

LA DIVERSIDAD I: FORMULACION DE UN CONCEPTO DE PROFUNDAS RAICES ECOLOGICAS

1. CONCEPTO DE DIVERSIDAD

Ciñéndonos únicamente a su aspecto numérico, toda comunidad es una mezcla de especies con densidades diferentes; de ellas, una o unas pocas pueden haber alcanzado valores relativamente altos con relación a las demás, y son llamadas dominantes porque su actividad biológica afecta directa, o indirectamente por modificaciones del ambiente, a las otras especies; pero son estas otras especies, a las que por analogía se denomina subordinadas, las que marcan, en gran parte, el grado de diversidad de una comunidad. Se tiene, por lo tanto, que la diversidad es una propiedad estructural de las comunidades que comprende al mismo tiempo el número de especies presentes (componente de riqueza) y la distribución de los individuos —u otro valor de importancia— en ellas (componente de uniformidad o equitabilidad) (Margalef, 1958; MacArthur y MacArthur, 1961; Lloyd y Ghelardi, 1964; Pielou, 1966; MacIntosh, 1967; Hurlbert, 1971; Peterson, 1976).

El confusionismo creado en la literatura científica proviene del hecho de que algunos autores han asimilado el concepto de diversidad con una de sus dos componentes (riqueza y uniformidad), como ya ha comentado Hurlbert (1971) en un trabajo crítico sobre la diversidad y su medida.

Se ha propuesto una definición basada en la conceptualización numérica de la diversidad. Ahora bien, en cuanto a sus causas, la diversidad puede definirse como una expresión de la estructura que resulta de las formas de interacción entre los elementos de un sistema (Margalef, 1974).

La diversidad es necesaria para el mantenimiento de una estructura compleja que permita regular hasta ciertos límites las posibles fluctuaciones ambientales (se consigue una mayor estabilidad); dicho con otras palabras, hay una mayor seguridad funcional en un ecosistema diverso, ya que la extinción de una especie no ocasiona tantas diferencias respecto al conjunto como la pérdida de la especie dominante en un ecosistema menos complejo. Aquí conviene precisar sobre tres puntos:

a) Para que una estructura compleja sea realmente funcional no puede salirse de cierto esquema y por ello, como se comentará posteriormente, aparece un número más o menos limitado de regularidades en la distribución de los individuos en especies. Por ello, ecosistemas de constituyentes muy distintos pueden mostrar entre sí una cierta convergencia.

Esta complejidad se ha comparado con la que se produce en una sociedad humana entre las personas dedicadas a diferentes oficios, que en una época histórica determinada requiere unas relaciones numéricas definidas para que sea funcional.

b) La tendencia natural en la dinámica del ecosistema (sucesión) conduce a un aumento de la diversidad y de la complejidad estructural. De aquí que las comunidades climax sean más constantes ante las variaciones ambientales y en ellas se dejen sentir menos que en las etapas del desarrollo las fluctuaciones en la composición específica motivadas, por ejemplo, por los cambios climáticos interanuales.

c) A pesar de que la tendencia natural sea el aumento, dicho aumento ha de tener un límite. Una diversidad excesiva resulta incompatible con el mantenimiento de una estructura funcional, porque las interacciones entre los elementos del conjunto se debilitan. Volviendo al ejemplo de una sociedad humana, sería imposible que dicha sociedad se mantuviera si cada individuo desempeñara un oficio diferente; por eso la diversidad máxima es ecológicamente absurda, y sólo es posible acercarse a ella en condiciones creadas artificialmente, como ocurre en un jardín botánico.

Aún contando con la necesidad de una diversidad alta, pero no excesiva, para el mantenimiento de una estructura funcional compleja, y con la tendencia natural al aumento en la dinámica del ecosistema, existen comunidades cuya diversidad permanece baja.

Probablemente, la mejor manera de abordar el problema de la distinta diversidad entre comunidades sea (Slobodkin y Sanders, 1969) «observar una propiedad física en ambientes de alta diversidad (opuesta a otra en ambientes de baja diversidad) y derivar de las propiedades del ambiente físico las propiedades fisiológicas que podrían esperarse de los seres vivos en estos ambientes»... «en estas condiciones, el nivel de diversidad de especies en una comunidad es parcialmente derivable de las propiedades físicas del ambiente».

En una apreciación global, y según los mismos autores, los ambientes de baja diversidad son agrupables en tres categorías:

a) Ambientes «nuevos», que proceden de un cambio radical en el medio con eliminación de las especies preexistentes; la comunidad ha de empezar

a organizarse prácticamente a partir de cero, por lo que la diversidad al principio es de suponer que sea baja. En un sentido estricto, los ambientes nuevos son origen de sucesiones primarias, pero de una manera más amplia se pueden incluir en ellos los procedentes de otros ambientes por una modificación grave, siendo entonces origen de sucesiones secundarias.

b) Ambientes «impredecibles», en los que las características ambientales son muy variables y dicha variación no conocible a priori. Intervienen en el sentido de que cualquier muestra obtenida en un momento dado comprende unas especies favorecidas en aquel instante, representadas por muchos individuos, y un número mayor de especies con pocos individuos, que son restos de poblaciones precedentes o inicio de otras futuras. La mayor diversidad se producirá en las situaciones intermedias (de relevo), siempre que las fluctuaciones no sean excesivamente rápidas.

c) Ambientes «severos», en función de una, o unas, características ambientales rigurosas. En parte están comprendidos en los dos anteriores, porque los ambientales nuevos e impredecibles en mayor o menor grado admiten el calificativo de severos. Aquí se intenta poner de relieve a aquellos ambientes que tienen unas características estables, es decir, constantes al menos durante la misma estación de cada año y que respecto a las especies demuestran su rigurosidad.

