

**UNIVERSIDAD DE SALAMANCA**

**DEPARTAMENTO DE ESTADÍSTICA**

---



**APORTACIONES SOBRE LAS DISTRIBUCIONES  
DEL BASTÓN ROTO Y DE PIELOU**

**M<sup>a</sup> Hortensia García Nieto**

**2014**



# **APORTACIONES SOBRE LAS DISTRIBUCIONES DEL BASTÓN ROTO Y DE PIELOU**

Memoria que, para optar al Grado de Doctor por el Departamento de Estadística de la Universidad de Salamanca, presenta:

**M<sup>a</sup> Hortensia García Nieto**

Salamanca  
2014





*Universidad de Salamanca  
Departamento de Estadística*

---

**DAVID ALMORZA GOMAR**

*Profesor Titular del Departamento de Estadística  
de la Universidad de Cádiz*

CERTIFICA: Que Doña M<sup>a</sup> Hortensia García Nieto, ha realizado, en el Departamento de Estadística de la Universidad de Salamanca, bajo su dirección, el trabajo que, para optar al Grado de Doctor, presenta con el título: “Aportaciones sobre las distribuciones del Bastón Roto y de Pielou”; y para que conste, firma el presente certificado en Salamanca, en Septiembre de 2014.



**A mi familia**





## **Agradecimientos**

*En primer lugar quiero expresar mi agradecimiento al profesor David Almorza Gomar, mi director de tesis, por todos los conocimientos, consejos y amistad que me ha transmitido a lo largo de todos estos años. Su paciencia y habilidad han sido determinantes para que este trabajo llegara a buen puerto, así como su enorme capacidad de trabajo y disciplina.*

*También agradezco a los miembros del Departamento de Estadística e Investigación Operativa de la Universidad de Sevilla todo el apoyo recibido. En especial a los profesores Rafael Infante Macias, Joaquín Muñoz García y Juan Manuel Muñoz Pichardo por su ayuda y consejos.*

*Durante todo el tiempo que ha durado el desarrollo de este trabajo he tenido la oportunidad de conocer personas maravillosas, tanto a nivel profesional como personal. En especial quiero mencionar al profesor Antonio Aizpuru Tomás, catedrático de Análisis Matemático de la Universidad de Cádiz, un excelente investigador y mejor persona. Su repentina pérdida nos dejó, a todos los que tuvimos la suerte de conocerle, un enorme vacío.*

*Al profesor Baczkowski de la Universidad de Leeds que nos facilitó rápida y desinteresadamente algunos artículos que nos era imposible conseguir de otra manera.*

*Al conjunto de profesores de distintas Universidades que en un momento dado de la etapa de investigación me han aconsejado en el desarrollo de la misma. En especial quiero mencionar al profesor Pérez de Vargas Luque de la Universidad Complutense de Madrid por sus valiosos consejos y a los profesores Díaz Pineda y Casado González por su gran ayuda facilitándome datos de sus observaciones.*

*A todo el personal del Departamento de Estadística de la Universidad de Salamanca y en especial a la profesora M<sup>a</sup> Purificación Galindo Villardón por su gran calidad humana.*

*Quiero agradecer a todas las personas que han caminado a mi lado a lo largo de todos estos años la confianza y apoyo que me han transmitido, lo que ha resultado fundamental para mí, pues me han dado ánimos para superar los momentos difíciles. En primer lugar está mi familia, mis amigos y compañeros.*

*Mi labor profesional durante varios años del desarrollo de esta tesis transcurrió en el I.E.S. María Guerrero. Agradezco a todos los miembros del mismo el clima de amistad y buen ambiente del cual disfruté. Quiero agradecer especialmente al director, Emilio Correyero, que siempre me ha apoyado y facilitado la asistencia a cualquier evento relacionado con esta tesis.*

*A todos aquellos que han contribuido a que este trabajo llegara a buen término, mi más sincera gratitud.*

