

## Patrones de asociación de especies y sustentabilidad

*(Species association patterns and sustainability)*

Badii, M. H., J. Landeros., y E. Cerna \*

**Abstract.** The notion of association patterns among species and biodiversity is given. The measurement techniques for these patterns are noted. The measurement of similarity among biological communities is presented. The distinctions between richness and diversity are pinpointed. Major factors that generate diversity, such as competition, predation, spatial heterogeneity and time frame are discussed. Current biodiversity indices are briefly highlighted.

**Key words.** Association, biodiversity, estimation, pattern, stability, sustainability

**Resumen.** Se comenta sobre la noción de los patrones existentes entre las especies y las diferentes clases de diversidad biológica. Se presentan definiciones y formas de estimación de estos patrones de asociación entre las especies. Se analizan las formas y las mediciones del nivel de semejanza o similitud entre las asociaciones de especies o comunidades. Se puntualizan la diferencia entre la riqueza y la biodiversidad. Se discuten los factores causantes de diversidad biológica enfatizando los conceptos de competencia, depredación, estabilidad y el papel del tiempo en la generación y mantenimiento de biodiversidad. Se indican, de manera breve, los índices comunes de biodiversidad de uso actual.

**Palabras claves.** Asociación, biodiversidad, estabilidad, estimación, patrón, sustentabilidad

### Introducción

El punto de vista acerca de que la interferencia de una especie hacia otra(s) es el factor más importante en determinar la estructura, dinámica y productividad de las comunidades ha prevalecido en las últimas cinco décadas. Algunos autores (Connell 1983, Schoener 1983, Folwer 1986, Aarssen y Epp 1990, Goldberg y Barton 1992, Badii et al., 2006) han reunido evidencias empíricas importantes que se basan en relaciones de competencia como una fuerza directriz en la regulación de la dinámica de las comunidades. Sin embargo, en las últimas décadas, se han reunido también información concerniente a la participación de las interacciones positivas o procesos de facilitación como fenómenos que afectan la distribución de las plantas, la diversidad y su reproducción (Hunter y Aarssen 1988, DeAngelis, et al. 1986). Algunas evidencias sobre este proceso pueden resumirse en la presencia de patrones espaciales.

El concepto de biodiversidad (junto con la sustentabilidad y cambios globales) es uno de los tres puntos prioritarios en la Agenda 21 de la Cumbre de la Tierra en Rio de Janeiro, que requiere análisis crítico y científico para poder conservar y mejorar el estatus tan frágil de los recursos naturales renovables. Se han realizado estudios y ensayos numerosos sobre este tema (Badii et al., 1992, Badii, 1994, Badii et al., 1994, Badii et al., 1995, Badii et al., 1997a, Badii et al., 1997b, Badii et al., 2000)

Phillips (1909), fue el primero en dilucidar estos patrones espaciales, encontró que las plántulas de *Pinus monophylla* Torr. & Fremont in Fremont se encontraban predominantemente bajo el dosel de *Artemisa tridentata* Nutt. Y raramente en lugares

abiertos. Por su parte, Compton (1929) consiguió fuertes interacciones positivas entre arbustos del desierto del Karoo y argumentó que las especies excepcionalmente tolerantes al estrés proveen de condiciones mas favorables a especies menos tolerantes. En algunos casos las asociaciones son altamente específicas. Por ejemplo, McAuliffe (1988) encontro que en el Desierto de Sonora las plántulas de *Cercidium microphyllum* (Torr.) Rose & Johnston crecen perfectamente bajo dosel de *Ambrosia* sp.

Con frecuencia, un problema es estimar numéricamente si dos o más especies tienen relación de algún tipo, dicha relación suele ser positiva o negativa, es decir, se facilitan la existencia o compiten. Se puede estimar la probabilidad de que dos especies parezcan juntas en una muestra tomada aleatoriamente de la siguiente manera:  $P(a) = a/N$ . Donde:  $P(a)$  = Probabilidad de que la especie a se encuentre presente en una muestra tomada aleatoriamente,  $a$  = Número de muestras en que la especie a se encuentra presente,  $N$  = Número total de muestras tomadas

Para estimar la probabilidad de que la especie b se encuentre presente es:  $P(b) = b/N$ , con la significación arriba mencionada. Posteriormente debemos calcular la probabilidad de que ambas estén presentes en la misma muestra de la siguiente manera: multiplicando las probabilidades de cada especie para estimar la probabilidad conjunta  $P(ab) = P(a)P(b)$ .

### Definición y medición

Como todo cálculo de probabilidad, el valor máximo esperado y posible es 1.00, así que un valor cercano a 1 indica que existe una gran probabilidad (alta) de que ambas especies estén asociadas positivamente, mientras que un valor cercano a cero, indicaría que existe una gran probabilidad de que ambas especies se asocien de manera negativa. Evidentemente, esta estimación es poco robusta desde el punto de vista de que pueden estar influyendo diversos factores tales como: tamaño y número de las muestras así como forma biológica de ambas especies y por supuesto los factores microambientales que en muchas ocasiones determinan la presencia y abundancia de las especies. Otra manera sencilla y un tanto más robusta, es coleccionar datos en campo sobre presencia y ausencia de las especies en estudio y arreglarlos en una tabla de contingencia de 2 X 2 de la siguiente manera (Tabla 1).

Tabla 1. Tabla de contingencia para estimación del grado de asociación entre especies.

		Especie X		
		Presente	Ausente	
Especies	Presente	$a$	$b$	$m = a+b$
	Ausente	$c$	$d$	$n = c+d$
Y		$R = a+c$	$S = b+d$	$N = m+n = r+s$

En este caso, es posible encontrar cuatro tipos de observaciones, una muestra tipo a, es una muestra en que tanto la especie  $x$  como la especie  $y$  están presente, una observación tipo b, es una muestra en que la especie  $y$  esta presente pero no la especie  $x$ , es una observación tipo c lo inverso y finalmente una observación tipo d es una muestra en que ambas especies están ausentes. Si las especies se encuentran asociadas positivamente, se esperaría que una alta proporción de nuestras muestras se encontrara en los tipos a y d, mientras que una asociación negativa entre las especies se denota con una alta proporción de observaciones en los tipos c y b. en caso de que las especies no tengan asociación de ningún tipo, se esperaría que las observaciones se encontrasen distribuidas en los cuatro tipos de observación de manera proporcional.

Se puede utilizar una prueba de Chi-cuadrada ( $X^2$ ), para probar la hipótesis de asociación con la siguiente fórmula:  $X^2 = [n(ad - bc)^2] / mnrs$ . Tomando en consideración  $n-1$  grados de libertad ( $n=2$  dado que son dos especies). El resultado se coteja en la tabla de distribución de dicha prueba para determinar el nivel de significancia y la tendencia de la asociación. Sin embargo, este método solo nos proporciona evidencias de la existencia o no de asociación pero no de que tipo, por lo que se recomienda la siguiente formula para determinar la intensidad de asociación:  $V = ad - bc / \sqrt{mnrs}$ .

Este coeficiente de asociación varía de  $-1$  a  $+1$ , cuando el valor es cercano a  $-1$ , indica que la asociación es negativa, cuando el valor de  $V$  es cero, indica que no existe asociación y un valor de  $V$  cercano a  $1$  indicaría una asociación positiva.

A pesar de que este método es mas sencillo y correcto, también presenta algunas limitantes en su aplicación e interpretación, ya que los resultados también dependerá del tamaño de los cuadros y la distancia entre estos, en realidad, el interés radica en el efecto de las especies y no el de los cuadros, esta dificultad puede surgir cuando el tamaño del cuadro o cuando el espacio se separa a un cuadro de otro no es el ideal, por lo que sugiere aplicar varias pruebas preliminares variando el tamaño de los cuadros así como el espacio entre estos.

Independientemente del modelo utilizado, estas medidas son cualitativas, ya que están basados en datos de presencia-ausencia, sin embargo, pueden tomarse medidas cuantitativas de las especies. Se requiere elegir atributos que puedan verse modificados por la influencia de la otra especie, sean datos de cobertura, fecundidad etc.

Este tipo de datos puede analizarse mediante un análisis de correlación en un gran conjunto de pares de datos, por ejemplo: distancia entre individuos de la especie  $x$  y  $y$  vs cobertura o fecundidad de ambas, se esperarían que si existe una relación negativa, alguna de las especies o posiblemente las dos, obtengan menores valores para cobertura o fecundidad, cuanto mas cerca se encuentra la otra que se expresaría con un valor de  $r$  cercano a  $-1$ , mientras que una asociación positiva entre ambas puede dilucidarse cuando el valor de  $r$  es cercano a  $1$ , lo que implicaría que a menor distancia entre ambas especies es mayor la cobertura o la fecundidad de una de estas o de ambas. Mayores referencias se pueden obtener en Kent y Coker (1992), Cox (1980) y Pielou (1969).

## Similitud entre comunidades

Existe una gran cantidad de formas de estimar la semejanza entre comunidades, la razón es que muchos de los investigadores difieren en cuanto a la forma de estimarla y particularmente porque los límites de las comunidades pueden ser o no evidentes a la hora de establecer las combinaciones de comunidades individuales para determinar asociaciones, sin embargo, las relaciones de semejanza pueden ser expresadas numéricamente y uno puede establecer límites arbitrarios sobre una base matemática, lo que reduce la subjetividad considerablemente (Kent y Coker, 1992).

Una expresión matemática muy simple para expresar la semejanza entre comunidades es el coeficiente propuesto por Jaccard (índice de Jaccard). Este índice se basa en la relación de presencia- ausencia entre el número de especies comunes en dos áreas (o comunidades) y en el número total de especies (Kent y Coker, 1992). Este índice se expresa de la siguiente manera:  $IS_J = [c / (a+b+c)]100$ , Donde  $IS_J$  = Índice de Semejanza de Jaccard,  $a$  = número de especies exclusivas de la comunidad  $A$ ,  $b$  = número de especies exclusivas de la comunidad  $B$ , y  $c$  = número de especies comunes para ambas comunidades.