Al decir que respecto a las especies demuestran su rigurosidad, se ve que es más difícil definirlos a priori que catalogarlos a posteriori. El problema es grave porque cae de lleno en los círculos viciosos del tipo «la diversidad es baja porque el ambiente es severo», pero es que al ambiente lo hemos definido como «severo porque la diversidad es precisamente baja». La única forma de salir de estos círculos es tener una lista lo más completa posible de las especies de la zona y de sus requisitos ecológicos; entonces, a la vista de la misma, sí se puede decir a priori que determinado ambiente, para esa zona, cabe esperar que sea riguroso y de escasa diversidad. Por lo tanto, en la interpretación de la diversidad no sólo hay que tener en cuenta las características del ambiente, sino también las de las especies.

Las condiciones rigurosas en general (incluyendo los ambientes nuevos e impredecibles), mantienen la diversidad baja tanto porque pocas especies pueden resistirlas como por favorecer el fuerte desarrollo de algunas de ellas, particularmente adaptadas. El pastoreo supone la eliminación de muchas especies vegetales y potencia el desarrollo de unas pocas que por sus características peculiares (crecimiento vegetativo formando césped, rapidez de renuevo, medios defensivos, etc.) llegan a ocupar gran parte del espacio. En un cultivo resultan favorecidas aquellas especies (prescindiendo de la cultivada) capaces de una rápida y eficaz utilización de los recursos en un

ambiente riguroso pero que se caracteriza por la abundancia de nutrientes libres en el medio (la dominancia es común entre las especies acompañantes de los cultivos). La contaminación del agua crea un ambiente riguroso al mismo tiempo que se produce el rápido incremento de algunas de las especies que pueden soportarla; de esta forma, la diversidad y sus variaciones son un excelente indicador de polución, con disminuciones en las cercanías de los focos de origen y aumentos paulatinos al irse haciendo mayor la distancia.

Ya Whittaker (1965) había apuntado el bajo número de especies que aparecían en ambientes que denominó «recientes», «inestables» y «severos», coincidentes con los de la clasificación anterior, dado que la inestabilidad indica cambios no rítmicos y, por ello, no predecibles en cuanto a la presencia de especies adaptadas a unas condiciones de determinado tipo. En el mismo orden de ideas, indica que «la diversidad es el resultado de al menos tres causas determinantes: las características del ambiente, el tiempo durante el que se ha producido la diferenciación del nicho, y las características de las especies, en especial las dominantes». Así, como ya se ha comentado, aunque el ambiente afecta en gran manera a la diversidad, hay otras causas que se superponen a este efecto. Dada una característica ambiental de tipo severo, hay que contar con las particularidades adaptativas de las especies presentes en el área frente a ella; puede ocurrir que ninguna especie presente ventajas de este tipo como para constituirse en claramente dominante sobre las demás, y la diversidad será alta, o bien que una o unas pocas especies mantengan ventajas adaptativas sobre el resto, siendo entonces bajos los valores de diversidad.

Se encuentran, en consecuencia, dos gradaciones superpuestas que van a dar una amplia gama de posibilidades; las características ambientales inciden sobre la diversidad principalmente a través del componente riqueza, limitando «qué especies pueden estar» de las presentes en la zona, y las que «sí están» cuantifican la segunda componente (uniformidad o equitabilidad) con sus respectivos valores de importancia.

La segunda causa citada por Whittaker —tiempo durante el que se ha producido la diferenciación del nicho— entronca directamente con el concepto de sucesión. Dicha diferenciación sólo puede darse por concluida en la climax (o estados cercanos en los que las variaciones son muy lentas), o bien en disclimax mantenidos por causas tales como las explotaciones ganaderas. En el resto de las comunidades se asiste a un proceso temporal de acomodación, que influye tanto en la presencia o ausencia de determinadas especies como en sus valores relativos, por lo que las dominantes en

una determinada fase pueden quedar numéricamente muy reducidas, e incluso desaparecer, en otras.

Dando por establecidas las características de las especies, la diversidad queda circunscrita a un proceso espacial —en un sentido amplio, que incluye todas las variables ambientales—, en los casos en que sea posible prescindir del efecto del tiempo, y a un proceso temporal en el caso contrario; deslindar por completo ambos puntos es básicamente imposible, pero del planteamiento de situaciones en las que uno de los dos domine con claridad, puede sacarse alguna consecuencia sobre la estructuración de las comunidades.

En una visión global de la Tierra, la diversidad decrece en general del Ecuador a los Polos. Como se ha comentado, dentro de cada zona en particular, la diversidad aumenta durante la sucesión hacia la climax, y la comparación debe hacerse en base a las distintas comunidades climax locales.

Este efecto latitudinal es sin duda una consecuencia de la estabilidad ambiental y del grado hasta el que ha progresado la sucesión. Los Trópicos son las regiones de nuestro planeta que han tenido una ocupación biológica más larga y continuada; en sentido evolutivo puede hablarse de una mayor madurez, ya que la evolución orgánica ha contado con más tiempo para producir y seleccionar nuevas formas. Esto es debido a que las oscilaciones glaciales del Pleistoceno, que tuvieron lugar en altas latitudes, particularmente en Norteamérica y Europa, no afectaron de forma destructiva a las regiones tropicales.