*M<sup>a</sup> Hortensia García Nieto  
Salamanca, 2014*



*“La alegría del alma reside en la acción”.*  
*P. B. Shelley*



# ÍNDICE



<i>Agradecimientos</i> .....	<i>ix</i>
<i>Prólogo</i> .....	<i>1</i>
<b><i>CAPÍTULO I. LA DIVERSIDAD Y SU MEDIDA</i></b> .....	<b><i>7</i></b>
<b><i>I. LA DIVERSIDAD Y SU MEDIDA</i></b> .....	<b><i>9</i></b>
<b><i>I.1. – CONCEPTO DE DIVERSIDAD</i></b> .....	<b><i>9</i></b>
<b><i>I.2.- MEDIDAS DE DIVERSIDAD</i></b> .....	<b><i>12</i></b>
I.2.1.- MODELOS DE ABUNDANCIA.....	12
I.2.1.1.- MODELO DE SERIE LOGARÍTMICA .....	12
I.2.1.2.- MODELO DE NORMAL LOGARÍTMICA.....	13
I.2.1.3.- MODELO DE SERIE GEOMÉTRICA.....	16
I.2.1.4.- MODELO DEL BASTÓN ROTO.....	16
I.2.1.5.- EL MODELO DE PIELOU .....	18
I.2.1.6.- EL MODELO DE SUGIHARA .....	18
I.2.1.7.- EL MODELO DE ENGEN .....	19
I.2.1.8.- OTROS MODELOS.....	20
I.2.1.8.1.- Los modelos de Tokeshi .....	20
I.2.1.8.2.- El modelo dinámico de Hughes .....	22
I.2.1.8.3.- El modelo neutro de Caswell .....	23
I.2.1.8.4.- La teoría neutra de Hubbell.....	24
I.2.1.9.- COMPARACIÓN ENTRE LOS MODELOS DE DISTRIBUCIÓN .....	24
I.2.1.10.- REPRESENTACIÓN GRÁFICA DE LOS MODELOS .....	26
I.2.2.- ÍNDICES DE DIVERSIDAD .....	30
I.2.2.1.- NÚMERO DE ESPECIES.....	32
I.2.2.1.1.- ESTIMADORES NO PARAMÉTRICOS .....	32
I.2.2.1.1.1.- Índices de Chao .....	33
I.2.2.1.1.2.- Estimadores de Cobertura .....	34
I.2.2.1.1.3.- Estimadores Jacknife.....	36
I.2.2.1.1.4.- Estimador Bootstrap.....	36
I.2.2.1.2.- FUNCIONES DE ACUMULACIÓN DE ESPECIES .....	37
I.2.2.1.3.- RAREFACCIÓN .....	40
I.2.2.1.4.- MODELOS NULOS.....	43
I.2.2.2.- ÍNDICES BASADOS EN LA ABUNDANCIA PROPORCIONAL .....	44
I.2.2.2.1.- ÍNDICE DE GLEASON .....	44
I.2.2.2.2.- ÍNDICE DE MARGALEF.....	44
I.2.2.2.3.- ÍNDICE DE MENHINICK.....	44
I.2.2.2.4.- ÍNDICE DE DIVERSIDAD $\alpha$ DE WILLIAMS .....	45
I.2.2.2.5.- PARÁMETRO $\lambda$ .....	45
I.2.2.2.6.- ESTADÍSTICOS Q.....	46
I.2.2.2.7.- ÍNDICES DE SHANNON .....	49
I.2.2.2.8.- ÍNDICE DE BRILLOUIN .....	54
I.2.2.2.9.- ÍNDICES DE SIMPSON .....	55
I.2.2.2.10.- ÍNDICE DE MCINTOSH.....	59
I.2.2.2.11.- ÍNDICE DE BERGER-PARKER.....	59
I.2.2.2.12.- CLASE GENERAL DE GOOD .....	61
I.2.2.2.13.- NÚMEROS DE HILL .....	68
I.2.2.2.14.- ÍNDICE DE STRONG.....	68
<b><i>II.-CONCEPTOS EN LA DIVERSIDAD</i></b> .....	<b><i>69</i></b>
<b><i>III.-UNIFORMIDAD</i></b> .....	<b><i>70</i></b>
<b><i>IV.- SHE ANÁLISIS</i></b> .....	<b><i>85</i></b>
<b><i>V.-DIVERSIDAD ALFA</i></b> .....	<b><i>93</i></b>
<b><i>VI.- DIVERSIDAD BETA</i></b> .....	<b><i>93</i></b>

