

ESTIMACIÓN DE LA DIVERSIDAD ESPECÍFICA

Objetivos del Trabajo Práctico

- Analizar distintos índices de diversidad específica que se utilizan para caracterizar las relaciones de abundancia de especies en el estudio de las comunidades.
- Conocer y comprender los componentes de la diversidad específica.
- Calcular los índices de diversidad específica descriptos para diferentes datos.
- Interpretar el significado de los valores de diversidad específica obtenidos con los distintos índices.

Introducción

El concepto de diversidad específica en ecología de comunidades ha sido durante años intensamente discutido por los ecólogos, derivándose de su utilización algunos problemas de tipo semántico, conceptual, y técnico (Hurlbert, 1971). Sin embargo, a pesar de los debates y de las precauciones a tener en cuenta al aplicarlos, los índices de diversidad continúan siendo populares entre los ecólogos. Es importante señalar que si bien, como ocurre con numerosos métodos, el cálculo de índices de diversidad es relativamente sencillo, aún desde un conocimiento rudimentario, pero es fundamental al utilizarlos considerar atentamente sus limitaciones para poder interpretar adecuadamente su significado en cada caso particular.

Las comunidades biológicas poseen una propiedad emergente, la diversidad específica, que se relaciona con la *variedad* dentro de esas comunidades, este atributo es la expresión de dos componentes. El primero de ellos es el número de especies presentes en la comunidad, denominado *riqueza de especies*. El segundo componente es la *equitabilidad*, que se refiere a cómo la abundancia (e.g., el número de individuos, biomasa, cobertura, etc.) se distribuye entre las especies de la comunidad. Por ejemplo, en una comunidad con 10 especies, si el 90% de los individuos pertenecen a una sola especie y el restante 10% se distribuye entre las otras 9, la equitabilidad se considera baja. En cambio, si cada una de las 10 especies cuentan con el 10% del total de los individuos, la equitabilidad se considera máxima.

Para estimar la diversidad debe considerarse que:

1. se tiene buen conocimiento de la composición taxonómica. Es raro que se estime la diversidad de toda la comunidad, por lo general, se mide la diversidad en un fragmento de la misma que se denomina *taxocenosis* (e.g., diversidad de aves, de árboles, del fitoplancton, etc.).
2. los individuos asignados a una clase (especie) son considerados idénticos. Es decir, no se reconoce la variabilidad que puede existir entre, por ejemplo, los sexos de una misma especie o, entre etapas del desarrollo (larva – pupa – adulto).

Para interpretar la diversidad debe tenerse en cuenta que se está trabajando con una *variable nominal*. Las categorías son las especies y por lo tanto el único valor de tendencia central que puede obtenerse es la *moda* (categoría con mayor frecuencia, en este caso la especie más abundante), siendo imposible calcular un promedio o una mediana. Sí puede medirse la *dispersión*, la *distribución* de las observaciones entre categorías que se relacionan con el concepto de diversidad.

Numerosos índices han sido propuestos para caracterizar la riqueza de especies y la equitabilidad, denominados *índices de riqueza* e *índices de equitabilidad*, respectivamente. Los índices que combinan tanto la riqueza de especies como la equitabilidad en un solo valor se denominan *índices de diversidad*. Una de las principales críticas a estos índices es que combinan y, por lo tanto, confunden un conjunto de variables que caracterizan a la estructura de la comunidad:

(a) el número de especies (riqueza específica), (b) la abundancia relativa de las especies (equitabilidad), y (c) la homogeneidad y el tamaño del área muestreada.

Índices de Riqueza Específica

La riqueza específica es un concepto simple de interpretar que se relaciona con el número de especies presentes en la comunidad. Entonces, puede parecer que un índice apropiado para caracterizar la riqueza de especies de una comunidad sea el ‘número total de especies’ (S). Sin embargo, es prácticamente imposible enumerar todas las especies de la comunidad, y al depender S del tamaño de la muestra, es limitado como índice comparativo. Los índices propuestos para medir la riqueza de especies, de manera independiente al tamaño de la muestra, se basan en la relación entre S y el ‘número total de individuos observados’ o (n), que se incrementa con el tamaño de la muestra.