De una vegetación tropical expandida, con enclaves diferenciales en las montañas, se pasó durante las glaciaciones a una vegetación tropical contraída en la forma de núcleos aislados pero perdurables. El mismo aislamiento de estos núcleos ha podido actuar como causa de diferenciación específica, hecho que se refleja indudablemente en la diversidad de los ecosistemas.

La retirada de los hielos hacía avanzar de nuevo la vegetación tropical. Además, hay que contar con que aún en las zonas en que la disrupción fue completa, la vida tuvo que restablecerse siguiendo cada retroceso glacial mediante nuevas invasiones orgánicas que necesitaron su tiempo para desarrollarse en comunidades estables, y este tiempo ha sido más prolongado en los Trópicos, disminuyendo paulatinamente hacia los Polos.

A esta causa fundamental se puede añadir otra de tipo climático actual, que comprende dos aspectos. Por una parte, el clima tropical, con escasas variaciones anuales en lo que se refiere a la temperatura, proporciona un ambiente monótono pero estable. Esto es particularmente cierto en aquellas

regiones en las que las precipitaciones se distribuyen más o menos regularmente a lo largo del año. En sentido comunitario, el crecimiento es de tipo continuo, si bien las interacciones dentro del ecosistema condicionan pautas de actividad para cada especie, tendentes a evitar la competencia. Este crecimiento continuo, unido a que las condiciones climáticas parecen ser óptimas para el desarrollo de la vegetación, se traduce en un notable acúmulo de biomasa. A medida que aumenta la biomasa se produce un incremento paralelo en la complejidad estructural, desarrollándose hábitats apropiados para otras especies.

En segundo lugar, en los Trópicos se encuentran las oscilaciones climáticas máximas entre las partes bajas y las montañosas, de modo que siguiendo la altitud son numerosas las posibles formas de vida.

En este apartado hemos venido utilizando el término poco comprometido de comunidad. De igual forma haremos en los siguientes, pero haciendo referencia a la realidad de los datos con que se cuenta habría que emplear la denominación de taxocenosis. No obstante, lo cierto es que existe correspondencia entre las diversidades de las distintas taxocenosis que pueden considerarse en un ecosistema; por ejemplo, como indica Margalef (1974), la diversidad del fitoplancton, del zooplancton y de los peces pelágicos de un lugar determinado muestran correlación positiva, hasta el punto de que la diversidad de los peces pelágicos observada en un mercado local da una idea de la diversidad que es probable encontrar en el fitoplancton de las mismas aguas. Esta correlación hace que las diversidades parciales vengán a ser un reflejo de la diversidad del ecosistema (cuyo cálculo es prácticamente imposible), siempre que el grupo taxonómico muestreado tenga un espectro ecológico general amplio.

Estas repeticiones de motivo entre taxocenosis, con distribuciones similares de los individuos en especies, se producen también con el paso a taxocenosis más amplias que las engloben, apareciendo una distribución semejante de las taxocenosis elementales, que pasan a comportarse como individuos. La existencia de un encajonamiento progresivo de una misma forma de distribución sólo puede darse en formulaciones de tipo logarítmico que, como se comentará posteriormente, son algunas de las más empleadas.

2. MEDIDA DE LA DIVERSIDAD. REGULARIDADES OBSERVADAS EN LOS COLECTIVOS NATURALES

Las primeras investigaciones realizadas en este campo enlazan con la noción del área mínima. El área mínima se calcula a partir de la curva resultante de ver cómo aumenta el número de especies a medida que se

amplía el área de muestreo; cuando la pendiente de dicha curva alcanza un valor definido arbitrariamente queda establecida un área de indudable interés práctico en el estudio de las comunidades, ya que es necesario efectuar el muestreo en una extensión suficiente como para que en él queden recogidas, por lo menos, todas las especies que se consideran importantes para caracterizar la estructura y función de la comunidad.

El número de especies (S) constituye de hecho la aproximación más sencilla a la diversidad de una comunidad, en lo que se refiere a su componente riqueza; dado por unidad de área (A) admite un valor comparativo entre muestreos de extensión similar, ya que de lo contrario, y prescindiendo de las irregularidades en la distribución de las especies, se manifiesta una gran dependencia con el tamaño de la muestra, decreciendo constantemente al aumentar ésta (Whittaker, 1972). Por supuesto, dicha dependencia no se produce, o queda muy amortiguada, si el área en cuestión es el área mínima para cada caso, pero el área mínima es válida para encontrar un número adecuado de especies y, en ecología, tanto como las especies pesa el número de individuos (u otro valor de importancia) de cada una de ellas; en este sentido, el área mínima no ofrece ninguna garantía sobre la bondad de un muestreo.

Si el número de especies se compara no con la superficie, sino con el logaritmo de la superficie, los puntos se disponen aproximadamente a lo largo de una recta, o de una curva ligeramente sigmoidea pero poco diferente de una recta. Un índice de diversidad de este tipo, muy primitivo, es el de Gleason (1922), que responde a la expresión mencionada:

$$d = S / \ln A$$

y que, como se ha indicado, está basado en la observación de que el número de especies se incrementaba de forma lineal, o aproximadamente lineal, con el logaritmo del área muestreada, lo que indica una regularidad cercana a una progresión geométrica, por lo menos a partir de un cierto nivel, entre área y número de especies.

Resulta claro que si la densidad de la vegetación es aproximadamente constante, existe también una relación lineal entre el número de especies y el logaritmo del número de individuos.

