoja de papel milimetrado y dibuje los dos ejes. La abscisa (eje x) es el “orden de las especies de la más a la menos abundante” (del mayor al menor valor de p_i o $\log_{10} p_i$). La ordenada (eje y) es “ $\log_{10} p_i$ ”. A continuación grafique el valor de $\log_{10} p_i$ para cada una de las S especies, comenzando con la más abundante (cuyo rango = 1) y terminando con la menos abundante (cuyo rango = S). Esta última a menudo tiene un $n_i = 1$. Puesto que los puntos en la abscisa no indican valores absolutos, sino simplemente el orden en la muestra, se puede graficar dos o más muestras que uno desea comparar en el mismo sistema de ejes. En la figura 9.1, se ha graficado los datos de los tres sitios de la tabla 9.1. El paso final puede parecer trivial pero es críticamente importante: *identifique cada punto en el gráfico con el nombre o un código para la especie que representa*. Para practicar, vaya al recuadro 9.2.

Recuadro 9.2. Cómo graficar las curvas de abundancias relativas

Practique dibujar las gráficas de abundancias relativas, bien sea usando los datos de la primera muestra de 20 golosinas del ejercicio del recuadro 9.1, o usando los valores de una nueva muestra de 20 golosinas. Siga el procedimiento de la sección “Representación de la diversidad por medio de gráficos de abundancias relativas”, el cual se ilustra en la figura 9.1. Haga un gráfico de $\log_{10} p_i$ para cada “especie” de golosina, ordenando las especies de la más a la menos abundante. Los puntos deben estar separados por una distancia fija en el eje x . Escriba el valor “0.0” en el extremo superior del eje y . Procediendo hacia abajo, marque los puntos -1.0 y -2.0 en la escala, este último cerca del origen (en este caso no necesita valores menores). *Asegúrese de que marca cada punto con el sabor de la golosina correspondiente (es decir, el nombre de la especie)*. Interprete este gráfico de acuerdo a la guía dada en el texto.

A continuación, repita todo el proceso con una nueva muestra de 50 golosinas extraídas al azar del recipiente. Dibuje la nueva gráfica en el mismo par de ejes, como en la figura 9.1.

¿Cambia la forma de la curva? ¿Es diferente la “cola”? ¿Ha cambiado el orden de las especies?

Ahora, prepare un segundo recipiente (unidad de respuesta) de caramelos con la siguiente composición:

Recuadro 9.2. Continuación

70 golosinas del sabor (color) A

100 del B

1 del C

1 del D

5 del E

30 del F

Saque 50 golosinas y grafique la curva de abundancias relativas sobre el mismo par de ejes. Compare las tres gráficas. ¿Ha cambiado la forma de las curvas? Probablemente no mucho. ¿Es la "cola" diferente? Probablemente no mucho, al menos en su forma. ¿Ha cambiado el orden de las especies? Reflexione sobre esto. Tenga paciencia y **NO SE COMA LAS GOLOSINAS TODAVÍA.**

Note que en lugar de los valores de $\log_{10} p_i$, uno podría graficar los valores de $\log_{10} n_i$. Los gráficos con $\log_{10} n_i$ destacan las disparidades en N (tamaño de la muestra) entre muestras, lo cual es una característica que podría ser útil en su interpretación. Las "colas" de todas las muestras, conformadas por las especies con $n_i = 1$, se alinean horizontalmente. Por otra parte, los gráficos con $\log_{10} p_i$ destacan más la forma de las diferentes curvas, los cambios en el orden de abundancia de las diferentes especies y la variación entre muestras en la dominancia numérica. A menudo, pero no siempre, son preferibles los gráficos de $\log_{10} p_i$. Si le gustaría comparar las dos aproximaciones, refiérase a la tabla 9.1, construya los tres gráficos con $\log_{10} n_i$ en lugar de $\log_{10} p_i$ y compare los resultados con los ilustrados en la figura 9.1.