<b>VII.- DIVERSIDAD GAMMA.....</b>	<b>93</b>
<b>VIII.-¿CUÁL ES EL MEJOR MÉTODO PARA MEDIR LA DIVERSIDAD DE ESPECIES?</b> <b>.....</b>	<b>95</b>
<b>CAPÍTULO I I. LA DISTRIBUCIÓN DEL BASTÓN ROTO .....</b>	<b>97</b>
<b>I.- EL MODELO DEL BASTÓN ROTO.....</b>	<b>99</b>
<b>II.- APLICACIONES.....</b>	<b>105</b>
<b>III.- RESULTADOS PARA LA DISTRIBUCIÓN DEL BASTÓN ROTO.....</b>	<b>106</b>
<b>III. 1.- LA DISTRIBUCIÓN DEL BASTÓN ROTO COMO DISTRIBUCIÓN DE PROBABILIDAD.....</b>	<b>106</b>
<b>III. 2.- FUNCIÓN DE DISTRIBUCIÓN DEL MODELO DEL BASTÓN ROTO.....</b>	<b>107</b>
<b>III. 3.- COMPARACIÓN DE LAS FUNCIONES DE DISTRIBUCIÓN PARA DOS POBLACIONES EN EL MODELO DEL BASTÓN ROTO.....</b>	<b>108</b>
<b>III. 4.- FUNCIÓN CARACTERÍSTICA DEL MODELO DEL BASTÓN ROTO.....</b>	<b>110</b>
<b>III. 5.- FUNCIÓN GENERATRIZ DE MOMENTOS DEL MODELO DEL BASTÓN ROTO.....</b>	<b>112</b>
<b>III. 6.- MEDIDAS DEL ANÁLISIS EXPLORATORIO DE DATOS PARA LA DISTRIBUCIÓN DEL BASTÓN ROTO .....</b>	<b>114</b>
III. 6. 1.- RESULTADOS SOBRE MEDIDAS DE POSICIÓN.....	114
III. 6. 2.- RESULTADOS SOBRE MEDIDAS DE ASIMETRÍA.....	118
III. 6. 3.- OTRAS MEDIDAS DEL ANÁLISIS EXPLORATORIO DE DATOS .....	118
<b>IV.-RESULTADOS PARA LAS MEDIDAS DE DIVERSIDAD EN EL AJUSTE DE LA DISTRIBUCIÓN DEL BASTÓN ROTO .....</b>	<b>120</b>
<b>IV. 1.- ANTECEDENTES .....</b>	<b>120</b>
<b>IV. 2.- SITUACIÓN ACTUAL .....</b>	<b>120</b>
<b>IV. 3.- RESULTADOS .....</b>	<b>122</b>
IV. 3. 1.- RESULTADO SOBRE EL ÍNDICE DE SHANNON.....	123
IV. 3. 2.- RESULTADO SOBRE EL ÍNDICE EXPONENCIAL DE SHANNON.....	126
IV. 3. 3.- RESULTADO SOBRE EL ÍNDICE DE MARGALEF .....	127
IV. 3. 4.- RESULTADOS SOBRE EL ESTADÍSTICO Q .....	127
IV. 3. 5.- RESULTADOS SOBRE EL ESTADÍSTICO Q MODIFICADO.....	128
<b>CAPÍTULO III. LA DISTRIBUCIÓN DE PIELOU.....</b>	<b>129</b>
<b>I.- INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>131</b>
<b>II.- LA DISTRIBUCIÓN DE PIELOU.....</b>	<b>131</b>
<b>II. 1.- EL MODELO DE PIELOU COMO DISTRIBUCIÓN DE PROBABILIDAD..</b>	<b>132</b>
<b>II. 2.- FUNCIÓN DE DISTRIBUCIÓN DEL MODELO DE PIELOU .....</b>	<b>132</b>
<b>II. 3.- COMPARACIÓN DE LAS FUNCIONES DE DISTRIBUCIÓN PARA DOS POBLACIONES EN EL MODELO DE PIELOU.....</b>	<b>133</b>
<b>II. 4.- MEDIDAS DEL ANÁLISIS EXPLORATORIO DE DATOS PARA EL MODELO DE PIELOU .....</b>	<b>134</b>
II. 4. 1.- RESULTADOS SOBRE MEDIDAS DE POSICIÓN .....	134
II. 4. 2.- OTRAS MEDIDAS DEL ANÁLISIS EXPLORATORIO DE DATOS.....	138