Entre estos índices se destacan el **índice de Margalef** (1958),

$$R_1 = \frac{S - 1}{\ln(n)}$$

y el **índice de Menhinick** (1964),

$$R_2 = \frac{S}{\sqrt{n}}$$

Índices de Diversidad

Como ya se señaló, los índices de diversidad incorporan en un solo valor a la riqueza específica y a la equitabilidad. En algunos casos un valor dado de un índice de diversidad puede provenir de distintas combinaciones de riqueza específica y equitabilidad. Es decir, que el mismo índice de diversidad puede obtenerse de una comunidad con baja riqueza y alta equitabilidad como de una comunidad con alta riqueza y baja equitabilidad. Esto significa que el valor del índice aislado no permite conocer la importancia relativa de sus componentes (riqueza y equitabilidad).

Algunos de los índices de diversidad más ampliamente utilizados son (1) el **índice de Simpson** (D_{Si}), y (2) el **índice de Shannon-Wiener** (H').

(1) Índice de Simpson (1949), D_{Si} . Este fue el primer índice de diversidad usado en ecología

$$D_{Si} = \sum_{i=1}^S p_i^2$$

p_i = abundancia proporcional de la i ésima especie; representa la probabilidad de que un individuo de la especie i esté presente en la muestra, siendo entonces la sumatoria de p_i igual a 1

$$p_i = \frac{n_i}{N}$$

n_i = número de individuos de la especie i

N = número total de individuos para todas las S especies en la comunidad

La ecuación de D_{Si} se aplica para comunidades ‘finitas’ donde todos los miembros han sido contados, es decir que $n = N$. Considerando una comunidad ‘extensa’, un estimador adecuado de la diversidad calculado a partir de datos provenientes de una muestra de tamaño n sería:

$$D'_{Si} = \sum_{i=1}^S \frac{n_i (n_i - 1)}{n (n - 1)}$$

El índice de Simpson se deriva de la teoría de probabilidades, y mide la probabilidad de encontrar dos individuos de la misma especie en dos ‘extracciones’ sucesivas al azar sin ‘reposición’. En principio esto constituye una propiedad opuesta a la diversidad, se plantea entonces el problema de elegir una transformación apropiada para obtener una cifra correlacionada positivamente con la diversidad

$$Si_D = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2 = 1 - D_{Si}$$

Si_D = índice de diversidad de Simpson que indica la probabilidad de encontrar dos individuos de especies diferentes en dos ‘extracciones’ sucesivas al azar sin ‘reposición’. Este índice le da un peso mayor a las especies abundantes subestimando las especies raras, tomando valores entre ‘0’ (baja diversidad) hasta un máximo de $[1 - 1/S]$.

(2) Índice de Shannon-Wiener (Shannon y Weaver, 1949), H' . Este índice se basa en la teoría de la información (mide el contenido de información por símbolo de un mensaje compuesto por S clases de símbolos discretos cuyas probabilidades de ocurrencia son $p_1 \dots p_S$) y es probablemente el de empleo más frecuente en ecología de comunidades.

$$H' = - \sum_{i=1}^S (p_i \times \log_2 p_i)$$

H' = índice de Shannon-Wiener que en un contexto ecológico, como índice de diversidad, mide el contenido de información por individuo en muestras obtenidas al azar provenientes de una comunidad ‘extensa’ de la que se conoce el número total de especies S . También puede considerarse a la diversidad como una medida de la incertidumbre para predecir a qué especie pertenecerá un individuo elegido al azar de una muestra de S especies y N individuos. Por lo tanto, $H' = 0$ cuando la muestra contenga solo una especie, y, H' será máxima cuando todas las especies S estén

representadas por el mismo número de individuos n_i , es decir, que la comunidad tenga una distribución de abundancias perfectamente equitativa (H'_{max} , ver la sección siguiente). Este índice subestima la diversidad específica si la muestra es pequeña. En la ecuación original se utilizan logaritmos en base 2, las unidades se expresan como *bits/ind.*, pero pueden emplearse otras bases como e (*nits/ind.*) o 10 (*decits/ind.*).