El índice se expresa en porcentaje dado la multiplicación última que es por 100, lo que nos expresa el porcentaje de semejanza entre las comunidades comparadas.

Otro índice utilizado con frecuencia es el propuesto por Sorensen (Índice de Sorensen) el cual se basa también en la presencia y ausencia de las especies de las comunidades comparadas, (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Matemáticamente se expresa como sigue:  $IS_S = [c / 1/2(A+B)] 100$ , o bien:  $IS_S = [2c/(A+B)]100$ . Donde,  $IS_S$  = Índice de semejanza de Sorensen,  $C$  = Número de especies comunes en ambas comunidades,  $A$  = Número total de especies presentes en la comunidad  $A$ , y  $B$  = Número total de especies presentes en la comunidad  $B$ .

El resultado también es expresado en porcentaje de semejanza entre ambas comunidades consideradas. En el índice propuesto por Sorensen, existe una pequeña modificación con respecto a Jaccard, la cual consiste en que  $a$  para el índice de Jaccard involucra solo las especies que se encuentran en la comunidad  $A$ , es decir que son exclusivas de  $A$  (por no encontrarse en  $B$ ), por su parte  $b$ , involucra sólo aquellas presentes en la comunidad  $B$ ; en tanto que en el índice de Sorensen,  $A$  significa el número total de especies presentes en  $A$  (sean exclusivas o no) y  $B$  significa el número total de especies presentes en la comunidad  $B$  ( sean o no exclusivas).

La razón por la que Sorensen propuso esta modificación es porque el índice de Jaccard, el numerador y el denominador cambian simultáneamente, mientras que en el de Sorensen, ambos son independientes.

Tanto el índice de Jaccard como el de Sorensen, trabajan con datos de presencia/ausencia, es decir, no involucra cantidades de individuos de cada especie, por lo que se les conoce como índices binarios. Esto puede representar un inconveniente ya que existen

comunidades que se parecen en cuanto a su composición pero no en cuanto a la cantidad de individuos por especies que cada una contenga. Para resolver este inconveniente, Ellenberg propuso en 1956 un índice (índice de Ellenberg) que involucra datos cuantitativos de las especies, como biomasa por ejemplo (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Este índice se expresa como sigue:  $IS_e = [Mc/2 (Ma+Mb+Mc/2)]100$ . Donde,  $IS_e$  = Índice de semejanza de Ellenberg,  $Mc$ = Suma del porcentaje de biomasa de las especies comunes a ambas comunidades,  $Ma$ = Suma de la biomasa de las especies exclusivas de la comunidad  $A$ , y  $Mb$ = Suma de la biomasa de las especies exclusivas de la comunidad  $B$ .

En este índice se incluye una división entre dos a la biomasa de las especies comunes, dado que se trata de dos datos (por estar en ambas comunidades), sin embargo en términos de presencia se consideran sólo un dato.

Algunos inconvenientes a éste método son principalmente cuando se trata de especies que no se puede estimar su biomasa, como el caso de árboles de bosque tropical lluvioso.

Para resolver este inconveniente puede utilizarse el Coeficiente del Cuadrado de la Distancia Euclideana. Este coeficiente esta basado en las propiedades Euclidianas de los triángulos rectángulos y el hecho del cuadrado de la hipotenusa es igual a la suma de los cuadrados de los dos lados opuestos (Pielou, 1969, Krebs, 1996). La fórmula general es como sigue:  $D_{ij} = \sqrt{\sum(X_{ik} - X_{jk})^2}$ . Donde,  $D_{ij}$  = Cuadrado de la distancia Euclidiana entre las comunidades  $i$  y  $j$ ,  $X_{ik}$  = La abundancia de la  $k$ -ésima especie en la comunidad  $i$ , y  $X_{jk}$  = La abundancia de la  $k$ -ésima especie en la comunidad  $j$ .

### **Interpretación**

Mientras menor sea el valor del cuadrado de la distancia Euclidiana entre dos comunidades, mayor será la similitud en términos de composición de especies. El límite mínimo es cero, que significa completa similitud, sin embargo, no existe un límite superior para este índice.

### **Diversidad y riqueza de especies**

El concepto de diversidad y riqueza de especies, ha tenido una gran controversia y desentendimiento. Existió mucha confusión acerca del significado de diversidad, sobre los métodos para estimarla y sobre la interpretación ecológica de los diferentes niveles de diversidad. En particular, la relación entre diversidad y estabilidad en ecosistemas ha atraído mucho la atención de investigadores y ha generado una gran discusión.

Los primeros naturalistas observaron inmediatamente que las áreas tropicales contenían más especies de plantas y animales que las áreas templadas. Pero conforme las ideas ecológicas maduraron al mismo tiempo que las ideas de estimaciones cuantitativas se introducían, se clarificó que la idea de la diversidad de especies contiene por lo menos dos conceptos inherentes: Riqueza de especies y Equidad.

La riqueza de especies se define sencillamente como el número de especies prescritas a un área determinada. Este constituye el concepto más antiguo y simple de la diversidad de especies. El problema básico en la estimación es que con frecuencia no es posible enumerar todas las especies en una comunidad natural. La equidad se define como el grado de repartición de los individuos en las especies presentes, hecho por el cual en ocasiones se le ha denominado equitatividad o uniformidad.

### **Determinantes de la diversidad**

A principios del siglo XIX, la diversidad de especies era considerada principalmente como un fenómeno histórico, un resultado de la acumulación de especies a través del tiempo y por tanto, una materia fuera del marco de alcance de la Ecología, la cual en ese entonces se encontraba apenas en las primeras fases de su desarrollo como ciencia (Wallace, 1876; Willis, 1922; Fischer, 1960). A principios de los 1960's, el surgimiento de la Biología de Poblaciones cambió todo esto (Kingsland, 1985), y la diversidad de especies fue percibida entonces como el resultado de las interacciones ecológicas, particularmente la competencia.

Muchos ecólogos han adoptado una perspectiva más balanceada de que los patrones de diversidad son causados por una variedad de procesos ecológicos y evolutivos, eventos históricos y circunstancias geográficas (Schluter y Ricklefs, 1993). Hoy en día se han desarrollado nuevos conceptos, datos y análisis que conjuntan la escala de los procesos responsables del fenómeno de la diversidad.

Los datos más fundamentales de diversidad son los números de especies en distintos lugares. Los ecólogos han descubierto relaciones entre estos datos y latitud, clima, productividad biológica, heterogeneidad de hábitat, complejidad de hábitat, disturbio y tamaños y distancias de las islas. Estos patrones han sido revisados muy frecuentemente, (Fischer, 1960 1961; Pianka, 1966; Stehli et al., 1969; Brown y Gibson, 1983; Stevens, 1989; Ricklefs, 1990). Varias de estas relaciones han sugerido mecanismos que pueden regular la diversidad.

Dentro de la mayoría de grupos de organismos, el número promedio de especies en un área de muestreo de un tamaño dado, alcanza su máximo en latitudes tropicales y decrece tanto hacia el norte como al sur conforme se acerca a los polos. En muchos casos, el gradiente latitudinal en diversidad es muy marcado. Los bosques tropicales por ejemplo, pueden soportar diez veces más especies de árboles que los bosques templados con una biomasa similar (Latham y Ricklefs, 1993).

Ocasionalmente, la tendencia general de la diversidad es revertida, como el caso de avispas parasitoides y zooplancton dulceacuícola, en los cuales, más especies ocurren en latitudes altas y moderadas que en los trópicos. Estos contraejemplos pueden reflejar la distribución latitudinal de habitats particulares (por ejemplo, la tundra no existe en los trópicos), la historia evolutiva de un taxón (por ejemplo Betuláceas, se restringen a las regiones templadas del norte), o circunstancias ecológicas peculiares para un grupo en particular.

La diversidad de especies parece estar relacionada de manera general con el clima (Terborgh, 1973). En particular, condiciones que favorecen la producción biológica-temperaturas cálidas y abundante precipitación en ecosistemas terrestres- son con frecuencia asociados con alta diversidad (Richerson y Lum, 1980; Curie y Paquin, 1987; Curie, 1991) Los ecólogos recientemente han reconocido picos de diversidad a niveles intermedios de producción biológica (Whittaker y Niering, 1975; Tilman, 1982). Este patrón ha conducido a la proposición de que habitats con baja fertilidad reducen la diversidad a través de estrés por nutrientes y que la alta fertilidad remueve las limitaciones impuestas por el estrés por nutrientes resultando en comunidades simplificadas (Tilman y Pacala, 1993; Rosenzweig y Abramsky, 1993).

El disturbio puede también influenciar la riqueza de especies. Los paisajes incluyen típicamente un mosaico de parches de disturbio de diferente extensión e intensidad, de tal suerte que cada parche existe en un estado de sucesión, fuera del equilibrio con el clima prevaleciente en esa composición de especies (Watt, 1947 ). Por tanto, el mosaico completo, el cual es parte de un equilibrio regional mayor, contiene más especies que cualquier parche individual. Esta observación es la base de la “hipótesis del disturbio intermedio” propuesta por Connell (1975), en la, el disturbio es considerado como un estrés que excluye especies en altos niveles y no puede prevenir la exclusión competitiva por competidores superiores a bajos niveles (Paine, 1966; Connell, 1978; Huston, 1979) resultando en diversidades de especies mayores a niveles intermedios de disturbio,

Desviaciones de la fuerte relación que existe entre productividad y la diversidad han permitido centrar atención en otros patrones. El mas fuertemente argumentado es el de la relación entre diversidad y la complejidad del hábitat. Las marismas son extremadamente productivas pero albergan pocas especies de plantas y animales, son desiertos ocupan el otro extremo en el gradiente de productividad, pero pueden soportar y una fauna y flora diversas. MacArthur y MacArthur (1961), formalizaron la relación entre la diversidad de especies de aves y la complejidad de la vegetación, notando que el número de especies de aves en un habitat varía en proporción directa al número de estratos de vegetación (básicamente hierbas, arbustos y árboles).