Interpretación de los gráficos de abundancias relativas

Con los gráficos de abundancias relativas se puede comparar entre muestras todos los aspectos biológicamente importantes de la diversidad de especies. El ancho del gráfico sobre el eje x refleja el número de puntos que contiene, es decir, S . En la figura 9.1 se ve de inmediato que la curva que representa el sitio 1 abarca un ancho mayor, y por lo tanto tiene un S mayor, que la que representa el sitio 2. Sin embargo, también se nota que esta diferencia es causada por la diferencia en la longitud de las "colas", o la parte horizontal de la curva que representa las especies con $n_i = 1$, cuya presencia o ausencia puede ser un azar del muestreo. Por otra parte, excepto por las colas, las formas de las dos curvas son idénticas, lo que significa que la igualdad, o su inverso, la dominancia numérica, es la misma en los dos sitios. Pero espere: la secuencia de especies es diferente. Claramente, las tres especies más comunes están en orden puesto. Si las especies A y/o C son de interés especial, esta información puede ser muy importante.

Sin embargo, el mayor contraste visual se nota entre los sitios 1 y 2, por una parte, y el 3, por otra parte. La pendiente más plana del sitio 3 indica la mayor igualdad entre las especies, con varias especies

de abundancia intermedia y ninguna con una dominancia numérica tan pronunciada como la A en el sitio 1, o la C en el 2.

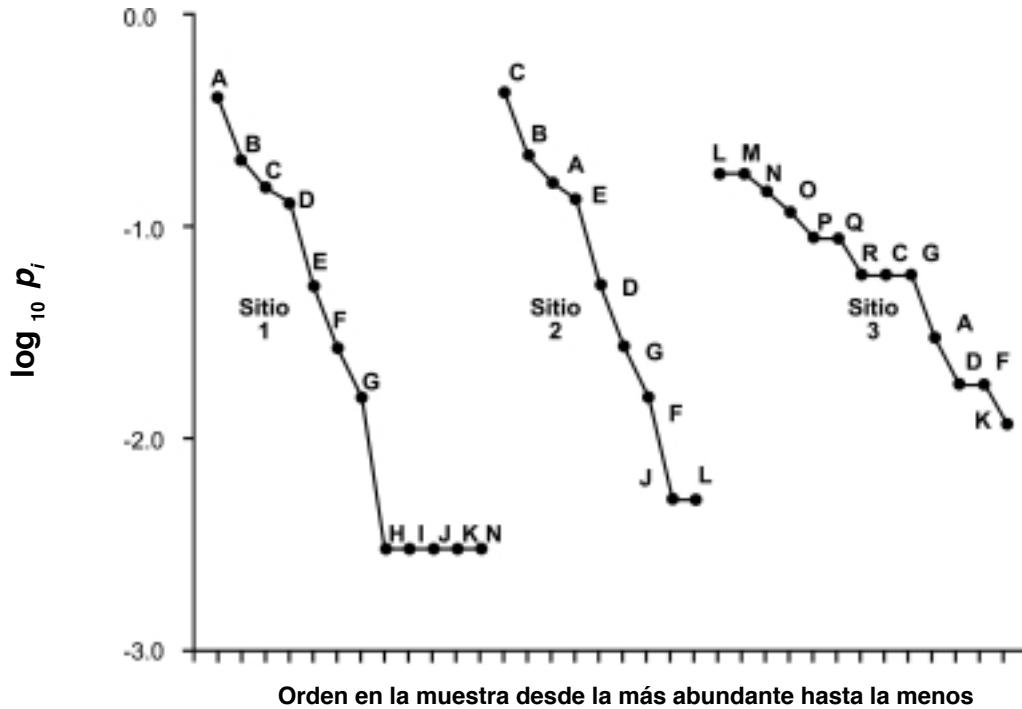


Figura 9.1.

Gráficas de abundancias relativas (dominancia - diversidad, rango-abundancia) de los datos de la tabla 9.1. Note que la ordenada (eje y) está en escala logarítmica. Las especies de cada muestra están graficadas de mayor a menor abundancia (del p_i más alto al más bajo), dentro de esa muestra. Se puede incluir varias muestras por gráfica. Con sólo identificar los puntos se muestra la posición de cada especie en cada línea, lo cual es tal vez la característica más útil de estas gráficas.

Pero, ¿qué especies componen la comunidad tan diversa del sitio 3? Una rápida mirada a los nombres revela que el sitio 3 está dominado por las especies exóticas. De hecho, los gráficos señalan que las especies nativas que dominan en los sitios 1 y 2, son relativamente raras o están ausentes (como la especie B). Por supuesto, uno podría obtener la misma información después de un prolongado escrutinio de la tabla 9.1. Sin embargo, los gráficos presentan esta información de una manera más accesible e impactante.