Ahora bien, el cálculo de la diversidad, tal como ha sido definida en el apartado anterior, lo que nos pide es que en la formulación intervenga, aparte del número de especies, la distribución de las individuos en cada una de ellas, y hasta aquí lo que tenemos son relaciones globales; pero si suponemos además que las especies están más o menos uniformemente distri-

buidas esta última relación lineal lleva implícito el que los valores de importancia de las distintas especies, ordenadas de modo creciente o decreciente, se acerquen a una progresión geométrica cuando se disponen en una escala logarítmica (curvas geométricas de dominancia-diversidad).

Por tanto, si S es el número de especies y N el de individuos, puede emplearse como índice de diversidad (Margalef, 1958, 1962, 1967, 1974; Odum *et al.*, 1960; Golley *et al.*, 1965) una expresión tan sencilla como:

$$d = (S - 1) / \ln N \quad \text{ó} \quad d = S / \ln N$$

Dicha expresión refleja bien los atributos de la diversidad, tanto en lo que se refiere al número total de especies como a las relaciones entre sus numerosidades respectivas, presupuestas, estas últimas, en el tipo de distribución.

Otras regularidades entre el número de individuos pertenecientes a las distintas especies se apreciaron al disponerlos en orden creciente o decreciente. Los datos extraídos normalmente de taxocenosis, permitían su asimilación a distribuciones con propiedades estadísticas discretas, de donde surgió la posibilidad de encontrar una fórmula matemática que pudiera expresar de un modo sencillo algunos rasgos de la estructura de la comunidad.

En realidad, el problema de las distribuciones geométricas no es reciente. Ya Motomura (1932) había observado que la distribución de los individuos entre las especies formaba una progresión geométrica. La razón de la progresión geométrica decreciente puede ser considerada un índice de diversidad. Con todo, las series de este tipo se encuentran comprendidas de forma implícita en la aceptación de una relación lineal entre el número de especies y el logaritmo del número de individuos (Margalaf, 1974).

Lógicamente, la representación numérica de las especies es muy variable según las comunidades muestreadas, y la generalización del problema refiriéndolo a distribuciones estadísticas distintas —según los datos observados—, implica que todos los posibles índices de diversidad reflejan tanto la primera componente (riqueza) como la segunda (uniformidad); como se ha indicado para las distribuciones geométricas, esta segunda componente siempre está presupuesta en el tipo de distribución escogida.

Dado que la distribución geométrica no es la única, sino que existen varias opciones, la validez del método dependerá de la precisión con que se haya elegido la adecuada. Al ser numerosos los casos intermedios, los ajustes entre la distribución elegida y la realidad resultan muchas veces defectuosos aunque los resultados parezcan aceptables; se corre el peligro

de que esta aparente bondad proporcione la confirmación ilusoria de una teoría falsa.

Dicho peligro es mayor si se tiene en cuenta que en un estudio comparativo de varias comunidades no se puede aplicar un índice a unas y otro a las restantes (a pesar de que se ajusten a modelos diferentes), porque las distintas expresiones de la diversidad no siguen la misma escala de variaciones (tienen distintas bases matemáticas) y sería imposible sacar alguna consecuencia de los valores que proporcionarán. El elegir uno sólo de los índices supone ya una imprecisión de partida.

Por ello, son mucho más empleados los índices en cuya formulación interviene el número de individuos (u otro valor de importancia) de cada especie, sin que sea preciso postular una regularidad de distribución. Dichos índices se contemplarán en el apartado siguiente; no obstante, por razones de desarrollo histórico y por la importancia en las interpretaciones que tienen las curvas de dominancia-diversidad, conviene referirse a las restantes distribuciones encontradas.

Fisher *et al.* (1943), tratando de interpretar la estructuración de las comunidades animales, encontraron que los colectivos estudiados —mariposas nocturnas atraídas por trampas de luz—, presentaban muchas especies con un solo individuo, menos con dos, y así sucesivamente hasta llegar a muy pocas especies con un número alto de individuos (la colección consistía en 15609 individuos repartidos en 240 especies, de las que 12 agrupaban la mitad de los individuos, mientras que aproximadamente la mitad de las especies estaban representadas por 13 individuos o menos). Concluyeron que las series logarítmicas proporcionaban una buena descripción de los datos (ver también Williams, 1953, 1964; Hairston, 1959; Pielou, 1969; Whittaker, 1969, 1972) y, en consecuencia, propusieron la igualdad:

$$S = S_1 \left(1 + \frac{x}{2} + \frac{x^2}{3} + \dots \right) = \alpha \ln \left(1 + \frac{N}{\alpha} \right)$$

donde S_1 es el número de especies con un solo individuo, $S_1 x / 2$ el número de especies con dos individuos, etc.; x es una constante menor que 1, pero próxima a la unidad para muestras muy grandes, y α es una medida de la diversidad.

El índice α fue posteriormente muy empleado, en particular por Williams (1944, 1947a, 1947b, 1953).