### **Hipótesis de la heterogeneidad ambiental**

Esta teoría sustenta la idea de que ambientes heterogéneos permiten ser colonizados por un mayor número de especies, con lo cual aumenta la diversidad.

### **Hipótesis del tiempo**

La teoría del Tiempo relacionado con productividad y con estabilidad climática sostiene que si un área mantiene por mucho tiempo niveles altos de productividad existe mayor cantidad de recursos para ser repartidos entre un numero mayor de especies (Figura 1). MacAuliffe (1994) y Valiente Banuet et al. (1995) prponen que la distribución de especies bajo la misma condición litológica puede presentar diferencias florística y de riqueza como producto de antigüedad de los suelos. En zonas áridas del centro de México, los suelos provenientes de sustratos calcáreos (más antiguos) poseen una mayor diversidad tanto de

especies como de formas de vida en comparación con suelos de origen aluvial (mas recientes).

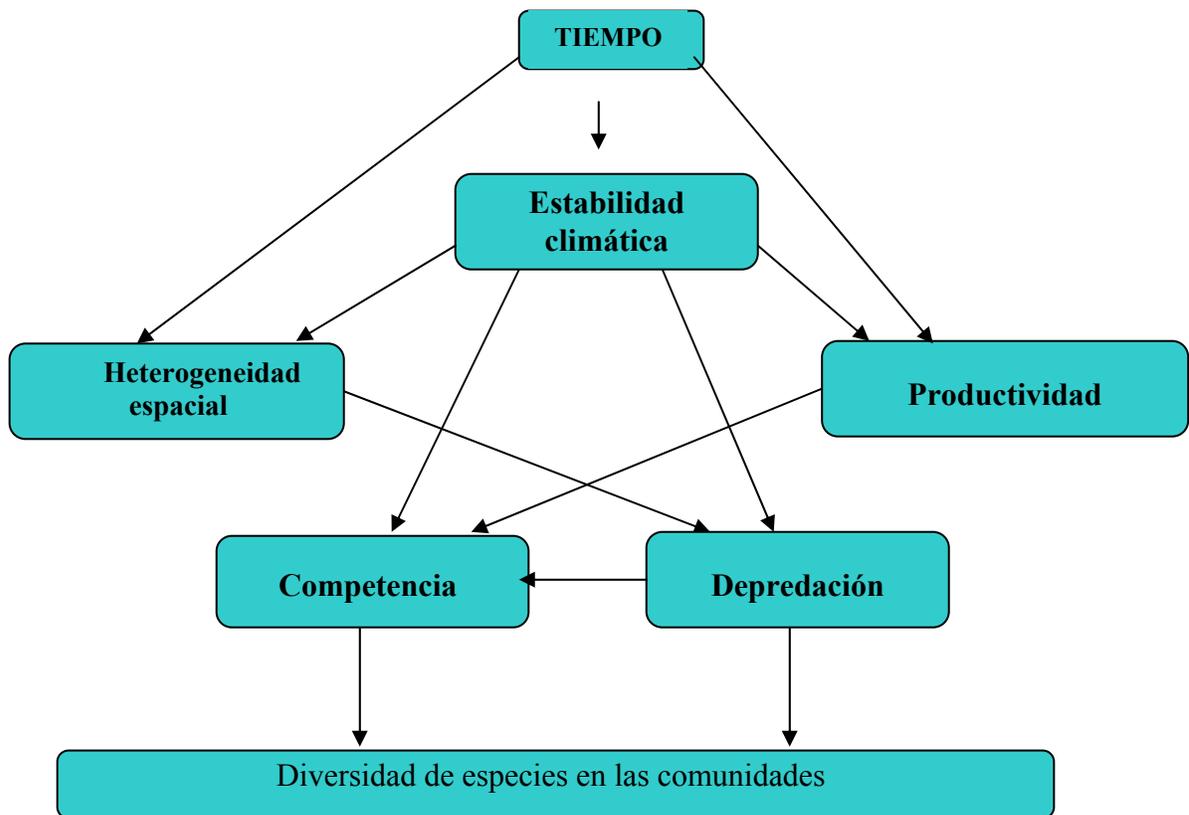


Figura 1. Esquema de relación entre diversos factores que originan gradientes de diversidad.

### **Hipótesis de la competencia**

Muchos investigadores han enfatizado que la competencia es la fuerza directriz en la estructura de las comunidades, involucran a esta interacción como factor que puede aumentar los niveles de diversidad en un área de la siguiente manera, dos poblaciones compiten y se ejercen mutuamente efectos negativos a tal grado que permiten que otras especies puedan colonizar y con esto aumentar la diversidad.

### **Hipótesis de la depredación**

Esta teoría sostiene que a mayor numero de presas, mayor número de depredadores y por consiguiente valores de diversidad mas altos.

### **Hipótesis de la estabilidad**

La estabilidad climática sostiene condiciones sin cambios drásticos, por lo que el suministro de energía es constante y la velocidad evolutiva mayor, con esto, los procesos de especialización no se interrumpen y la diversidad tiende a aumentar.

## Clases de diversidad y sus índices

La diversidad se puede estudiar a diferentes niveles, el primero de ellos es el alfa, es decir la diversidad local: número de especies en un área prescrita. El siguiente nivel de diversidad se refiere a la tasa de recambio de especies conforme nos movemos de una comunidad a otra o a lo largo de un gradiente ambiental. Finalmente el nivel de diversidad gamma es dado por los anteriores y se refiere a la diversidad regional.

## Índices para calcular diversidad

### Índice de Berger-Parker (1970)

Es una de las más sencillas maneras de determinar la diversidad. Este índice se basa en dos elementos, la densidad máxima presentada por una especie y las sumas de las densidades de todas las especies. De tal manera que lo que muestra es la proporción que guarda la especie más abundante respecto al resto de las que componen la comunidad.

En otras palabras es un índice de dominancia. Su modelo es de la siguiente manera:  $ID_{BP} = N_{MAX}/N_{TOTAL}$ . Donde,  $N_{MAX}$  = Densidad de la especie dominante, y  $N_{TOTAL}$  = Suma de las densidades de todas las especies.

Si a este modelo aplicamos el mismo criterio que el usado comúnmente para el Índice de Simpson, podríamos obtener una medida de diversidad más congruente, así:  $ID_{BP} = 1 - (N_{MAX}/N_{TOTAL})$ . Cuyos valores se acercarían a la unidad para la diversidad más alta, y tendría al cero para la diversidad baja.

### Índice de Simpson (1949)

El primer índice de diversidad que revisaremos lo propuso Simpson (1949). Mide la probabilidad de que dos individuos seleccionados al azar de una población de  $N$  individuos, provengan de la misma especie. Si una especie  $i$  ( $i = 1, 2, \dots, S$ ) es representada en una comunidad por  $p_i$  (proporción de individuos), la probabilidad de extraer al azar dos individuos pertenecientes a la misma especie, es la probabilidad conjunta [ $(p_i)(p_i)$ , o  $p_i^2$ ]. Si se suman cada una de las probabilidades para todas las especies  $i$  de la comunidad, entonces el índice de diversidad de Simpson, para una muestra infinita es:  $D = \sum (P_i)^2$ .

Este índice varía inversamente con la heterogeneidad (de tal forma que si los valores del índice decrecen, la diversidad crece y viceversa). Para mayor claridad es deseable que valores altos (o bajos) del índice de probabilidad correspondan con valores altos (o bajos) de diversidad. Para esto, se ha propuesto que al resultado obtenido de  $D$  se substraiga su valor máximo posible de 1 (Pielou, 1969):  $1-D$ , en este caso el valor máximo es cercano a 1, en que los valores cercanos a 1 son comunidades con diversidad mayor. Otros autores (Krebs, 1996), proponen que se utilicen el recíproco de Simpson de la siguiente manera  $1/D$ , para este caso el valor varía de 1 a  $S$ , donde  $S$  es el número de especies en la comunidad. La medida de diversidad de Simpson es sensible a la abundancia de una o dos

de las especies más frecuentes de la comunidad (Poole, 1974), por lo que puede ser considerada como una medida de dominancia. Por lo tanto, el índice de pocas especies en la comunidad constituye al interés primario, más que cuando existe equidad de abundancias de todas las especies.

### **Índice de Shannon**

En muchos casos no es posible contar e identificar a cada uno de los individuos de una comunidad. En estas instancias se hace necesario tomar una muestra al azar de individuos de todas las poblaciones de las especies presentes. Bajo estas circunstancias, la función de la teoría de Shannon (1948) es la medida correcta de diversidad. Es uno de los índices más simples y de uso más común, mide el grado promedio de incertidumbre para predecir la especie a la que pertenece un individuo dado, elegido al azar dentro de la comunidad. Su fórmula es:  $H = - \sum (P_i)(\log P_i)$ . Donde  $P_i$  es la proporción del número total de individuos que constituyen la  $i$ -ésima especie. Se considera que las proporciones ( $P_i$ ) son proporciones reales de la población que está siendo muestreada. De acuerdo a Poole (1974), uno de los méritos de la función de Shannon resulta de su independencia respecto al tamaño de la muestra, ya que estima la diversidad con base en una muestra extraída al azar y que presumiblemente contiene todas las especies de la comunidad. En la práctica, en diversas comunidades, este tipo de muestra puede resultar imposible de obtener, debido a que el incremento de muestra casi siempre resulta en el hallazgo de individuos de otras especies menos comunes. Sin embargo, este sesgo puede ser minimizado siguiendo procedimientos de muestreo estadísticamente válidos (Pielou, 1969).

Es posible comparar el valor de diversidad de nuestra comunidad suponiendo que se tiene una diversidad máxima ( $H'$ ), la cual puede calcularse como:  $H' = \log S$ . Donde,  $S$  = número de especies en la comunidad. Para casos en que se quiere estimar la Equidad (grado de reparto de los individuos entre las especies) se puede hacer de la siguiente manera  $E = H/H'$ . En teoría  $H$  puede alcanzar valores muy grandes, sin embargo, en la práctica para comunidades biológicas,  $H$  parece no exceder de 5 (Krebs, 1996).