Complementando los gráficos con índices

Los gráficos de abundancias relativas pueden satisfacer su deseo de tener a la mano, y en un solo paquete, toda la información relevante para muchos problemas de conservación y de ecología básica. Sin embargo, quizás esto no satisfaga sus ansias de tener una medida numérica. Usted podría decidir que quiere complementar los gráficos con índices de diversidad, que son calculados después de haber sometido los datos en la tabla original o en el gráfico a un examen cuidadoso. Por ejemplo, podría

calcular C_{inv} para las especies nativas (en este caso, N sería la suma de los n_i de las especies nativas y habría que recalcular los p_i), o para un cierto gremio de interés. No hay nada intrínsecamente malo con los índices de diversidad, siempre y cuando usted no dependa exclusivamente de ellos. Sin embargo, le sugiero enfáticamente que use los gráficos de abundancias relativas como la principal herramienta para la evaluación de la diversidad de especies de un grupo objetivo o indicador, bien sea para propósitos de conservación, de manejo o para estudios ecológicos básicos. Más adelante enfatizaré este punto con aún más fuerza.

Las escalas de la diversidad de especies

La representación de la diversidad de especies, sea por medio de índices o de gráficos, sólo se aplica a la escala espacial y temporal de la unidad de evaluación que se ha utilizado. Si se expande el tamaño de la unidad de evaluación en el tiempo o el espacio, se incluirán especies adicionales (Halffter 1998). Tal como lo sugieren los capítulos 4 y 6, si se mueve la unidad de evaluación a otro lugar dentro de la misma unidad de respuesta, o se evalúa en otro momento, probablemente se encontrarán diferentes especies o al menos cambiarán las p_i de las encontradas previamente.

Esta característica, o sea, la heterogeneidad en la composición de especies de punto a punto, provee una manera diferente y muy útil de ver la diversidad de especies. Hasta ahora hemos considerado la diversidad dentro de una cierta región, que puede ser pequeña o grande. Las diversidades en estas dos escalas, pequeña y grande, se denominan *diversidad intra-hábitat* y *diversidad regional*, también llamadas diversidad α y γ (gamma), respectivamente. Regrese una vez más a la figura 4.1. La diversidad de especies de ranas del sotobosque dentro de una parcela TS o ST sería la diversidad intra-hábitat, mientras que la diversidad en toda la reserva, incluyendo los tres tipos de vegetación, sería en este caso la diversidad regional. ¿Cómo llegamos de la una a la otra y por qué debería importarnos?

Definamos la *diversidad entre hábitats*, o diversidad β , para un grupo dado como el cambio en la composición de especies de una parte del paisaje a otra (por ejemplo, vea Halffter 1998). Un paisaje que tiene exactamente la misma composición de especies en todas partes tiene, por definición, una diversidad β de cero. Las diversidades local (α) y regional (γ) serán idénticas entre sí. Un paisaje en el cual la composición de especies cambia rápidamente, tiene una alta diversidad β . En este caso, el paisaje en total tiene muchas más especies (diversidad γ) que cualquier hábitat dentro de él (diversidad α). [Note que estos usos de las letras griegas α y β no tienen absolutamente nada que ver con el uso en la inferencia estadística (capítulo 5).]

Por muchas décadas los ecólogos y conservacionistas han enfocado su atención sobre las diversidades intra-hábitat (α) y regional (γ). Existen pocos índices para representar la diversidad entre hábitats – lo cual deberíamos agradecer. Una medida muy simple podría ser la tasa de cambio en la composición de especies por unidad de distancia. Por ejemplo, uno podría ir de un extremo al otro de la reserva de la figura 4.2, parando cada 1000 m para recorrer transectos de ranas por tres noches consecutivas. La comparación de la similitud relativa, o la disimilitud, en composición de especies entre cada par sucesivo de muestras (recuadro 9.3), revelaría dónde ocurren los mayores cambios; éstos serían los sitios de mayor diversidad β . Desde el punto de vista de las ranas, éstos son los sitios donde hay más tipos diferentes de hábitats concentrados, donde las fuentes y los sumideros están entremezclados.