Preston (1948), estudiando colectivos de aves, observó que el número de especies raras no parece que sea más alto que el de las representadas por

gran cantidad de individuos, sino que son más abundantes aquellas especies que tienen una representación numérica intermedia; la distribución es lo normal si los valores de importancia de las especies se comparan en una escala logarítmica (Preston, 1948, 1962). Repartiendo las especies en clases de abundancia entre sucesivas potencias de 2, se aprecia que los números de las mismas comprendidos en cada clase forman parte de una curva normal (o una curva completa en campana en el caso de que el colectivo estudiado no estuviera alterado por el muestreo), por lo que puede expresarse como:

$$S_r = S_o e^{-(aR)^2}$$

donde S_o es el número de especies en la clase modal, y S_r es el número de especies en una clase que dista R clases de abundancia de la modal. A una diversidad más alta corresponde un valor de a más bajo. Se puede indicar, de una manera sencilla, en la forma:

$$S_t = \sum S_r = S_o \sqrt{\pi/a}$$

La distribución lognormal ha sido observada posteriormente en numerosos casos; entre ellos se encuentran los tratados por Patrick *et al.* (1954), Whittaker (1965, 1969, 1972), Batzli (1969), Bazzaz (1975), etc. En 1953, Williams reconoció la gran utilidad del análisis lognormal, a pesar de sus preferencias por las series logarítmicas.

MacArthur (1957) propuso una hipótesis sobre los tamaños relativos y la distribución de los nichos ocupados por las especies en la comunidad. En el supuesto de que las especies representan nichos y el número total de individuos ocupa todo el medio, se puede establecer un modelo en el que la comunidad funcional está representada por puntos aislados y distribuidos al azar dentro de nichos contiguos y no superpuestos. La importancia de la especie que ocupa el lugar r en la secuencia viene dada por:

$$p_r = \frac{N}{S} \sum_{i=1}^r \frac{1}{S-i+1}$$

donde i es la secuencia de especies de menos a más importante.

Una medida de la diversidad queda establecida a partir de la relación lineal entre el número de individuos de cada especie y el logaritmo del lugar que ocupa en la secuencia.

Otros modelos propuestos (MacArthur, 1960; Vandermeer y MacArthur, 1966), en los que se incluye la posibilidad de superposición de los nichos, parecen de poco interés en la práctica (Hairston, 1959) y, (Whittaker, 1969), tampoco parece que se cumpla la primera hipótesis en las comunidades de plantas vasculares ni en muchos casos de los animales.

No obstante, y a parte del indudable valor que tiene el haber partido de premisas ecológicas, el primer modelo es apropiado para muestras pequeñas de aves y de otros animales (Hutchinson, 1957; Goulden, 1969; Hairston, 1964; King, 1964).

Los estudios de MacArthur (1961, 1962) relacionados con los nichos de las aves, están entre las contribuciones más significativas al problema de la diversidad de especies. Las generalizaciones fallan (Whittaker, 1969), ya que es improbable el caso de que los nichos espaciales estén distribuidos al azar, y en la mayoría de los colectivos estudiados aparecen especies (comunes) con un considerable número de individuos y otras (raras) con un número muy reducido. Ambos extremos quedan muy mitigados cuando se trata de aves territoriales, donde se encuentran autolimitaciones de la densidad de la población y del nicho espacial. Consecuentemente, ninguna de las especies alcanza un grado alto de dominancia, ni aparecen grandes divergencias en sus valores de importancia relativos, como ocurre, por ejemplo, en el estudio de las plantas vasculares.

3. MEDIDA DE LA DIVERSIDAD. INDICES EN CUYA FORMULACION INTERVIENE EL NUMERO DE INDIVIDUOS DE CADA ESPECIE

Este tipo de índices presenta la ventaja de que no hay que ajustar la muestra a una distribución determinada. Dichos ajustes, teniendo en cuenta los innumerables casos intermedios, pueden proporcionar confirmaciones ilusorias de teorías falsas o carentes de interés (Slobodkin y Sanders, 1969).

Uno de los más sencillos es el de Simpson (1949), que se basa en la probabilidad de que dos individuos sacados al azar de una muestra pertenezcan a la misma especie; es igual, por lo tanto, al sumatorio del número de casos favorables para cada especie partido por el número de casos posibles.

El número de casos favorables para una especie es $n_i(n_i - 1) / 2$, siendo n_i el número de individuos de la especie i .

El número de casos posibles es $N(N - 1) / 2$, siendo N el total de individuos de todas las especies.

Como expresión definitiva, siendo S el número de especies, tenemos que:

$$C' = \sum_{i=1}^S \frac{ni(ni-1)}{N(N-1)}$$

Su límite para muestras muy grandes es:

$$C' = \sum_{i=1}^S \left(\frac{ni}{N} \right)^2$$

La fórmula puede ser interpretada como la frecuencia de encuentros entre individuos de la misma especie, y su complementaria, $d = 1 - C'$ (Pielou, 1969), la frecuencia de encuentros entre individuos de especies diferentes, es apropiada como medida de la diversidad, aunque (Whittaker, 1972) muchas de las especies muestreadas pueden no tener interacciones significativas, o bien éstas no se traducen en los adecuados valores de importancia en una muestra de la comunidad.

Hurlbert (1971) plantea el problema directamente, dando la probabilidad de que dos individuos sacados al azar pertenezcan a especies distintas.

El número de casos favorables para una especie es $ni(N - ni) / 2$.

El número de casos posibles sigue siendo $N(N - 1) / 2$.

De donde la diversidad viene dada por:

$$d = \sum_{i=1}^S \frac{ni(N-ni)}{N(N-1)} = 1 - C'$$

La principal aplicación del índice de Simpson se encuentra en los casos en que el grado de dominancia es de interés, ya que es muy sensible a las tres o cuatro especies más abundantes. En este sentido, se le ha definido como de concentración de dominancia relativa (Whittaker y Niering, 1975). Otras medidas de dominancia consideran sólo los dos valores más altos (MacNaughton, 1967) o uno (Berger y Parker, 1970).