La precisión en la estimación del índice de Shannon-Wiener puede calcularse mediante la aproximación siguiente:

$$SD_{H'} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^S n_i \log_2 n_i - \left(\sum_{i=1}^S n_i \log_2 n_i \right)^2}{n^2}}$$

$SD_{H'}$ = desviación estándar del índice de Shannon-Wiener.

La ecuación de H' se aplica para comunidades extensas donde se conocen todas las especies S y las abundancias proporcionales p_i de todas ellas. En la práctica los parámetros son estimados como:

$$\hat{H}' = - \sum_{i=1}^S \left[\left(\frac{n_i}{n} \right) \times \log_2 \left(\frac{n_i}{n} \right) \right]$$

Índices de Equitabilidad

Si todas las especies en una muestra presentan la misma abundancia el índice usado para medir la de equitabilidad debería ser máximo y, por lo tanto, debería decrecer tendiendo a cero a medida que las abundancias relativas se hagan menos equitativas. Hurlbert (1971) destacó que todos los índices de equitabilidad mantendrían esta propiedad si son expresados como:

$$E = \frac{D}{D_{max}}$$

o

$$E = \frac{D - D_{min}}{D_{max} - D_{min}}$$

donde:

D = índice de diversidad

D_{min} = valor mínimo de D

D_{max} = valor máximo de D

Para cuantificar el componente de equitabilidad de la diversidad algunos de los índices propuestos son: (1) **índice de Pielou** (J'), (2) **índice de Sheldon** (E_{She}), (3) **índice de Heip** (E_{He}).

(1) Índice de Pielou (1969), J' . Es uno de los índices más utilizados

$$J' = \frac{H'}{\log_2 S}$$

Donde:

H' = índice de Shannon-Wiener

$\log_2 S$ = es la diversidad máxima (H'_{max}) que se obtendría si la distribución de las abundancias de las especies en la comunidad fuesen perfectamente equitativas

$$H'_{max} = -S \left(\frac{1}{S} \times \log_2 \frac{1}{S} \right) = \log_2 S$$

(2) Índice de Sheldon (1969), E_{She} . Propone una forma exponencial de J'

$$E_{She} = \frac{2^{H'}}{S}$$

(3) Índice de Heip (1974), E_{He} . Propone el índice de Sheldon con la sustracción del mínimo

$$E_{He} = \frac{2^{H'} - 1}{S - 1}$$

Todo índice de equitabilidad debería ser independiente del número de especies presentes en la muestra. Sin embargo, tanto J' como E_{She} y E_{He} son modificados con cambios mínimos en la riqueza de especies (se modifican sustancialmente con el agregado a la muestra de sólo una especie rara; Peet, 1975).

Números de Diversidad de Hill

Considerando las dificultades que surgen al intentar comparar los distintos índices de diversidad porque, entre otras causas, difieren significativamente en sus unidades (e.g., el índice de Simpson no tiene unidades, el índice de Shannon-Wiener se expresa como *bits/individuo* -si la base del logaritmo es 2- o *decits/individuo* -si la base del logaritmo es 10- y *nits/individuo* -si se utilizan logaritmos naturales-) es que Hill (1973) sugiere realizar transformaciones matemáticas a los índices antes propuestos y presenta la denominada *serie de números de diversidad*.

Los números de diversidad de Hill son:

Número 0: $N_0 = S$

S = número de especies,

Número 1: $N1 = e^{H'}$

H' = índice de Shannon-Wiener (en este caso calculado con logaritmos naturales), y

Número 2: $N2 = 1/D_{Si}$

D_{Si} = índice de Simpson

Estos números de diversidad, cuyas unidades son números de especies, miden lo que se denomina el *número efectivo de especies* presentes en una muestra, y son una medida del grado de distribución de las abundancias relativas entre las especies. $N0$ es el 'número de total de especies' de la muestra; $N1$ es el 'número de las especies abundantes' y $N2$ es el 'número de las especies muy abundantes' en la muestra. Es decir que el número efectivo de especies es una medida del número de especies en la muestra donde cada especie es ponderada por su abundancia ($N0 > N1 > N2$).