### **Índice de Brillouin (1962)**

Si los individuos de una colección o comunidad pueden ser contados e identificados en su totalidad, la diversidad absoluta de la comunidad puede ser medida por medio de la fórmula de Brillouin:  $H = 1/N \log (N!/n_1! n_2! \dots n_s!)$ . Donde,  $N$  es el número total de individuos,  $N_1, n_2, \dots, n_s$  = números de individuos de cada especie, y  $N! = (\text{factorial de } N) = N(N-1)(N-2)\dots(1)$ . La elección de la base del logaritmo es arbitraria.

### **Índices para calcular la diversidad ( $\beta$ )**

#### **Índice para calcular Wilson y Schmida (binario)**

El índice de Wilson y Schmida fue propuesto en 1984 (Wilson y Schmida, 1984) como un índice en que involucra un componente del propuesto por Whittaker (promedio de la

riqueza de las dos comunidades en comparación:  $\alpha$ ), además de las especies que se pierden y ganan al movernos de una comunidad a otra. La fórmula es:  $B_i = (a+b)/2a$ . Donde,  $a$  = al número de especies nuevas o que se ganan al movernos de una comunidad a otra,  $b$  = número de especies que se pierden a dejan de presentarse conforme nos movemos de una comunidad a otra.  $\alpha$  = promedio de la riqueza de las dos comunidades en comparación. La fórmula anterior nos indica cual es la tasa de recambio de especies entre dos comunidades, sin embargo cuando se compara más de dos comunidades, se debe calcular el valor de  $\beta_i$  (parcial) para cada par de comunidades y posteriormente el valor de  $\beta_T$  (tasa de recambio total entre todas las comunidades), con la siguiente fórmula:  $B_T = 1/N (\sum \beta_i)$ . Donde,  $N$  = al número total de combinaciones posibles en el cálculo de las  $\beta_i$ .

### **Índice de Bray y Curtis (no binario)**

En el índice anterior, todas las especies tienen la misma importancia, sin considerar si son abundantes o raras. Esto ha llevado a incluir en algunos índices datos cuantitativos que permitan otorgar un valor de importancia a cada una de las especies que componen la comunidad. Bray y Curtis (1957) modificaron el índice de Sorensen para producir uno que incluyera dicha medida de importancia, este es:  $I_{B\&C} = 2jN / (aN + bN)$ . Donde,  $aN$  = número total de individuos en la comunidad A,  $bN$  = número total de individuos de la comunidad B, y  $jN$  = suma total de las abundancias menores de las especies encontradas en ambas comunidades.

### **Índice de Morisita (1959)**

Uno de los modelos más utilizados para cuantificar semejanza es el de Morisita-Horn. Este índice presenta características que lo hacen útil, por ejemplo: la influencia de la riqueza de especies y el tamaño muestral es poco significativa en éste. Sin embargo, es fuertemente influenciado por la abundancia de la especie más común.

Para evitar esto, una versión modificada ha sido usada:  $I_{M-H} = 2 \sum (an_i bn_i) / [(da + db)(aN)(bN)]$ . Donde,  $aN$  = número de individuos de la comunidad A, y  $an_i$  = número de individuos de la  $i$ ésima especies en A.  $da = \sum an_i^2 / aN^2$ .

En algunos casos, se han probado las diversas técnicas que existen para determinar semejanza, de ello se ha concluido que las que utilizan solamente presencia/ausencia son poco satisfactorias, y de ellas la mejor es la de Sorensen. Por otra parte, de los modelos de tipo cuantitativo se ha señalado que la versión antes presentada del índice de Morisita es la más satisfactoria (Magurran, 1988).

### **Interrelación entre la diversidad, complejidad y estabilidad**

El concepto de Comunidad incluye interacciones ecológicas que producen patrones (espacio-temporal, cíclico, ordenado) de distribución y abundancia de los organismos (Kikkawa, 1986). Se necesita medidas de organización (diversidad, complejidad) reflejando el tipo y la magnitud de las interacciones. Por lo tanto, la comprensión

conceptual de la comunidad en término de diversidad, complejidad y estabilidad depende en la definición matemática de estos fenómenos y su aplicación al mundo real.

## Complejidad

Es una función del número de interconexiones entre los componentes o las especies de una comunidad. El número de interconexiones depende en número de especies interactuantes. Todas las interacciones diferentes de cero aumentan la complejidad. Existen tres tipos de interacción: 1. Competencia que describe una interrelación de tipo horizontal. 2. Interrelación trófica que es prácticamente una interacción de clase vertical. 3. Interrelación simbiótica que representa aquellas interacciones de tipo trófico, más no vertical, sino anidada en redes tróficas.

Según May (1986),  $C = 2K / S(S - 1)$ , en donde,  $C$  es la complejidad,  $K$  es número de interconexiones, interrelaciones o interacciones y  $S$  es número de especies. Este modelo relativamente simple indica que el aumento del número de especies ( $S$ ) no necesariamente incrementa la complejidad o  $C$  (sino al revés) al menos que haya un incremento simultáneo en el número de las interconexiones ( $K$ ).

## Estabilidad

Es una medida de cambio de cualquier fenómeno, proceso, etc. e incluye cuatro componentes siguientes; la magnitud, la frecuencia, la elasticidad (resiliencia) y la persistencia. Según Wolda (1983),  $E = m \{ \ln S^2 [\ln(n+1)] \}$ , en donde,  $E$  es la estabilidad,  $m$  es la media,  $\ln$  es logaritmo natural,  $S^2$  es la varianza y  $n$  es el número de los individuos. La intuición nos indica que al aumentar la complejidad se incrementa la estabilidad y como consecuencia, el cambio en un elemento no altera drásticamente la comunidad, sin embargo, hay poco apoyo teórico para esta noción. Existen muchas evidencias que indican una correlación inversa entre la complejidad y la diversidad. Además, según las teorías actuales también existe una asociación inversa entre la complejidad y la estabilidad, siempre y cuando el mundo funcione de manera al azar. Sin embargo, cómo será posible aceptar que los patrones y los hechos en el universo resulten de un juego aleatorio en ausencia de la relación causa y efecto? Según May (1973) los modelos teóricos de la estabilidad señalan que dada que las redes tróficas están construidas de forma aleatoria, entonces, el aumento en la diversidad y complejidad; es decir, una intensificación en las interacciones tróficas resulta en la reducción de la estabilidad. ¿Pero realmente qué pasa con la evolución y la selección natural?

Tomando en cuenta los argumentos anteriores se deriva que la organización de la comunidad esta basado a tres dimensiones siguientes. **1.** Dimensión del biotopo, que se trata de la estructura biótica y abiótica que se desarrolla con las fases de la sucesión ecológica. Basándose en esta dimensión las comunidades están limitadas por: **a)** las condiciones físicas, y **b)** el grado de explotación y segregación del nicho dentro de los límites de los factores ambientales. **2.** Dimensión de la diversidad, que describe el contenido de la información de la Comunidad y particularmente, la estructura del gremio

(guiad) y patrones de la Competencia. **3.** Dimensión de la complejidad, que se refiere a la estructura trófica, e incluso las interconexiones con los hábitats circundantes. La Biomasa se refiere al parámetro energético de la comunidad. Cabe aclarar que su partición a lo largo de las dimensiones de diversidad y de complejidad resulta en la distribución de la energía dentro de la comunidad.

La organización de la comunidad descrita basándose en estas tres dimensiones revela la estabilidad de la comunidad de manera siguiente (Tabla 2) en donde se puede observar que la diversidad esta inversamente relacionada con la complejidad, además, regiones con mayor diversidad son mas resilentes o elásticos, mientras que, la complejidad esta proporcional a la persistencia del sistema, y finalmente, la persistencia y la resiliencia están a su vez inversamente relacionados (Badii et al., 2000).

Tabla 2. Interrelación entre diversidad, complejidad y estabilidad.

<b>Complejidad</b>			
-	<b>Diversidad</b>		
-	+	<b>Elasticidad "E"</b>	
+	-	-	<b>Persistencia "E"</b>

### Principios de la conservación de los recursos naturales

A continuación se mencionan los fundamentos ecológicos empleados para la conservación de los recursos naturales y las estrategias que se utilizan para su implementación.

**1.** Mantener una población sana de los recursos es inconsistente con el crecimiento y demanda infinita de estos recursos (Mangel, et al, 1996). *Implementación.* 1. Reconocer que  $I = PAT$ , donde,  $I$  = el impacto ambiental,  $P$  = la población,  $A$  = la afluencia y  $T$  = la tecnología, es decir, los países industriales con su mayor relevancia de afluencia y tecnológica ejercen un mayor impacto comparado con los países en vía de desarrollo que aún con mayor población, su influencia tecnológica y afluencia es casi nula y por ende el impacto ambiental de estos países es negligible, y 2. Mayor probabilidad de conservación si hay mayor eficiencia, seguridad y estética en zonas urbanas.

**2.** Mantener la diversidad biótica; esto significa que no se debe perturbar ni recursos ni otros componentes del ecosistema más allá de los límites naturales de la variación. *Implementación.* 1. Preservar rasgos esenciales de ecosistemas. 2. Identificar y proteger áreas, especies y procesos importantes en mantener un ecosistema. 3. No fragmentar áreas naturales. 4. Mantener a la misma escala de los sistemas naturales, los patrones de los procesos y fenómenos naturales como, disturbios (fuegos, tormentas, diluvios), procesos (depredación, parasitismo, competencia, historia de vida), y rasgos de la dispersión de

poblaciones. 5. Evitar alteración de redes tróficas, en particular, la eliminación de especies importantes, como por ejemplo, especies claves y dominantes. 6. Evitar alteración significativa de las poblaciones. 7. Reconocer que procesos biológicos son principalmente no-lineales, sujetos a umbrales críticos e interdependientes, por tanto, se requiere identificar, entender e incorporarles en los programas de la conservación.