Recuadro 9.3. Cálculo de la similitud entre muestras

Existen muchas técnicas numéricas para cuantificar la similitud, o la diferencia, en la composición de especies entre muestras. Muchas de las variedades de la estadística multivariable (capítulo 5) son simplemente formas sofisticadas de comparar muchas muestras a la vez, según su composición de especies. Sin embargo, para comparar sólo dos muestras, muchos ecólogos usan una medida extraordinariamente simple y directa: la similitud proporcional o *SP*. Para calcular la *SP*, examine los valores crudos (no los logaritmos) de p_i para las especies en cada una de las dos muestras, 1 y 2. Para cada especie i que está presente en una o ambas muestras, anote el menor de los dos valores de p_i , es decir, p_{i1} o p_{i2} . Si una especie está ausente de una de las muestras, el menor valor es obviamente cero. Sume los valores que ha registrado. En otras palabras,

$$SP = \sum_{i=1}^S \min(p_{i1}, p_{i2}) \quad (9.5)$$

Los valores de *SP* varían entre 0 (ninguna especie en común) y 1.0 (ambas muestras son idénticas en composición y proporciones de especies). Por ejemplo, la *SP* entre los sitios 1 y 2 (tabla 9.1) es 0.154 (especie A) + 0.205 (B) + 0.153 (C) + 0.051 (D) + 0.051 (E) + 0.015 (F) + 0.015 (G) + 0 (H) + 0.003 (I) + 0 (K) + 0 (L) = 0.647. En otras palabras, los sitios 1 y 2, o mejor dicho, las dos muestras de los sitios 1 y 2, son 64.7% similares. Igualmente, la *SP* entre los sitios 1 y 3 es 0.139 y entre los sitios 2 y 3 es 0.146. Compruebe mis cálculos.

Ahora, de vuelta a las golosinas. (1) Calcule la *SP* verdadera entre los dos recipientes completos de 207 golosinas cada uno (unidades de respuesta), de acuerdo a las mezclas especificadas en los recuadros 9.1 y 9.2. Por supuesto, si ésta fuera una investigación de campo no podríamos hacer esto. (2) Ahora calcule la *SP* entre las dos muestras de 50 golosinas de cada uno de los recipientes, que se usaron para construir la segunda y tercera curva en el recuadro 9.2. ¿Se ajusta la *SP* de la muestra al valor verdadero? ¿Es mayor o menor? (3) Finalmente, extraiga cuatro muestras aleatorias de 15 golosinas cada una, de la siguiente manera: las muestras 1 y 2 del primer recipiente, devolviendo las golosinas después de cada extracción, y las muestras 3 y 4 del segundo. Calcule la *SP* para cada uno de los seis posibles pares: 1-2, 1-3, 1-4, 2-3, 2-4 y 3-4. Si sus muestras reflejaran perfectamente el conjunto de golosinas subyacente, la *SP* entre cualquier par de muestras obtenidas de la misma unidad de respuesta – como entre las muestras 1-2 ó 3-4 – sería siempre 1.0, ¿correcto? ¿Qué valores realmente obtuvo de las comparaciones 1-2 y 3-4? Y si las muestras de 15 golosinas reflejaran perfectamente la composición de especies de las unidades de respuesta (recipientes) de las que fueron extraídas, ¿cuál sería la *SP* entre las muestras 1-3 ó 2-4 ó 2-3 ó 1-4? ¿Qué valores realmente obtuvo para estas comparaciones? ¿Es la *SP* una medida exacta y “verdadera” en la que puede tener confianza absoluta, o es simplemente otro estadístico de la muestra, de exactitud variable? ¿Cómo aplicará esta nueva sabiduría al diseño e interpretación de indagaciones en la vida real, para comparar muestras basado en su composición de especies?

Recuadro 9.3. Continuación

Note que por definición la diversidad β (vea el texto) aumenta con la disimilitud, no con la similitud, entre muestras sucesivas a lo largo de un gradiente. Si desea aplicar esta técnica a problemas sobre diversidad β , simplemente calcule la *disimilitud proporcional*, o *DP*:

$$DP = 1 - SP \quad (9.6)$$

Es decir, mientras mayor sea la diferencia entre conjuntos de especies a lo largo del gradiente, mayor es la diversidad β . Note que Colwell y Coddington (1994) usan el término “complementariedad” en lugar de disimilitud.

AHORA SÍ, se puede comer las golosinas. Buen provecho.

¿Por qué preocuparse por la diversidad β ? ¿No es algo más bien esotérico? Considere la definición de conservación presentada en el capítulo 1, y las sugerencias al final del 6. Si tuviera que seleccionar sitios para conservación, ¿dónde concentraría sus esfuerzos: en los sitios de alta, o de baja diversidad β ? ¿Cuáles sitios les darían a las especies nativas las mejores opciones para sobrevivir los episodios de cambio climático? ¿En cuáles sitios es probable que la fauna sea más sensible a las perturbaciones? Al menos una organización internacional de conservación está actualmente seleccionando los sitios de concentración de biodiversidad (“hotspots”) basándose en la diversidad β , en lugar de las tradicionales α ó γ (vea también Poiani et al. 2000).