MacIntosh (1967) propuso una fórmula basada en la identificación de

una muestra (j) en el espacio, expresada en la forma de distancia a otra muestra vacía —con cero individuos— (h).

$$d_{jh} = \sqrt{\sum_{i=1}^S (n_{ij} - n_{ih})^2} = \sqrt{\sum_{i=1}^S n_i^2}$$

La diversidad se indica como:

$$d = N - \sqrt{\sum_{i=1}^S n_i^2}$$

que ha sido poco empleada hasta el presente, y Whittaker (1972) no ve suficientes razones para preferirla a la de Simpson.

Posiblemente, la expresión de Shannon-Weaver (1963), usada en la teoría de la información, ha sido la de aceptación más amplia (Monk, 1967; Loucks, 1970; Auclair y Goff, 1971; Shafy y Yarranton, 1973; Nicholson y Monk, 1974; Willson, 1974; Bazzaz, 1975; Tramer, 1975; Wieland y Bazzaz, 1975; etc.). Corresponde a la expresión:

$$H' = - \sum_{i=1}^S \frac{n_i}{N} \ln \frac{n_i}{N}$$

Esta fórmula nos está dando la información ligada a un suceso aleatorio. La información hay que entenderla como el grado de incertidumbre o indeterminación de dicho suceso. Supongamos un improbable, por no decir imposible, cultivo de trigo sin especies acompañantes; si extraemos un individuo al azar, esto no nos proporciona ninguna información, ya que el resultado se conoce de antemano: hemos extraído una espiga de trigo (estadísticamente, se ha realizado el suceso seguro); esto coincide también con nuestra idea de diversidad cero, ya que sólo contamos con una especie.

Si ahora suponemos que en el cultivo hay dos especies y en igual número, y volvemos a extraer un individuo al azar, dicha extracción ya supone una información, porque antes de realizarse el suceso (antes de extraer el individuo) teníamos una indeterminación del 50%. Si las dos especies no son equifrecuentes, por ejemplo, una tiene doble número de individuos que la otra, la información proporcionada por el suceso disminuye, ya que al

ser las probabilidades del 66,66% y del 33,33%, había más posibilidades de que saliera la primera de ellas. Por decirlo de otra manera, si hubiéramos tenido que apostar, en el primer caso dudáramos ante las probabilidades del 50% y del 50%; en el segundo, nuestra incertidumbre sería menor (al serla la del suceso) y apostaríamos por el 66,66%, y ya que en «parte» sabemos cual va a ser el resultado, quiere decir que vamos a recibir menos información. La diversidad en el primer caso (dos especies equilibradas) es mayor que en el segundo (dos especies, pero no equilibradas), coincidiendo con el concepto expuesto al principio del trabajo.

Ni qué decir tiene que a medida que contamos con más especies, y a medida que la distribución de los individuos en ellas es más semejante, se incrementan la indeterminación, la información y la diversidad.

La información contenida en una muestra puede ser medida por la fórmula de Brillouin (1962):

$$B = \ln \frac{N!}{n_1! n_2! \dots n_S!}$$

La información por individuo es, por tanto:

$$H = \frac{1}{N} \ln \frac{N!}{n_1! n_2! \dots n_S!}$$

Tanto en este índice como en el anterior, en vez de emplear logaritmos neperianos se pueden utilizar logaritmos decimales o de otra base. En particular, es corriente trabajar con logaritmos en base 2, lo que proporciona resultados en unidades de información, es decir, en bits (o bitios).

En realidad, H' es una aproximación de H cuando $n_i \rightarrow \infty$ como puede comprobarse mediante la transformación de Stirling para el logaritmo de un factorial, $\log N! \sim N (\log N - 1)$, aunque la premisa de un n_i suficientemente grande no parece que se cumpla en las comunidades naturales, en las que por mucho que se amplie la muestra siempre aparecen algunas especies representadas por pocos individuos (Williams, 1964).

Tanto H' como H han sido criticadas por varios autores y en muy diferentes sentidos, de forma que se hace innecesaria su aplicación para comprender el alto grado de diversidad que ofrecen sus criterios. Lo que resulta innegable, es que mientras que en H' intervienen probabilidades, H se basa en unos elementos perfectamente definidos (Margalef, 1974), de donde, y dada la gran dependencia de H con la extensión del muestreo, debería aplicarse este

índice cuando se trate de medir la diversidad de una muestra en sí misma, y H' si se pretende inferir, a partir de ella, la diversidad de una comunidad (Pielou, 1966; Peterson, 1976).

No se puede olvidar que se está tratando de un concepto ecológico que deja abiertas las puertas de la ambigüedad a su interpretación matemática. La multiplicidad de bases deberá conducir necesariamente a resultados distintos y, en este sentido, Hurlbert (1971) llega a la conclusión de que la diversidad «per se» no existe; se cuenta sólo con aproximaciones a un problema demasiado complejo como para esperar la validez absoluta de una fórmula única.

No obstante, y en comparaciones efectuadas a partir de muestras semejantes, no parece, salvo en contadas excepciones, que el empleo de los diferentes índices sea contradictorio, aunque sus escalas de valores oscilen de acuerdo con las bases conceptuales. Esta opinión también puede ser deducida de la aplicación de una fórmula operacionalmente sencilla (H') en varios trabajos (Shafy y Yarranton, 1973; Willson, 1974; Bazzaz, 1975; etcétera), porque resultados opuestos en los índices convertirían en pueril la razón aducida de establecer comparaciones con otros autores.