**3.** Estimar los posibles efectos ecológicos-socioeconómicos del uso de recursos *antes* de proponer la utilización y la restricción (expansión) del uso actual de los recursos. *Implementación.* 1. Identificar los supuestos e incertidumbres relacionados con historia de vida, tamaño y productividad de los recursos y su papel en ecosistema. 2. Identificar los principales supuestos e incertidumbres ecológicas y socioeconómicas. 3. Identificar las consecuencias, en el ecosistema, en caso de violación de los supuestos. 4. En caso de la escasez de la información, las actividades autoritarias deben ser basadas en el incremento en el uso de recurso, y que *no sea* más rápido que el aumento en el conocimiento acerca de los recursos y los ecosistemas. 5. Los que se benefician del uso de recursos paguen el costo de: a) el desarrollo e la implementación del plan de la información, b) el manejo del uso de los recursos. 6. Prepararse para eventos no esperados ya que el mundo natural esta complejo y estocástico, y por tanto, contiene incertidumbre.

**4.** Comprender la estructura y la dinámica del ecosistema y tomar en cuenta los factores ecológicos y socioeconómicos para el aprovechamiento de los recursos. *Implementación.* 1. El uso de los recursos debe estar basado en los rasgos ecológicos y el valor social de las especies. 2. Proveer incentivos para promover la conservación, a los usuarios de los recursos basado en su valor social. 3. Asegurar que los derechos de la propiedad sean consistentes con la conservación. 4. Asegurar el *desarrollo sustentable*, es decir, prevenir la reducción del valor de los recursos a lo largo del tiempo. 5. Reconocer las consecuencias probables de la incertidumbre y actuar de manera adecuada. 6. Promover adaptación (elasticidad) en el manejo de los recursos.

**5.** Usar todos los conocimientos y habilidades de las ciencias naturales y sociales para la conservación. *Implementación.* 1. Usar los conocimientos tempranamente. 2. La ciencia es sólo una parte de la conservación y está limitada debido a la investigación y la descripción objetiva de *ciertos* fenómenos y procesos.

**6.** Entender y tomar en cuenta los motivos, los intereses y los valores de los usuarios, y no solo estimar un promedio de sus posiciones. *Implementación.* 1. Cuando es posible incentivar a los niveles socioeconómicos más bajos. 2. Desarrollar mecanismos de la solución de los conflictos para minimizar pleitos entre usuarios. 3. Mezclar la ciencia con la toma de decisiones políticas independiente de los intereses de los usuarios. 4. Los generadores de las políticas hagan uso de los mejores datos y técnicas de análisis. 5. Establecer criterios y procedimientos acorde con la conservación e independiente de los intereses políticos y sociales. 6. Instituciones generadoras de las decisiones y las políticas lo hagan a largo plazo.

7. La necesidad de la comunicación interactiva, recíproca y continua. *Implementación*. 1. La comunicación es para el público basado en el respeto mutuo e la información sólida. 2. Verificación de los objetivos y los resultados por los expertos internos y externos. 3. Informar y motivar al público sobre la conservación. 4. Desarrollar instituciones y procedimientos para facilitar el análisis y la comunicación interdisciplinaria e informar a los generadores de decisiones políticas.

## **Sustentabilidad**

Hay que distinguir entre el *uso*: la utilización racional de recursos; el *crecimiento*: el crecimiento sustentable de los recursos; y el *desarrollo*: el desarrollo sustentable de la sociedad humana basado en el uso y el crecimiento sustentable de los recursos (Badii, 2004, Badii et al., 2005a, Badii et al., 2005b, Badii & Abreu, 2006a).

## **Razones de sobreexplotación de los recursos**

Existen varias razones que ocasionan la sobreexplotación de los recursos. **1.** El capital genera el poder socio-político que se usan para sobreexplotar los Recursos (Ludwig, et al., 1993). **2.** El entendimiento y el consenso científico y ecológico están obstaculizados por la ausencia de los controles y las repeticiones. **3.** La complejidad de los sistemas ecológicos inhibe un acercamiento reduccionista al manejo de los recursos. **4.** Los niveles altos de la variación enmascaran los efectos de la sobreexplotación.

## **Principios del manejo racional de los recursos**

Hay cinco fundamentos para el manejo racional de los recursos naturales. **1.** Tomar en cuenta la motivación y las respuestas del hombre como parte del sistema a estudiar y manejar (Luwig et al., 1993). **2.** Actuar antes de tener un consenso científico. **3.** Depender en los científicos a diagnosticar más no a remediar. **4.** Desconfiar o sospechar los reclamos de la sustentabilidad. **5.** Confrontar la incertidumbre.

## **Iniciativa de Biosfera Sustentable (IBS)**

Como resultados de la Cumbre de la Tierra en Río de Janeiro en el año 1992, los tomadores de decisiones ambientales se formularon las prioridades de la investigación con mira hacia una iniciativa de la biosfera sustentable (Lubchenco, et al., 1996). Estas prioridades se mencionan de forma breve a continuación.

**1. Cambios globales.** La prioridad número uno que capta la esencia de la preocupación ambiental humana sobre su futuro incierto radica precisamente en el estudio de los cambios globales. En este rubro, se trata de reducir la tasa de liberación de CO<sub>2</sub> en la atmósfera y en los sistemas acuáticos por medio de la reducción de la dependencia en los combustibles de origen fósil, la búsqueda de las fuentes alternas para la generación de energía, y el impulsar resumideros para la captación del CO<sub>2</sub>, obviamente, por medio de la disminución de la tala irracional y la promoción de la forestación y la creación de zonas verdes.

**2. Biodiversidad.** Esto radica en el estudio del estatus actual de la biodiversidad y la promoción del desarrollo de la complejidad, es decir, el aumento de los niveles o eslabones tróficos representativos del grado de interrelación entre las especies, y el incremento de la estabilidad ambiental para reducir el grado de la fragilidad ambiental.

**3. Sustentabilidad.** El tercer, pero no menos importante y en realidad la meta principal de todos los estudios ecológicos y ambientales es el desarrollo de los sistemas ecológicos sustentables. La sustentabilidad constituye la razón final de todos los estudios, ya que el futuro de cualquier sistema (aun con apoyo económico fuerte), en donde no se toma en cuenta la sustentabilidad como el eje central y la meta para alcanzar, esta totalmente incierta y con el estilo de vida actual, sería solo la cuestión de tiempo para el colapso apocalíptico. De hecho, cuando se trata de sustentabilidad, se debe poner énfasis sobre los cuatro jinetes a Apocalipsis ambiental. Estos son: a) la degradación del hábitat productivo y la contaminación, b) la sobrecosecha, es decir tratar de extraer más allá de la capacidad productiva del ecosistema, c) Invasión de especies con la destrucción de la fauna y la flora nativa y consecuente desequilibrio ecológico, d) la destrucción de las especies claves y las extinciones subsecuentes (Badii et al. 1999, Badii & Ruvalcaba, 2006, Badii & Abreu, 2006b, Badii & Landeros, 2007a, b).

De la iniciativa de biosfera sustentable se desprenden las siguientes recomendaciones Para la Investigación:

1. El papel de la complejidad ecológica en el control de los procesos globales.
2. La importancia de la biodiversidad en el control de procesos ecológicos y el papel de estos en estructurar patrones de diversidad en diferentes escalas de espacio-temporal.
3. Un nuevo programa integral de investigación en sustentabilidad de sistemas ecológicos basándose en el entendimiento de los procesos ecológicos para incrementar la sustentabilidad de estos a la escala global.

Hay tres componentes para la implementación de la iniciativa de biosfera sustentable:

1. Los talleres para implementar la prioridad del estudio de los cambios globales
2. Los talleres para implementar la prioridad del análisis y el estudio de la biodiversidad.
3. Los talleres para implementar la prioridad del desarrollo de los ecosistemas y sistemas ecológicas sustentables.

Además se debe promover (educar) la iniciativa de biosfera sustentable a través de la publicación de los documentos educativos no-técnicos sobre ecología al público, y por medio del desarrollo de las estrategias para mejorar el nivel del conocimiento ecológico del público.

Toma de Decisiones Ambientales con respecto a la iniciativa de biosfera sustentable, nos dicta que los ecólogos apliquen sus conocimientos a los problemas críticos ambientales, es decir, trabajar con manejadores de recurso y tomadores de decisiones ambientales.

En cuestión de la dimensionalidad internacional de la IBS, debe organizar una reunión de los líderes ecológicos de diferentes naciones para evaluar los avances con respecto a la iniciativa de biosfera sustentable y diseñar un marco operacional para la cooperación internacional.

También se ha desarrollado un marco innovador para la coordinación y financiamiento de los apoyos económicos para esta iniciativa.

### **Bases científicas del manejo de ecosistemas**

Para manejar científicamente los ecosistemas se deben tomar en cuenta los siguientes elementos o principios esenciales (Christenson, et al., 1996).

1. Se deben manejar la sustentabilidad como una precondition y no como una consecuencia de las diferentes actividades.
2. Debemos proponer metas que especifiquen los procesos y los resultados necesarios esperados para la sustentabilidad.
3. Tenemos que contar con los modelos y entendimientos sólidos ecológicos.
4. Con respecto a la complejidad e interconexiones ambientales, la biodiversidad y la complejidad estructural fortalecen los ecosistemas contra los disturbios y además proporcionan recursos genéticos necesarios para la adaptación a los cambios a largo plazo.
5. Se debe recordar las características dinámicas de ecosistemas, es decir, la evolución es un rasgo inherente de los ecosistemas.
6. La escala espacio-temporal. Existe un rango amplio en este respecto y no hay una sola escala del tiempo o espacio para el manejo de los ecosistemas.
7. El ser humano como componente del ecosistema. En el manejo de los ecosistemas hay que valorar el papel activo del hombre en la obtención de las metas.
8. Adaptabilidad. El conocimiento actual del funcionamiento de los ecosistemas es provisional, incompleto y sujeto a cambio, y por tanto, debe considerar las actividades del manejo como hipótesis a comprobar vía la investigación y los programas del monitoreo constante.