¿Qué hacer?

De nuevo, lo ideal es aproximarse al problema de la conservación de la biodiversidad desde varios niveles (Noss 1990), desde la diversidad genética dentro de las poblaciones hasta la diversidad de procesos ecológicos. Sin embargo, en la práctica es más fácil contar especies que genes o procesos ecológicos. De cualquier manera, cuando esté trabajando con el concepto de diversidad de especies:

1. Enfóquese en la diversidad α . Seleccione las unidades de evaluación y de respuesta con gran cuidado. ¿Tiene usted confianza en que está muestreando una proporción razonable de la comunidad de especies subyacente, o es su muestreo tan débil que es apenas mejor que extraer dos golosinas de un recipiente con 207 golosinas (recuadro 9.1)? Después del muestreo, construya y estudie con cuidado los gráficos de abundancias relativas. Si usted insiste, complemente los gráficos con índices de diversidad o simplemente S , pero mire con cuidado cuáles especies incluye en el análisis (vea más arriba). En teoría, los mejores índices serían aquéllos propuestos por Hurlbert (1971). Desafortunadamente, si usted usara estos índices, pocos de sus colegas entenderían de qué está hablando. Si es necesario usar índices, use la mejor de las alternativas, es decir, C_{inv} . Nunca aplique H' , a menos que tenga una muy buena razón para preferirlo sobre C_{inv} . Si usted es muy obstinado(a) e insiste en usar H' , siempre indique en qué base de logaritmo lo calculó.

Por supuesto, uno también puede usar una aproximación similar (gráficos de abundancias relativas, complementadas si es necesario con índices) para estudiar los otros niveles de la biodiversidad. Por ejemplo, se podría hacer el gráfico usando el número de individuos por género, o por gremio trófico. Se podría examinar la diversidad de hábitats en un paisaje, en cuyo caso p_i representaría la proporción del área total ocupada por el hábitat i . Se podría examinar la diversidad de genotipos dentro de una población de una planta o un animal, en donde p_i sería la proporción de individuos que tienen el genotipo i . O se podría presentar la dieta o el uso de hábitats de una población de animales.

En Latinoamérica en particular, el uso de índices numéricos de diversidad entre los ecólogos y los conservacionistas está en aumento exponencial. No puedo evitar expresar mi opinión de una manera enfática: con respecto a la conservación de la biodiversidad, *quienes usan los índices de diversidad deben justificar explícita e inequívocamente por qué los índices son apropiados y necesarios para los fines de la indagación o su posterior aplicación*. En realidad, no puedo mencionar ni un solo caso en que los índices de diversidad sean necesarios, apropiados o útiles para la conservación de la biodiversidad. Además, reflexionando sobre mi propio uso de los índices de diversidad en mi trabajo desde 1970, soy muy escéptico sobre su valor aun en los estudios de ecología básica, excepto, quizás, para propósitos muy específicos tales como expresar la diversidad de recursos alimenticios de un grupo particular de animales. En su uso general, los índices sencillamente pierden mucha información que es biológicamente significativa. Es muy fácil que sean mal usados y mal interpretados. El valor numérico que provee un índice no dice nada que sea biológicamente significativo, a menos que esté tratando de demostrar en el campo la relación entre diversidad biológica y estabilidad del ecosistema; y esto fue desacreditado al final de los años 70.

2. Considere la diversidad β . ¿Le llama la atención el uso de la tasa de cambio en composición de especies en escala amplia, como una medida de la biodiversidad que tiene importantes implicaciones para la conservación? Si es así, considere realizar algunas indagaciones sobre la diversidad β . Podría empezar usando la simple técnica presentada en el recuadro 9.3, para examinar muestras tomadas en transectos a lo largo de gradientes climáticos, o altitudinales, o perpendiculares a algún rasgo topográfico importante. Sin embargo, al igual que cuando se investiga la diversidad α (tabla 9.1), tenga cuidado cuáles especies incluye en la medida. Es mucho más importante aplicar el sentido común y su conocimiento de la historia natural a los problemas relacionados con diversidad de especies, que aplicar técnicas matemáticas sofisticadas. Tenga en mente que las especies no son simples números.