De esta tendencia convergente cabe esperar que tal vez la elección de un índice, o de una forma particular del mismo, no revista en sí demasiada importancia. Desde este punto de vista, habrá que centrar la atención en que el índice elegido presente unas características acordes con el muestreo efectuado, dentro de la dificultad que supone a veces el establecer dicha dependencia.

4. INDICES RELATIVOS. COMPONENTE DE UNIFORMIDAD

Se basan en la relación entre la diversidad observada y la máxima diversidad posible. Su conveniencia ha sido muy discutida, y a las recomendaciones de su utilización (Fager, 1972) se unen opiniones acerca de su falta de utilidad (Sheldon, 1969; Shafy y Yarranton, 1973) o de lo desacertado de su aplicación (Peet, 1975) por aumentar la influencia del tamaño de la muestra.

La mayoría sigue dos caminos de formulación con tendencia a identificarse para muestras muy grandes. Según la denominación dada por Hurlbert (1971) serán designados como V' y V respectivamente:

$$V' = D / D \text{ máx} \quad V = (D - D \text{ mín}) / (D \text{ máx} - D \text{ mín})$$

donde D es la diversidad observada, y $D \text{ mín}$ y $D \text{ máx}$ la mínima y máxima respectivamente.

En ambas formas son aplicables a todos los índices vistos en el tercer apartado (Simpson, MacIntosh Brillouin y Shannon-Weaver). Otras soluciones han sido propuestas (Peet, 1971; Fager, 1972), incluyendo expresiones de redundancia (desuniformidad) como la de Patten (1962) que responde a $1 - V(H')$ y $1 - V(H)$, o bien, en general, $R = (D \text{ máx} - D) / (D \text{ máx} - D \text{ mín})$.

El principal inconveniente en su planteamiento es que las medidas de la uniformidad contienen el término S ; así, una de las más empleadas $V'(H') = J'$ de Pielou (1966) $= H' / \ln S$, compara un valor estable (H' es relativamente independiente del tamaño de la muestra) con otro inestable (S , que está fuertemente influenciado por ella). Pielou intentó una justificación en el sentido de que S se refiere al número de especies en la comunidad, pero dicho número es difícil de calcular, aunque puede darse alguna aproximación no carente de subjetivismo.

Peet (1975) compara los valores de todos estos índices para dos muestras hipotéticas ($N = 100$) que difieren en una especie representada por un individuo; las oscilaciones son muy amplias, aunque hay que contar con que Peet plantea un ejemplo excesivamente pobre, donde el paso de 3 a 4 especies supone un incremento relativo de S considerable. Cuando las muestras presentan una riqueza mayor son de esperar menores contrastes. No obstante, las medidas relativizadas deben considerarse secundarias respecto a los índices de diversidad, y su campo de aplicación se encuentra sobre todo en las comparaciones establecidas entre muestras de igual clase.

ANGEL PUERTO MARTIN
MERCEDES RICO RODRIGUEZ
JOSE ANTONIO GARCIA RODRIGUEZ
JOSE MANUEL GOMEZ GUTIERREZ

Departamento de Ecología de la Universidad de Salamanca y Centro de Edafología y Biología Aplicada (CSIC) de Salamanca

BIBLIOGRAFIA

- Auclair, A. N. and Goff, F. G. (1971): 'Diversity relations of upland forests in the western Great Lakes area', *Amer. Nat.*, 105: 499-528.
- Batzli, G. O. (1969): 'Distribution of biomass in rocky intertidal communities on the Pacific Coast of the United States', *J. Anim. Ecol.*, 38: 531-46.
- Bazzaz, F. A. (1975): 'Plant species diversity in old-field successional ecosystems in Southern Illinois', *Ecology*, 49: 924-37.
- Berger, W. H. and Parker, F. L. (1970): 'Diversity of planktonic Foraminifera in deep-sea sediments', *Science*, 168: 1345-47.
- Brillouin, L. (1962): *Science and Information Theory* (Academic Press, New York).
- Fager, E. W. (1972): 'Diversity: A sampling study,' *Am. Nat.*, 106: 293-310.
- Fisher, R. A., Corbet, A. S. and Williams, C. B. (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.
- Gleason, H. A. (1922): 'On the relation between species and area', *Ecology*, 3: 158-62.
- Golley, F. B., Petrides, G. A. and MacCormick, J. F. (1965): 'A survey of the vegetation of the Boiling Springs Natural Area, South Carolina', *Bull. Torrey Bot. Club*, 92: 355-363.
- Goulden, C. E. (1969): 'Temporal changes in diversity', *Brookhaven Symp. Biol.*, 22: 96-102.
- Hairston, N. G. (1959): 'Species abundance and community organization', *Ecology*, 40: 404-16.
- (1964): 'Studies on the organization of animal communities', *J. Ecol.*, 52: 227-239.
- Hurlbert, S. H. (1971): 'The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters', *Ecology*, 52: 577-86.
- Hutchinson, G. E. (1957): 'Concluding remarks', *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22: 415-27.
- King, C. E. (1964): 'Relative abundance of species and MacArthur's model', *Ecology*, 45: 716-27.
- Loucks, O. L. (1970): 'Evolution of diversity, efficiency, and community stability', *Amer. Zool.*, 10: 17-25.
- Lloyd, M. and Ghelardi, R. J. (1964): 'A table for calculating the «equitability» component of species diversity', *J. Anim. Ecol.*, 33: 217-25.
- MacArthur, R. H. (1957): 'On the relative abundance of bird species', *Proc. Natl. Acad. Sci. Washington*, 43: 293-95.
- (1960): 'On the relative abundance of species', *Amer. Nat.*, 94: 25-36.
- MacArthur, R. H. and MacArthur, J. W. (1961): 'On bird species diversity', *Ecology*, 42: 594-98.
- MacArthur, R. H., MacArthur, J. W. and Preer, J. (1962): 'On bird species diversity. II. Prediction of bird census from habitat measurements', *Amer. Nat.*, 96: 167-74.
- MacIntosh, R. P. (1967): 'The continuum concept of vegetation', *Bot. Review*, 33: 130-187.