<b>II. 5.- RESULTADO SOBRE EL ÍNDICE DE SHANNON EN DOS POBLACIONES QUE SE AJUSTAN AL MODELO DE PIELOU .....</b>	<b>140</b>
<b>II. 6.- RESULTADO SOBRE EL ÍNDICE EXPONENCIAL DE SHANNON EN DOS POBLACIONES QUE SE AJUSTAN AL MODELO DE PIELOU .....</b>	<b>144</b>
<b>II. 7.- RESULTADO SOBRE EL ÍNDICE RECÍPROCO DE SIMPSON EN UNA POBLACIÓN QUE SE AJUSTA AL MODELO DE PIELOU.....</b>	<b>144</b>
<b>II. 8.- RESULTADO SOBRE EL ÍNDICE RECÍPROCO DE SIMPSON EN DOS POBLACIONES QUE SE AJUSTAN AL MODELO DE PIELOU .....</b>	<b>146</b>
<b>II. 9.- RESULTADO SOBRE EL ÍNDICE DIRECTO DE SIMPSON EN UNA POBLACIÓN QUE SE AJUSTA AL MODELO DE PIELOU.....</b>	<b>147</b>
<b>II. 10.- RESULTADO SOBRE EL ÍNDICE DIRECTO DE SIMPSON EN DOS POBLACIONES QUE SE AJUSTAN AL MODELO DE PIELOU .....</b>	<b>147</b>
<b>II. 11.- RESULTADO SOBRE EL ÍNDICE DE MARGALEF .....</b>	<b>148</b>
<b>ANEXO I. EJEMPLOS DE APLICACIÓN.....</b>	<b>149</b>
<b>I.- EJEMPLOS DE APLICACIÓN.....</b>	<b>151</b>
<b>I.1.- PRIMER CASO .....</b>	<b>151</b>
I.1.A.-RESUMEN DE LOS RESULTADOS OBTENIDOS .....	155
I.1.B.-COMPROBACIÓN .....	171
<b>I.2.- SEGUNDO CASO.....</b>	<b>173</b>
I.2.A.-RESUMEN DE LOS RESULTADOS OBTENIDOS.....	176
I.2.B.-COMPROBACIÓN .....	198
I.3.- TERCER CASO.....	200
I.4.- CUARTO CASO.....	201
<b>ANEXO II. NUEVAS LÍNEAS DE TRABAJO .....</b>	<b>203</b>
<b>I.- INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>205</b>
<b>II.- BONDAD DE AJUSTE PARA EL MODELO DEL BASTÓN ROTO.....</b>	<b>205</b>
<b>III.-COMPORTAMIENTO DE LOS ÍNDICES DE ASOCIACIÓN EN EL MODELO DEL BASTÓN ROTO .....</b>	<b>205</b>
<b>IV.-DIVERSIDAD EN UNA VARIABLE ALEATORIA CONTINUA .....</b>	<b>206</b>
<b>V.- DIVERGENCIA EN EL MODELO DEL BASTÓN ROTO.....</b>	<b>208</b>
<b>VI.-FUNCIÓN CARACTERÍSTICA DEL MODELO DE PIELOU .....</b>	<b>211</b>
<b>VII.-FUNCIÓN GENERATRIZ DE MOMENTOS DEL MODELO DE PIELOU.....</b>	<b>211</b>
<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>213</b>
<b>PUBLICACIONES.....</b>	<b>217</b>
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS. ....</b>	<b>221</b>



## Prólogo

El presente trabajo consta de tres Capítulos y dos Anexos. En los Capítulos aparecen teoremas, los cuales ya han sido publicados por sus autores, y resultados que son aportaciones nuevas realizadas para este trabajo de investigación.

En la bibliografía se indexan todas las referencias que han sido necesarias consultar para poder desarrollar este trabajo.