Hill también propuso la razón entre $N2$ y $N1$ como un índice de equitabilidad

$$E_{Hi} = \frac{1}{\frac{D_{Si}}{e^{H'}}} = \frac{N2}{N1}$$

A diferencia de los índices de equitabilidad definidos en la sección anterior, el índice de Hill prácticamente no es afectado por la riqueza de especies.

Bibliografía

- ALATALO, R.V. 1981. *Problems in the Measurement of Evenness in Ecology*. **Oikos**, **37**: 199-204.
- HEIP, C. 1974. *A New Index Measuring Evenness*. **Journal of Marine Biological Association**, **54**: 555-557.
- HILL, M.O. 1973. *Diversity and Evenness: a Unifying Notation and Its Consequences*. **Ecology**, **54**: 427-432.
- HURLBERT, S.H. 1971. *The Nonconcept of Species Diversity: a Critique and Alternative Parameters*. **Ecology**, **52** (4): 577-586.
- KREBS, C.J. 1989. **Ecological methodology**. Harper Collins Publishers, New York, 653 p.
- KREBS, C.J. 1995. **Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance**. Harper Collins Publishers, New York, 801 p.
- LUDWIG, J. & F. REYNOLDS. 1988. **Statistical ecology. A Primer on Methods and Computing**. John Wiley & Sons, 337 p.
- MARGALEF, D.R. 1958. *Information Theory in Ecology*. **General Systematics**, **3**: 36-71.
- MENHINICK, E.F. 1964. *A Comparison of some Species-Individuals Diversity Indices Applied to Samples of Field Insects*. **Ecology**, **45** (4): 859-861.
- PEET, R.K. 1975. *Relative Diversity Indices*. **Ecology**, **56**: 496-498.

- PIELOU, E.C. 1969. **An Introduction to Mathematical Ecology**. Wiley-Interscience John Wiley & Sons, 285 p.
- SHANNON, C.E. and W. WEAVER. 1949. **The Mathematical Theory of Communication**. University Illinois Press, Urbana, IL.
- SHELDON, A.L. 1969. *Equitability Indices: Dependence on the Species Count*. **Ecology**, **50**: 466-467.
- SIMPSON, E.H. 1949. *Measurement of Diversity*. **Nature**, **163**: 688.
- ZAR, J.H. 1996. **Biostatistical Analysis**. Prentice Hall, Inc., New Jersey.

Desarrollo del Trabajo Práctico

1. Partiendo de los datos de abundancia de especies de 5 comunidades hipotéticas, donde se varió la composición específica y la distribución de las abundancias de las mismas, presentados en la Tabla 1 calcular los distintos índices de riqueza de especies, de diversidad específica y de equitabilidad indicados en la Tabla 2. Comparar y discutir los resultados obtenidos con los distintos índices.

Tabla 1. Abundancias de especies en 5 comunidades hipotéticas.

Comunidad	especie 1 (n₁)	especie 2 (n₂)	especie 3 (n₃)	especie 4 (n₄)	especie 5 (n₅)	especie 6 (n₆)	n
A	20	20	20	20	20	1	101
B	20	20	20	20	20	-	100
C	50	35	7	5	3	1	101
D	50	35	7	5	3	-	100
E	96	1	1	1	1	-	100

Los cálculos de los índices para cada comunidad se podrán realizar de manera sencilla con una calculadora siguiendo los pasos que se detallan a continuación:

n_i	p_i = n_i/n	p_i²	log₂ p_i	p_i * log₂(p_i)
n ₁
n ₂
n ₃
n _S
Σ n_i = n	Σ p_i	Σ p_i²		Σ p_i * log₂(p_i)