- MacNaughton, S. J. (1967): 'Relationships among functional properties of Californian grassland', *Nature*, 216: 168-69.
- Margalef, R. (1958): 'Information theory in ecology', *General Systems*, 3: 36-71.
- (1962): *Comunidades naturales* (Inst. de Biol. Marina. Univ. de Puerto Rico).
- (1967): 'Some concepts relative to the organization of plankton', *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 5: 257-89.
- (1974): *Ecología* (Omega, Barcelona).
- Monk, C. D. (1967): 'Tree species diversity in the eastern deciduous forest with particular reference to north central Florida', *Amer. Nat.*, 101: 173-87.
- Motomura, I. (1932): 'A statistical treatment of associations', *Japan J. Zool.*, 44: 379-83.
- Nicholson, S. A. and Monk, C. D. (1974): 'Plant species diversity in old-field succession on the Georgia Piedmont', *Ecology*, 55: 1075-1085.
- Odum, H. T., Cantlon, J. E. and Kornicker, L. S. (1960): 'An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species-individual distributions, species entropy, ecosystem evolution, and the meaning of a species-variety index', *Ecology*, 41: 395-99.
- Patrick, R., Hohn, M. H. and Wallace, J. H. (1954): 'A new method for determining the pattern of the diatom flora', *Notulae Nat.* (Acad. Nat. Sci. Philadelphia), 259: 1-12.
- Patten, B. C. (1962): 'Species diversity in net phytoplankton of Raritan Bay', *J. Mar. Res.*, 20: 57-75.
- Peet, R. K. (1971): *Problems in the study of diversity in southern Wisconsin forests* (Thesis, Univ. Wisconsin).
- (1975): 'Relative diversity indices', *Ecology*, 56: 496-98.
- Peterson, C. H. (1976): 'Measurement of community pattern by indices of local segregation and species diversity', *J. Ecol.*, 64: 157-171.
- Pielou, E. C. (1966): 'The measurement of diversity in different types of biological collections', *J. Theor. Biol.*, 13: 131-44.
- (1969): *An introduction to mathematical ecology* (J. Wiley, New York).
- Preston, F. W. (1948): 'The commonness, and rarity, of species', *Ecology*, 29: 254-83.
- (1962): 'The canonical distribution of commonness and rarity', *Ecology*, 43: 185-215 y 410-32.
- Shafy, M. I. and Yarranton, G. A. (1973): 'Diversity, floristic richness, and species evenness during a secondary (post-fire) succession', *Ecology*, 54: 897-903.
- Shannon, C. E. and Weaver, W. (1963): *The mathematical theory of communication* (Univ. Illinois Press, Urbana).
- Sheldon, A. L. (1969): 'Equitability indices: dependence on the species count', *Ecology*, 50: 466-67.
- Simpson, E. H. (1949): 'Measurement of diversity', *Nature*, 163: 688-96.
- Slobodkin, L. B. and Sanders, H. L. (1969): 'On the contribution of environmental predictability to species diversity', *Brookhaven Symp. Biol.*, 22: 82-95.
- Tramer, E. J. (1975): 'The regulation of plant species diversity on an early successional old-field', *Ecology*, 56: 905-915.
- Vandermeer, J. H. and MacArthur, R. H. (1966): 'A reformulation of alternative (b) of the broken stick model of species abundance', *Ecology*, 47: 139-40.
- Whittaker, R. H. (1965): 'Dominance and diversity in land plant communities', *Science*, 147: 250-60.
- (1969): 'Evolution of diversity in plant communities', *Brookhaven Symp. Biol.*, 22: 178-96.
- (1972): 'Evolution and measurement of species diversity', *Taxon*, 21 (2/3): 213-51.
- Whittaker, R. H. and Niering, W. A. (1975): 'Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. V. Biomass, production, and diversity along the elevation gradient', *Ecology*, 56: 771-90.

- Wieland, N. K. and Bazzaz, F. A. (1975): 'Physiological ecology of three codominant successional annuals', *Ecology*, 56: 681-88.
- Williams, C. B. (1944): 'Some applications of the logarithmic series and the index of diversity to ecological problems', *J. Ecol.*, 32: 1-44.
- (1947a): 'The generic relations of species in small ecological communities', *J. Anim. Ecol.*, 16: 11-18.
- (1947b): 'The logarithmic series and its application to biological problems', *J. Ecol.*, 34: 253-72.
- (1953): 'The relative abundance of different species in a wild animal population', *J. Anim. Ecol.*, 22: 14-31.
- (1964): *Patterns in the balance of nature, and related problems of quantitative ecology* (Academic Press, London and New York).
- Willson, M. F. (1974): 'Avian community organization and habitat structure', *Ecology*, 55: 1017-29.