En el primer Capítulo hacemos referencia al concepto de diversidad, describiéndose los modelos de abundancia de especies teóricos principales para el estudio de la diversidad de especies (las series logarítmicas, el modelo log-normal, las series geométricas y el modelo del Bastón Roto) y la comparación entre ellos. También se presentan otros modelos de abundancia de especies como el modelo de Pielou, el modelo de Sugihara, el modelo de Engen, los modelos de Tokeshi, el modelo dinámico de Hughes, el modelo neutro de Caswell y la teoría neutra de Hubbell. El modelo de Pielou cobra un interés especial ya que se describe de forma contraria que el modelo del Bastón Roto.

Los modelos de abundancia de especies proporcionan la descripción más completa de los datos de diversidad, pero dependen de algún test de ajuste que requiere el uso del ordenador. Además puede surgir algún problema si todas las comunidades estudiadas no se ajustan a un único modelo y se desea compararlas mediante índices de diversidad.

La medida de diversidad más sencilla e intuitiva es el número de especies ( $S$ ). En ocasiones el número de especies en un hábitat es desconocido y es preciso estimarlo para lo cual se pueden emplear varias formas: los estimadores no paramétricos, las funciones de acumulación de especies, la rarefacción y los modelos nulos.

Los estimadores no paramétricos utilizan datos de abundancia de especies y se enfocan en las especies poco abundantes o raras, o sea las que se presentan solamente en una o dos muestras, o que tienen uno o dos individuos en el conjunto de muestras. Cuando el muestreo es pobre, los estimadores no paramétricos subestiman la riqueza de especies. Sin embargo, mientras la proporción de la fauna observada incrementa, el sesgo disminuye y los estimadores convergen en la riqueza verdadera. Entre los estimadores no paramétricos estudiamos el índice de Chao 1, el índice de Chao 2, los estimadores de cobertura (ACE e ICE), el estadístico Jackknife de primer y segundo orden y el estimador Bootstrap.

Las funciones de acumulación de especies sirven para estimar el número de especies cuando las muestras son de diferente tamaño. Soberón y Llorente (1993) describen tres modelos básicos: el modelo logarítmico, el modelo de dependencia lineal y la ecuación de Clench.

La rarefacción permite comparar el número de especies entre diferentes comunidades cuando el número total de individuos no es el mismo. Una curva de rarefacción muestra el cambio en el valor esperado de riqueza de especies de acuerdo al tamaño de la muestra. Lo interesante del índice es que llega un momento en que si

aumentamos el número de individuos de la muestra estandarizada ( $n$ ), el número de especies esperado  $E(S)$  no aumenta. Este valor de ( $n$ ) sería el valor límite.

El modelo nulo funciona como una hipótesis estándar estadística nula para descubrir el modelo, en contraste con una hipótesis científica, que es un mecanismo para explicar el modelo.

Las medidas de diversidad más ampliamente usadas son los índices que provienen de la teoría de la información por lo que recogemos una descripción de los más conocidos, entre ellos, los índices de diversidad de Shannon, de Simpson, los estadísticos  $Q$ , etc.

Llegamos al concepto de uniformidad al plantear la relación entre el índice de diversidad obtenido y el valor máximo que puede alcanzar dicho índice, como una medida de la relatividad del mismo. Se presentan las distintas maneras de medir la uniformidad: estimándola a partir de la abundancia de la especie dominante, mediante el cociente entre el valor del índice de diversidad observado y el valor máximo que pueda alcanzar ese índice en la comunidad estudiada (definición empleada tradicionalmente), como una variación del cociente anterior restando tanto en el numerador como en el denominador  $\Delta_{min}$  (valor que tendría el parámetro si una especie estuviera representada por  $N - (S + 1)$  individuos y las demás especies por un solo individuo cada una), mediante índices de uniformidad desarrollados específicamente y mediante el cociente entre el índice de diversidad de Shannon para la comunidad estudiada y el índice de Shannon que se obtendría para esa comunidad si siguiera el modelo del Bastón Roto.

Hemos calculado en este apartado la uniformidad para algunos de los índices de diversidad. De esta forma quedan establecidas las bases para el posterior desarrollo y la obtención de los resultados.