En término general, se puede resumir los principios anteriores en los siguientes.

1. Escala espacio-temporal. La función de los ecosistemas incluye inputs, outputs, reciclaje de materia e energía y las interacciones entre las especies. Cabe aclarar que los límites definidos para un proceso difieren de los de otros procesos.
2. La diversidad, estructura e integridad. Mantener la biodiversidad contra los disturbios. Hay que notar que la complejidad y la función de cada sitio particular estarían afectadas fuertemente por los sistemas circundantes.
3. La dinámica espacio –temporal. A lo largo de una escala grande de décadas o siglos, muchos paisajes cambian y forman un mosaico de parches sucesionales de diferentes edades. La dinámica de estos parches es muy crítica para el funcionamiento y la estructura de los ecosistemas.
4. Incertidumbre, sorpresa y límites de conocimiento. Dada suficiente tiempo y espacio eventos inciertos van a suceder. Mediante la combinación de los principios democráticos, el análisis científico, la educación y el aprendizaje institucional, se puede incrementar la comprensión de los procesos de ecosistemas y mejorar la calidad de los datos para el manejo de los ecosistemas, y por ende responder a las incertidumbres.

Para poder materializar los conceptos anteriores en la práctica debemos tomar en cuenta los siguientes factores:

1. Definir los objetivos y metas del desarrollo sustentables.
2. Reconciliar las escalas de espacio y tiempo.
3. Hacer el sistema adaptable.

### **Obstáculos al manejo sustentable de ecosistemas**

Existen obstáculos al desarrollo sustentable y por tanto hay que eliminar o al menos minimizar los siguientes obstáculos. 1. Ausencia de suficiente información sobre la biodiversidad y el medio ambiente. 2. carencia de información sobre la dinámica y la función de los ecosistemas. 3. Apertura y la interconexión en los ecosistemas a una escala espacio-temporal que trasciende los límites usuales del manejo 4. La percepción del público que las ganancias socioeconómicas a corto plazo son más importantes que: a) el daño a los ecosistemas o b) los beneficios que se generan de las alternativas del manejo de los ecosistemas.

## Conclusiones

El concepto de la búsqueda de patrones macro-ecológicos, en donde se trata de establecer reglas de juego para diferentes niveles de interacciones inter e intra-comunidad, es el foco de atención de los investigadores en el área de ecología de paisaje, macro-ecología y el desarrollo sustentable. En 1992, como resultado de una reunión llamada la Cumbre de la Tierra en Río de Janeiro, Brasil, los líderes de más de 165 diferentes naciones del mundo se acordaron que existe una amenaza real para el medio ambiente y que como consecuencia, puede limitar, de manera muy drástica, la vida misma. Se trazaron líneas de acción o mejor dicho, líneas de preocupación, precisamente, por la falta de la voluntad de actuar de los países más industrializados generadores de la parte substancial de la contaminación y destructores del hábitat a nivel global y con ello la reducción dramática de la biodiversidad mundial. Estos tres líneas son: **a.** el estudio de los cambios globales y la contaminación, **b.** el estudio de la biodiversidad, y **c.** el desarrollo de los sistemas sustentables. La red trófica y las interacciones ecológicas tanto a nivel vertical (ejemplo de depredación), como a nivel horizontal (ejemplo de competencia) se requieren de análisis con rigor científico para poder tomar decisiones racionales con respecto a las acciones correctivas para la mejora del estado de salud ambiental. Para esto existen modelos, índices y ecuaciones matemáticos y estadísticos que se utilizan los investigadores para la medición y el manejo correcto de la biodiversidad y patrones de asociaciones entre las especies. Algunos de estas herramientas cuantitativas se presentan en este trabajo.

## Referencias

- Arssen, L. W. & G.A. Epp 1990. Neighbor manipulations in natural vegetation: A review. *Journal of Vegetation Science* 1: 13-30.
- Badii, M. H., M. Villa, D. Lazcano y H. Quiróz. 1992. Análisis conceptual del nicho ecológico y diversidad intraespecífica ejemplificada mediante dos especies de lagartijas. *Publ. Biol.* 6(1): 65-69.
- Badii, M. H. 2004. Origen y evolución de los géneros: conflicto o cooperación? *CULCYT.* 1(4): 26-30. <http://www.uacj.mx/IIT/CULCYT/default.htm>.
- Badii, M.H., A. E. Flores, R. Foroughbakhch y L. Hauad. 1994. Diversidad ecológica. *Calidad Ambiental.* 1(5): 18-22.
- Badii, M. H., A. E. Flores, S. Flores y R. Foroughbakhch. 1995. Pattern of diversity for Phytoseiidae. Pp. 30. En: G. Nachman (ed.). *Third International Symposium on Population Dynamics of Plant-Inhabiting Mites.* University of Copenhagen, DK.
- Badii, M. H., A. E. Flores, S. Flores, R. Foroughbakhch, y H. Quiróz. 1997<sub>a</sub>. Análisis y evaluación de diversidad intra-específica: caso de ácaros de cítricos. *Calidad Ambiental.* 3(3): 4-7.
- Badii, M. H., A. E. Flores, H. Quiróz., J. Landeros y R. Torres. 1997<sub>b</sub>. Diversidad ecológica. Pp. 89-111. En: M. Vázquez, F. Serna, S. Rivera y L. Borja (eds.). *VIII Curso Nacional de Control Biológica.* Universidad de Guadalajara. Guadalajara.
- Badii, M. H., A. E. Flores, H. Quiróz & R. Foroughbakhch. 1999. Metapoblación. *Teoría y aplicación.* *CiENCiA UANL,* II (2): 133-140.
- Badii, M. H., A. E. Flores, H. Bravo, R. Foroughbakhch & H. Quiróz. 2000. Diversidad, estabilidad y desarrollo sostenible. Pp. 381-402. En: M. H. Badii, A. E. Flores y L. J. Galán (eds.). *Fundamentos y Perspectivas de Control Biológico.* UANL, Monterrey.
- Badii, M. H. 2004. Origen y evolución de los géneros: conflicto o cooperación? *CULCYT.* 1(4): 26-30. <http://www.uacj.mx/IIT/CULCYT/default.htm>.
- Badii, M. H., J. Castillo y A. Wong. 2005a. Towards sustainability in urban areas. *InnOvaciOnes de NegOciOs,* 2(2): 179-200.

- Badii, M. H., J. Castillo y J. F. Lopez. 2005b. Population growth and its implications. *InnOvaciOnes de NegOciOs*, 2(1): 83-98.
- Badii, M. H. y I. Ruvalcaba. 2006. Fragmentación del hábitat: el primer jinete de Apocalipsis. *Calidad Ambiental*, XII(3): 8-13.
- Badii, M. H. y J. L. Abreu. 2006a. Metapoblación, conservación de recursos y sustentabilidad. *Daena*, 1(1): 37-51. [www.daenajournal.org](http://www.daenajournal.org)
- Badii, M. H., A. E. Flores, H. Quiróz y R. Foroughbakhch. 1999. Metapoblación; teoría y aplicación. *Ciencia UANL*, II(2): 133-140.
- Badii, M.H. & J.L. Abreu. 2006b. Sustentabilidad. *Daena*, 1(1): 21-36. [www.daenajournal.org](http://www.daenajournal.org).
- Badii, M. H., V. Garza & S. S. Zalapa. 2006. ¿Cómo se ensamblan las comunidades? Caso de pequeños mamíferos. *CULCYT*, 3(12): 4-18. [www.uacj.mx/iit/CULCYT/](http://www.uacj.mx/iit/CULCYT/).
- Badii, M. H. & J. Landeros. 2007a. Cuantificación de la fragmentación del paisaje y su relación con sustentabilidad. *Daena*, 2(1): 26-38. [www.daenajournal.org](http://www.daenajournal.org).
- Badii, M. H. & J. Landeros. 2007b. Invasión de especies o el tercer jinete de Apocalipsis ambiental, Una amenaza a sustentabilidad *Daena*, 2(1): 39-53. [www.daenajournal.org](http://www.daenajournal.org).
- Berger, W.H. & F. L. Parker. 1970. Diversity of planktonic Foraminifera in deep sea sediments. *Science*, 168, 1345-1347.
- Bray, J.R. & J.T. Curtis. 1957. An ordination of upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27: 325-349.
- Brillouin, L. 1962. *Science and Information Theory*. 2nd. ed. Academic Press, N. Y.
- Brown, J.H. & A.C. Gibson. 1983. *Biogeography*. St. Louis, mo. Mosby.
- Clifford, H. T. y W. Stephenson. 1975. *An Introduction to Numerical Classification*. Academic Press, London.
- Cody, M. L. 1975. Towards a Theory of Continental Species Diversity Bird Distributions over Mediterranean Habitat Gradients. Pp. 214-257. En: M. L. Cody y J. M. Diamond (eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. H. U. Press, Cambridge.
- Connell, J.H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. In: Cody, M.L. and J.M. Diamond (eds.) *Ecology and Evolution of Communities*. Pp. 460-490. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts and London, England.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Connell, J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: Evidence from field experiments. *American Naturalist* 122:661-696.
- Connell, J.H. & R. O. Slatyer. 1977, Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111:1119-1144.
- Cox, G. W. 1980. *Laboratory Manual of General Ecology*. William C. Brown Company Publishers. Dubuque. Iowa.
- Compton, R.H. 1929. The vegetation of the Karoo. *Journal of Botany of South Africa* 15:13-21.
- Christensen, N. L., A. M. Bartuska, J. H. Brown, S. Carpenter, C. D'Antonio, R. Francis, J. F. Franklin, J. A. Macmahon, R. F. Noss, D. J. Parsons, C. H. Peterson, M. G. Turner y R. G. Woodmansee. 1996. The report of the Ecological Society of America Committee on the scientific basis for ecosystem management. *Ecological Applications*, 6(3): 665-691.
- Curie, d.J. & V. Paquin. 1987. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature* 329:326-27.
- Curie, D.J. 1991. Energy and large scale patterns of animal and plant species richness. *Am. Nat.* 137:27-49.
- DeAngelis, D.L., W. M. Post and C. C. Travis. 1986. *Positive feedback in natural system*. Springer-Verlag, New York. 250 p.
- Dice, L. R. 1945. Measures of the amount of ecological associations between species. *Ecology*, 26: 297-302.
- Fischer, A.G. 1960. Latitudinal variation in organic diversity. *Evolution* 14:64-81.
- Fischer, A G. 1961. Latitudinal variation in organic diversity. *Am. Sci.* 49:50-74.
- Fisher, R. A., A. S. Corbert y C. B. Williams. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.* 12: 42-58.
- Fowler, N.F. 1986 The role of competition in plant communities in arid and semiarid regiones. *Annuela Review of Ecology and Systematics*, 17:89-110.