Tabla 2. Índices de riqueza y diversidad específica

ÍNDICE	S	R₂	D_{Si}	1-D_{Si}	H'	E_{She}	J'	N₀	N₁	N₂
Comunidad	A									
	B									
	C									
	D									
	E									

- a. Considerando los resultados de la tabla precedente:
 - i) Comparar los índices observando cuál es más sensible a la variación de la cantidad y/o abundancia de las especies. **Nota:** prestar atención a qué ocurre con D_{Si} y H' al variar las abundancias de las especies raras y las dominantes.
 - ii) Discutir los resultados obtenidos.

2. Utilizando el muestreo realizado en una comunidad artificial para el Trabajo Práctico ‘Análisis Cuantitativo de las Comunidades’ calcular, con las abundancias conocidas de las especies que integran la comunidad (Tabla 3) y con las estimaciones realizadas a partir de muestras de distintos tamaños (15, 30, 45, 75 unidades muestrales), los distintos índices de riqueza de especies, de diversidad específica y de equitabilidad descriptos. Los datos a utilizar en el Trabajo Práctico serán los colectados mediante las unidades muestrales *cuadrangulares* de 100 cm² y 25 cm². Comparar y discutir los resultados obtenidos con los distintos índices prestando particular atención a las posibles diferencias derivadas del ‘tamaño de la muestra’ (15, 30, 45, 60, 75 unidades muestrales) y del ‘tamaño de las unidades muestrales’.

Tabla 3. Características de la comunidad artificial.

Especie		Densidad	Distribución	Nro. de Individuos
A	○	0.01	Azar	100
B	⬡	0.02	Azar	200
C	△	0.04	Azar	400
D	□	0.02	Regular	200
E	◯	0.02	Regular	200
F	+	0.03	Agrupada	300
G	■	0.035	Agrupada	350
H	◇	0.015	Agrupada	150

3. A continuación se presenta la Tabla 4 con las abundancias de especies presentes entre el 2do. y 5to. año de una sucesión en un bosque venezolano extraído de Uhl, C. & C.F. Jordan, (*Ecology*, **65** (5):1480-1490, año 1984).
- Calcule los índices de riqueza, diversidad y equitabilidad para cada año muestreado.
 - Compare los resultados desde el punto de vista sucesional, considere que el muestreo realizado ha sido aleatorio y el tamaño de la muestra para todos los años ha sido el mismo.
4. Se presentará un informe que deberá constar de:
- objetivos del Trabajo Práctico
 - materiales y métodos
 - resultados relevantes en tablas resumen
 - comparación de los índices aplicados
 - conclusiones

Tabla 4. Número de individuos (≥ 2 m de altura) de distintas especies presentes en una parcela de 0.09 ha durante un estudio intensivo desarrollado entre el 2do y el 5to año de una sucesión que siguió al corte y quema de un bosque mixto cercano a San Carlos de Río Negro, Venezuela.