Uno de los problemas con el índice de Shannon es que en él se confunden dos aspectos de diversidad: la riqueza de especies y la uniformidad. Hayek y Buzas (1997) se dieron cuenta de que esta característica del índice de Shannon se puede convertir en una ventaja. El máximo valor,  $H = \ln S$ , se alcanza cuando todas las especies están igualmente distribuidas, entonces  $e^H = S$ . Buzas y Gibson (1969) demostraron que el

cociente  $E = \frac{e^H}{S}$  constituye una medida de uniformidad de la distribución. Tomando

logaritmos a ambos lados, el índice puede descomponerse en:  $H = \ln S + \ln E$  que tiene en cuenta una separación de  $S$  y  $E$  y soluciona el primer problema principal en estudios de biodiversidad. A esta técnica se le denomina SHE análisis y además de que puede verter luz en la distribución subyacente de la abundancia de especies, la esencia del SHE análisis es la relación entre  $S$  (riqueza de especies),  $H$  (diversidad medida por el índice de Shannon) y  $E$  (uniformidad).

El Apartado sexto de este primer Capítulo trata de la diversidad beta que es el grado de cambio o reemplazo en la composición de especies entre diferentes comunidades de un hábitat.

Se define la diversidad gamma como la riqueza de especies del conjunto de comunidades que integran un hábitat, la cual es resultante tanto de las diversidades alfa como de las diversidades beta.

Terminamos este Capítulo preguntándonos cuál será el mejor método para medir la diversidad de especies. La respuesta, tras lo desglosado en este Capítulo, es sencilla: *no existe un mejor método*. La diversidad de especies tiene distintas facetas y para cada una de ellas hay que buscar la aproximación más adecuada.

El Capítulo segundo describe más minuciosamente el modelo del Bastón Roto, objeto de nuestro estudio, incluyendo algunas aplicaciones de este modelo. Se define al modelo del Bastón Roto como una distribución de probabilidad con  $S$  (número de especies) como único parámetro y se comparan las funciones de distribución para dos poblaciones en el modelo (resultados presentados en 2003 en el *XI<sup>th</sup> Annual Portuguese Statistical Society Congress*, celebrado en Faro, Portugal). Se obtiene la expresión de la función característica y de la función generatriz de momentos del modelo del Bastón Roto. Continuamos el capítulo presentando resultados sobre medidas del análisis exploratorio de datos en el modelo del Bastón Roto que fueron publicados en 2008 en *Journal of Applied Statistics*.

Por otra parte se contrastan los métodos tradicionales para comparar las frecuencias observadas y esperadas en las clases de abundancia con un estudio realizado sobre la diversidad calculada según las medidas de diversidad, demostrando que ésta depende sólo del número de especies. Se presentan teoremas en donde se usan el índice de diversidad recíproco y directo de Simpson aplicados en estudios con dos poblaciones, y un resultado donde se extiende la conclusión anterior al índice de Shannon que fue presentado en 2003 en el *The ISI International Conference on Environmental Statistics and Health* que tuvo lugar en Santiago de Compostela (España) y, de esta manera, se completan los principales índices de diversidad. Obtenemos resultados en el mismo sentido para el índice exponencial de Shannon y el índice de Margalef. Se incluye también una acotación para el valor del estadístico  $Q$  y para el estadístico  $Q$  modificado en el modelo del Bastón Roto.

Se manifiesta asimismo la existencia de dos software que facilitan la tarea gráfica y analítica, en este sentido.

El tercer Capítulo se dedica a la distribución de Pielou, que se deriva del modelo de Pielou expuesto en el primer Capítulo. Los resultados obtenidos en el Capítulo segundo se analizan para la distribución de Pielou en este tercer Capítulo. Se define el modelo de Pielou como una distribución de probabilidad, se obtiene la función de distribución del modelo de Pielou y se comparan las funciones de distribución para dos poblaciones en el modelo. Se presentan resultados sobre medidas del análisis exploratorio de datos en el modelo de Pielou. Se presentan resultados en donde se usan el índice de diversidad recíproco y directo de Simpson aplicados en estudios con dos poblaciones. Todos estos resultados fueron publicados en 2005 en *Transactions on Ecology and the Environment*. Además el Capítulo incluye el resultado donde se usa el índice de Shannon aplicado en estudios con dos poblaciones. En el mismo sentido se obtienen resultados para el índice exponencial de Shannon y el índice de Margalef.