- Goldberg, D.E. & A.M. Barton. 1992. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: A review of field experiments with plants. *American Naturalist*, 139: 771-801.
- Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*. Blackwell, Oxford.
- Horn, H. 1966. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *Am. Nat.* 100: 419-424.
- Hunter, A. F. and L.W. Aarssen. 1998. Plants helping plants. *Bioscience* 38:34-40.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*. 113 (1): 81-101.
- Kent, M. & P. Coker 1992. *Vegetation Description and Analysis. A Practical Approach*. CRC Press. Florida, U.S.A. 363 pp.
- Kikkawa, J. 1986. Complexity, Diversity and Estability. Pp. 41-62. En: J. Kikkawa y D. J. Anderson (eds.). *Community Ecology Pattern y Process*. Blackwell Scientific Publications, Mass.
- Krebs, C. J. 1996. *Ecological Methodology*. Harper Collins Publishers. New York, N.Y. 654 pp.
- Kingsland, S.E. 1985. *Modeling Nature: Episodes in the history of population ecology*. Chicago: University of Chicago Press.
- Lance, G. N. y W. T. Williams. 1967. Mixed-data classificatory programs. I. Agglomerative systems. *Aust. Comput. J.* 1: 15-20.
- Latham, R.E. & R.E. Ricklefs. 1993. Global patterns of tree species richness in moist forests: Energy-diversity does not account for variation in species richness. *Oikos*, 67.
- Lubchenco, J., A. M. Olson, L. B. Brubaker, S. R. Carpenter, M. M. Holland, S. P. Hubbell, S. A. Levin, J. A. Macmahon, P. A. Matson, J. M. Melillo, H.A. Mooney, C. H. Peterson, H. R. Pulliam, L. A. Real, P. J. Ragal y P. J. Risser. 1996. The Sustainable biosphere initiative: An ecological research agenda. *Ecology*, 72(2): 371-412.
- Ludwig, D., R. Hilborn y C. Walters. 1993. Uncertainty, resource exploitation, and conservation: lessons from history. *Ecological Applications*, 3(4): 547-549.
- MacArthur, R. H. 1957. On the relative abundance of bird species. *Proc Nat. Acad. Sci.* 43: 293-295.
- MacArthur, R. H. 1965. Patterns in species diversity. *Biol. Rev.* 40: 510-533.
- MacArthur, R.H., & J. MacArthur, 1961. On bird species diversity. *Ecology*. 42:594-98.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Cambridge, University Press. 179 pp.
- Mangel, M., L. A. Talbot, G. K. Meffe, M. T. Agardy, D. L. Alverson, J. Barlow, D. B. Botkin, G. Budowski, T. Clark, J. Cooke, R. H. Corzier, P. K. Dayton, D. L. Elder, C. W. Fowler, S. Funtowicz, J. Giske, R. J. Hofman, S. J. Holt, S. R. Kellert, L. A. Kimball, D. Ludwig, K. Magnusson, B. S. Malayang, C. Mann, L. A. Norse, S. P. Northridge, W. F. Perrin, C. Perrings, R. M. Peterman, M. P. Sissenwine, T. D. Smith, A. Starfield, R. J. Taylor, M. F. Tillman, C. Toft, J. P. Twiss, J. Willen y T. P. Young. 1996. Principles for the conservation of the wild living resources. *Ecological Applications*, 6(2): 338-362.
- Margalef, D. R. 1958. Information theory in ecology. *Gen. Syst.* 3: 36-71.
- May, R. M. 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton. New Jersey
- May, R. M. 1986. The search for patterns in the balance of nature. *Ecology*, 67: 1115-1126.
- McAuliffe, J.R. 1984. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: Competitive effects of sahuaros. *Oecologia* 64:319-321.
- McAuliffe, J.R. 1986. Herbivore limited establishment of a Sonoran Desert tree: *Cercidium microphyllum*. *Ecology* 67:276-280.
- McAuliffe, J.R. 1988. Markovian dynamics of simple and complex desert plant communities. *American Naturalist* 131:459-490.
- McAuliffe, J.R. 1994. Landscape evolution, soil formation and ecological patterns and processes in Sonoran Desert Bajadas. *Ecological Monographs* 64(2):111-148.
- McIntosh, R. P. 1967. An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. *Ecology*, 48: 392-404.
- McNaughton, S.J. 1968. Definition and quantification in ecology. *Nature*, 219: 180-181.
- Menhinick, E. F. 1964. A comparison of some species-individual diversity indices applied to samples of field insects. *Ecology*, 45: 859-861.
- Morisita, M. 1959. Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Mem. Fac. Sci. Kyushu. Univ. Ser. E. Bio.* 3: 65-80.
- Motomura, I. 1932. A statistical treatment of association. *Jpn. J. Zool.* 44: 379-383.

- Mueller- Dombois, D. & H. Ellenberg. 1974. Aims and Methods of Vegetation Ecology. John Wiley and Sons.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100:65-75.
- Phillips, F.J. 1909. A study of pinyon pine. *Botanical Gazette.* 48:216:223.
- Pianka, E. R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts. *Am. Nat.* 100:33-46.
- Pielou, E.C. 1969. *An Introduction to Mathematical Ecology.* New York: John Wiley and Sons.
- Pielou, E. C. 1984. *The Interpretation of Ecological Data.* Wiley, N. Y.
- Poole, R.W. 1974. *An Introduction to Quantitative Ecology.* McGraw-Hill. Tokyo.
- Preston, F.,W. 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology*, 29: 254-283.
- Renkonen, O. 1938. Statistisch-Okologische Untersuchungen uber die Terrestische Kaferwelt Finnischen Bruchmoore. *An Zool. Soc. Zool-Bot. Fen. Vanamo.* 6:1-231.
- Ricklefs, R.E. 1990. *Ecology.* 3d ed. New York: W.H. Freeman.
- Richerson, P.J., & K.L. Lum. 1980. Patterns of plant species diversity in California: Relation to weather and topography. *Am. Nat.* 116:504-36.
- Rosenzweig, M.L. & Z. N. Abramsky. 1993. How are diversity and productivity related? In: Ricklefs, R.E. and Schluter, D. (eds.). *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical Perspectives.* Pp 52-65. The University of Chicago Press. U.S.A.
- Routledge, R.D. 1977. On Whittaker's components of diversity. *Ecology*, 58: 1120-1127.
- Shannon, C.E. 1948. The mathematical theory of communication. Pp. 3-91 En: C. E. Shannon y W. Weiner (eds.). *The Mathematical Theory of Communication.* University of Illinois Press. Urbana.
- Schluter, D. & R.E. Ricklefs 1993. Species diversity. An introduction to the problem. In: Ricklefs, R.E. and Schluter, D. (eds.). *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical Perspectives.* Pp. 1-10. The University of Chicago Press. U.S.A.
- Schoener, T.W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist* 122:240-285.
- Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*, 168: 688.
- Sorensen, T. A. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociobiology based on similarity of species content and its application to analyses of vegetation in Danish commons. *K dan Vidensk Selsk Biol. Skr.* 5: 1-40.
- Southwood, T. R. E. 1978. *Ecological Methods.* 2nd. edition. Chapman y Hall, London.
- Stehli, F.G., R.G. Douglas and N.D. Nowell. 1969. Generation and maintenance of gradients in taxonomic diversity. *Science* 164:947-949.
- Stevens, G. C. 1989. The Latitudinal gradient in geographical range: How so many species coexist in the tropics. *American Naturalist* 133:240-430.
- Terborgh, J. 1973. On the notion of favorableness in plant ecology. *American Naturalist* 107:481-501.
- Tilman, D. 1982, *Resource Competition and Community Structure.* Princeton, N.J. Princeton University Press.
- Valiente-Banuet, A. & E. Ezcurra 1991. Shade as a cause of association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana*. *Ecology* 79:961-971.
- Wallace, A.R. 1876. *The geographical distribution of animals.* Vol. 1 and 2. Reprint. New York: Hafner 1962.
- Watt, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35:1-22.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.* 30: 279-338.
- Whittaker, R. H. 1977. Evolution of Species Diversity in Land Communities. Pp. 1-67. En: M. K. Hecht, W. Steere y B. Wallace (eds.). *Evolutionary Biology.* Plenum, N. Y.
- Whittaker, R.H. & A. Niering 1975. Vegetation of the Santa Catalina mountains, Arizona V. Biomass, production and diversity along an elevation gradient. *Ecology* 56:771-790.
- Willis, J.C. 1922. *Age and area: A study in geographical distribution and origin in species.* Cambridge: Cambridge University Press.
- Wilson, M.V. & A. Schmida. 1984. Measuring beta diversity with presence- absence data. *Journal of Ecology* 72:1055-1064.
- Wolda, H. 1981. Similarity indices, sample size and diversity. *Oecologia*, 50: 296-302.
- Wolda, H. 1983. Long-term stability of tropical insect populations. *Res. Popul. Ecol. Suppl.* 3: 112-126.
-

**\*Acerca de los autores**

El Dr. Mohammad Badii es Profesor e Investigador de la Universidad Autónoma de Nuevo León. San Nicolás, N. L., México, 66450. [mbadii@ccr.dsi.uanl.mx](mailto:mbadii@ccr.dsi.uanl.mx)

El Dr. J. Landeros es Profesor e Investigador en UAAAN, Saltillo, Coah.