	total de individuos ≥ 2 m de altura							
	2do. año		3er. año		4to. año		5to. año	
	Nº	%	Nº	%	Nº	%	Nº	%
Especies pioneras de árboles y arbustos:								
<i>Cecropia ficifolia</i>	322	64.9	84	19.6	9	1.4	1	0.1
<i>Cecropia sp.</i>	45	9.1	9	2.1	3	0.5	3	0.4
<i>Vismia japurensis</i>	27	5.4	68	15.9	122	18.6	117	17.0
<i>Vismia lauriformis</i>	7	1.4	37	8.6	69	10.5	73	10.6
<i>Bellucia grossularioides</i>	5	1.0	17	4.0	38	5.8	41	6.0
<i>Solanum subinerme</i>	8	1.6	7	1.6	3	0.5	1	0.1
<i>Solanum sp.</i>	8	1.6	14	3.3	12	1.8	11	1.6
<i>Palicourea guianensis</i>	4	0.8	4	0.9	4	0.6	4	0.6
<i>Psychotria poeppigiana</i>	2	0.4	7	1.6	12	1.8	11	1.6
<i>Heliconia sp.</i>	1	0.2	1	0.2	1	0.2	1	0.1
<i>Miconia dispar</i>			20	4.7	63	9.6	68	9.9
<i>Dimorphandra macrostachya</i>			6	1.4	8	1.2	8	1.2
<i>Miconia myrianth</i>			3	0.7	17	2.6	26	3.8
<i>Casearia javitensis</i>					13	2.0	19	2.8
<i>Parkia sp.</i>					21	3.2	22	3.2
Individuos de especies pioneras de árboles y arbustos no identificados ¹	1	0.2	4	0.9	25	3.8	29	4.2
Especies de árboles de bosque primario:								
<i>Goupia glabra</i>	6	1.2	12	2.8	19	2.9	18	2.6
<i>Inga sp.</i>	8	1.6	9	2.1	15	2.3	16	2.3
<i>Myrcia sp.</i>	4	0.8	6	1.4	8	1.2	8	1.2
<i>Guatteria schomburgkiana</i>	2	0.4	3	0.7	10	1.5	10	1.5
<i>Guatteria latipetala</i>	2	0.4	23	5.4	34	5.2	30	4.4
<i>Eschwellera collina</i>	2	0.4	10	2.3	15	2.3	20	2.9
<i>Ocotea sp.</i>	2	0.4	4	0.9	6	0.9	8	1.2
<i>Caryocar gracile</i>	1	0.2	1	0.2	1	0.2	3	0.4
<i>Hevea sp.</i>	1	0.2	1	0.2	2	0.3	2	0.3
<i>Simira pisoniiformis</i>			1	0.2	2	0.3	2	0.3
<i>Protium sp.</i>					2	0.3	2	0.3
Individuos de especies de árboles de bosque primario no identificados ²	38	7.7	78	18.2	123	18.7	133	19.5

¹ El número de especies pioneras de árboles y arbustos no identificadas cada año fue: 1 (año 2); 4 (año 3); 4 (año 4); 4 (año 5).

² El número de especies de árboles de bosque primario no identificadas cada año fue: 10 (año 2); 25 (año 3); 26 (año 4); 26 (año 5).

APÉNDICE A

1. Modificación de la ecuación de Shanon-Wiener para facilitar el cálculo:

$$H' = \frac{n \log_2 n - \sum_{i=1}^S n_i \log_2 (n_i)}{n} \quad (\text{ecuación A1})$$

2. Tabla de factores de multiplicación para la conversión de los valores de logaritmo de una base a otra:

		de		
		Base 2	Base e	Base 10
a	Base 2	1.0000	1.4427	3.3219
	Base e	0.6931	1.0000	2.3026
	Base 10	0.3010	0.4343	1.0000

$$\log_2 x = \frac{\log_e x}{\log_e 2} = \frac{\log_{10} x}{\log_{10} 2}$$

3. Test de Student para la diferencia entre dos índices de diversidad de Shanon-Wiener.

Obtenidos 2 índices de diversidad, H'_1 y H'_2 , puede verificarse la igualdad de ambos mediante el test de t-Student:

Hipótesis nula: $H'_1 - H'_2 = 0$

Hipótesis alternativa: $H'_1 - H'_2 \neq 0$

Estimación del estadístico t

$$t = \frac{H'_1 - H'_2}{SD_{H'_1 - H'_2}} \quad (\text{ecuación A2})$$

donde $SD_{H'_1 - H'_2} = \sqrt{SD_{H'_1}^2 + SD_{H'_2}^2}$ y $SD_{H'}$ es la desviación estándar del índice (ecuación 8).

Los grados de libertad para el test se calculan mediante la aproximación siguiente:

$$v = \frac{\left(SD_{H'_1}^2 + SD_{H'_2}^2 \right)^2}{\frac{\left(SD_{H'_1}^2 \right)^2}{n_1} + \frac{\left(SD_{H'_2}^2 \right)^2}{n_2}} \quad (\text{ecuación A3})$$