El Dr. E. Cerna es Profesor e Investigador en UAAAN, Saltillo, Coah.

## ANEXO A

La diversidad se mide basándose en dos elementos: el número de especies y la abundancia relativa de cada especie. Han surgido numerosos índices de diversidad, los cuales se dividen en dos grupos: de tipo a y b (Badii et al., 2000).

### A. Índices de diversidad Alfa ( $\alpha$ )

Estos índices miden la diversidad intra-comunidad y se dividen en 3 grupos.

#### A1. Índices de riqueza

$$\text{Margalef (1958)} = (S - 1) / \ln N_t$$

$$\text{Whittaker (1960)} = S / (\log N_{\max} - \log N_{\min})$$

$$\text{Menhinick (1964)} = S / (N_t)^{1/2}$$

donde:

S = número de especies

$N_t$  = número total de individuos en la comunidad

log = logaritmo decimal

ln = logaritmo natural

$N_{\max}$  = número de individuos de la especie con máxima abundancia

$N_{\min}$  = número de individuos de la especie con mínima abundancia

#### A2. Índices basados en la abundancia relativa de especies

$$\text{Shannon (1948)} = -\sum P_i \log P_i$$

$$\text{Brillouin (1962)} = 1/N_t [\log (N_t! / N_1! N_2! N_3! \dots N_s!)]$$

$$\text{Simpson (1949)} = \sum (P_i)^2$$

$$\text{McIntosh (1967)} = [(1 - \sum P_i^2)]^{1/2}$$

$$\text{McNaughton (1968)} = (N_1 + N_2) / N_t$$

$$\text{Berger-Parker (1970)} = N_{\max} / N_t$$

donde:

$P_i$  = abundancia relativa de "i"ésima especie

! = factorial

$N_1$  = número de individuos de especie más abundante

$N_2$  = número de individuos de segunda especie más abundante

### A3. Índices paramétricos

Serie Geométrica (Motomura, 1932):  $n_i = N_t C_k K (1 - K)^{i-1}$

Serie Logarítmica (Fisher et al., 1943):  $N_t = a \ln [(1 + N_t)/a]$

Logaritmo Normal Truncado (Preston, 1948):  $S_R = S_0 \exp (- a^2 R^2 )$

Barra Rota (MacArthur, 1957):  $S_n = [S(S - 1)/N_t](1 - n/N_t)^{S-2}$

Donde:

$n_i$  = número de individuos de "i"ésima especie

$$C_k = [1 - (1 - K)^S]^{-1}$$

K: Se estima en base a la siguiente iteración:

$$\{[K/(1-K)][(1-K)^S]\}/[1-(1-K)^S] = N_{\min}/N_t$$

K es la proporción del recurso utilizado por cada especie

ln = logaritmo natural

$$a = N_t(1-X)/X$$

X = una variable que se estima vía:  $S/N = (1-X)/X[-\ln(1-X)]$

$S_R$  = número de especies en octavo "R"

$S_0$  = número de especies en octavo moda

R = secuencia de octavos

$a = (2V)^{1/2}$

V = varianza

$S_n$  = número de especies en la clase de abundancia con “n” individuos y otros símbolos como antes mencionados.

## B. Índices de diferenciación de diversidad Beta ( $\beta$ )

Whittaker (1960, 1977) fue el primero en utilizar el término de diversidad tipo  $\beta$  que esencialmente es equivalente a la diversidad entre hábitats de MacArthur (1965). Los índices de diversidad tipo  $\beta$  estiman el grado de diferencia o similitud entre un rango de muestras, hábitats o comunidades en términos de la variedad de las especies encontradas en ellas. Estos índices se dividen en dos grupos. En conjunto con la diversidad tipo  $\alpha$ , se puede usar la diversidad tipo  $\beta$  para medir la diversidad total de una área (Routledge, 1977).

### B1. Índices de diversidad tipo $\beta$ 1

Un acercamiento común a la diversidad tipo  $\beta$  1 es observar cómo la diversidad de las especies cambia a lo largo de un gradiente (Wilson y Mohler, 1983). Wilson y Schmida (1984) han clasificado estos índices en seis grupos basándose en la presencia-ausencia de especies.

1. Índice de Whittaker, 1960 ( $b_W$ ):  $b_W = (S/a) - 1$

2. Índice de Cody, 1975 ( $b_C$ ):  $b_C = [g(H) + l(H)]/2$

3. Primer índice de Routledge, 1977 ( $b_R$ ):  $b_R = S^2/(2r + S) - 1$

4. Segundo índice de Routledge, 1977 ( $b_I$ ):  $b_I = \ln(T) - [(1/T) \sum e_i \ln(e_i)] - [(1/T) \sum a_j \ln(a_j)]$

5. Tercer índice de Routledge, 1977 ( $b_E$ ):  $b_E = \exp(b_I)$

6. Índice de Wilson y Schmida, 1984 ( $b_T$ ):  $b_T = [g(H) + l(H)]/2a$

donde:

S = número total de especie registradas

a = promedio de diversidad de la muestra donde cada muestra tiene un tamaño estándar y la diversidad se mide como la riqueza de especies.

g(h) = número de especies que se agregan a lo largo de un transecto

l(H) = número de especies que se pierden a lo largo de un transecto

r = número de pares de especies con distribución traslapada

ln = logaritmo natural

$e_i$  = número de muestras a lo largo del transecto conteniendo la especie "i"

$a_j$  = la riqueza de especies de la muestra "j"

$T = \sum e_i = \sum a_j$

La selección del mejor índice entre estos seis depende de los siguientes criterios: 1) ser independiente del tamaño de la muestra, 2) ser aditivo, 3) ser independiente de la diversidad tipo  $\alpha$ , y 4) poder estimar la tasa de cambio en la composición de las especies tanto en las comunidades homogéneas como heterogéneas. El índice de Whittaker, reúne la mayoría de los criterios con mínimo restricciones (Wilson y Schmida, 1984).

## **B2. Índices de diversidad tipo $\alpha_2$ (coeficientes de similitud)**

Debido a que la diversidad tipo  $\alpha$  es el grado de variación en la composición de las especies entre áreas de diversidad tipo  $\alpha$ , no hay razón por lo cuál se deba investigarla *solamente* en términos de transectos o gradientes. Un acercamiento alterno a la diversidad tipo  $\alpha$  es investigar el grado de asociación o similitud entre los sitios o muestras, usando técnicas ecológicas comunes de ordenación y clasificación (Greig-Smith, 1983; Pielou, 1984; Southwood, 1978). Existe un gran número de índices de tipo  $\alpha_2$  (Clifford y Stephenson, 1975); sin embargo, en este trabajo se nombrarán solamente aquellos de uso común en la literatura. Estos índices se dividen en dos grupos.

### **B2.1. Índices binarios basado en la presencia-ausencia de especies**

Jaccard (1912) =  $c / (a + b - c)$

Sorensen (1948) =  $2c / (a + b)$

Mountford (1962) =  $2c / [2ab - (a+b) c]$

Dice (1945) =  $c / \min(a, b)$

donde:

a = número de especies en la comunidad "a"

b = número de especies en la comunidad "b"

c = número de especies comunes a ambas comunidades

min = escoger el valor mínimo

### **B2.2. Índices no binarios basado número y la abundancia relativa de de especies**

Bray y Curtis (1957) =  $1 - \frac{|\sum |n_{1i} - n_{2i}|}{\sum |n_{1i} + n_{2i}|}$

Renkonen (1938) =  $\sum \min(P_{1i}, P_{2i})$

Lance y Williams (1976) =  $\{1 - [1/(a+b-c)] \sum |n_{1i} - n_{2i}| / (n_{1i} - n_{2i})\}$

Morisita (1959) =  $(2 \sum P_{1i} P_{2i}) / [\sum (P_{1i})^2 + \sum (P_{2i})^2]$

Horn (1966) =  $(H_{\max} - H_{\text{dos}}) / (H_{\max} - H_{\min})$

donde:

$n_{1i}$  = número de individuos de "i"ésima especie en la comunidad uno

$n_{2i}$  = número de individuos de "i"ésima especie en la comunidad dos

$P_{1i}$  = proporción de "i"ésima especie en la comunidad uno

$P_{2i}$  = proporción de "i"ésima especie en la comunidad dos

$H_{\max}$  = el máximo valor esperado del índice de Shannon

$H_{\min}$  = el mínimo valor esperado del índice de Shannon

$H_{\text{dos}}$  = el índice de Shannon para ambas comunidades

$||$  = tomar el valor absoluto

Usualmente, es deseable hacer comparaciones entre muestras faunísticas y/o florísticas tomadas en diferentes sitios, en diferentes tiempos o por diferentes técnicas, por el investigador, el depredador o el herbívoro. La selección del mejor índice de similitud en

estos casos depende en 1) el tamaño de muestra y 2) la diversidad  $\alpha$ . En otras palabras, hay que explorar los efectos del tamaño de muestra y la diversidad alfa en este sentido. Se deben evaluar los valores reales de un índice de similitud en relación con el valor máximo esperado del índice, que es el valor que se obtiene para las muestras tomadas de forma aleatoria del mismo universo, con los mismos tamaños muestrales y la misma diversidad que la muestra real. Estos valores esperados difieren del valor máximo teórico, es decir, el valor que se obtiene para dos muestras idénticas. Además, la relación entre el valor esperado y el valor máximo teórico en todos los casos con la excepción del índice de Morisita, depende del tamaño de muestra y la diversidad alfa (Wolda, 1981).