El Anexo I presenta distintos ejemplos de aplicación. En primer lugar se muestra el funcionamiento del software Species Diversity and Richness versión 4.0 utilizando los datos de Magurran, 1989, obtenidos sobre una trampa de luz para polillas y con nueve especies. Se ilustrarán las definiciones y resultados obtenidos en este trabajo para

las medidas de diversidad (alfa diversidad, estimadores de la riqueza de especies y rarefacción), la medida de uniformidad, comprobamos que los datos se ajustan al modelo del Bastón Roto y el SHE análisis.

El software Species Diversity and Richness versión 4.0 es el que se ha utilizado para el estudio de los ejemplos posteriores.

Se presenta un primer ejemplo de aplicación obteniéndose un resumen de las medidas de diversidad, la uniformidad y el SHE análisis para tres colecciones de datos reales con distinto número de especies.

La primera colección corresponde a los datos recogidos de de enero a marzo de 1989, en el ejido (campo vecinal de un pueblo) “X-Hazil y anexos”, que forma parte del municipio Felipe Carrillo Puerto en el estado de Quintana Roo (México). Dicho ejido tiene una dotación de 55,295 ha. Estos datos están publicados en: Regeneración natural de especies arbóreas en una selva mediana subperennifolia perturbada por extracción forestal, *Acta Botánica Mexicana* (1995).

La segunda colección de datos se obtiene mediante simulación de datos para el modelo del Bastón Roto utilizando esta posibilidad del software Species Diversity and Richness versión 4.0.

Los datos de la tercera colección se recogen en una finca comercial ubicada en la región nororiental del Estado Guárico, en el municipio Las Mercedes del Distrito Infante, situada aproximadamente entre los paralelos 8° 52' y 9° 15' de latitud norte y los meridianos 66° 20' y 66° 40' de longitud oeste (Venezuela) (MARNR, 1979). Se determinó la abundancia relativa de las especies existentes en el bosque, en un transecto (recorrido lineal imaginario sobre una parcela o terreno, sobre el cual se realiza un muestreo de algún organismo) de 200 m x 2 m (Müller-Dumbois y ElleMBERG, 1974), contando el número de individuos de cada especie arbórea presente en el área del transecto. Las especies encontradas fueron identificadas *a posteriori* en el Herbario del Departamento de Botánica de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela. Estos datos están publicados en: Evaluación del bosque deciduo como recurso alimenticio para bovinos en los llanos centrales de Venezuela, *Zootecnia Tropical* (2001).

Para las tres colecciones de datos se verificó el ajuste de los datos al modelo del Bastón Roto. También se comprobaron algunos de los resultados teóricos obtenidos en el segundo Capítulo de este trabajo referente al modelo del Bastón Roto con respecto a las medidas de diversidad. En relación con la riqueza de especies, obtenemos el valor del sesgo y la exactitud de cada uno de los estimadores en cada una de las poblaciones justificando así cuales de los estimadores son eficaces en estos términos. Exponemos los valores de las medidas de uniformidad para las tres colecciones de datos descritas concluyendo el tipo de uniformidad siguiendo las directrices de Smith y Wilson (1996).

Nos planteamos el segundo ejemplo de aplicación debido a la necesidad de disponer de varias poblaciones con distinto número de especies y con varias muestras para cada población ya que algunos estimadores sólo tienen sentido cuando en la población se han obtenido al menos dos muestras. Las dos colecciones de datos se han obtenido mediante simulación de datos para el modelo del Bastón Roto utilizando esta

posibilidad del software Species Diversity and Richness versión 4.0. Se ha establecido que el número de muestras fuera 12 para cada una de las poblaciones y también se fijó el número de especies.

Para las dos poblaciones se verificó el ajuste de los datos al modelo del Bastón Roto. También se comprobaron algunos de los resultados teóricos obtenidos en el segundo Capítulo de este trabajo referente al modelo del Bastón Roto con respecto a las medidas de diversidad. En relación con la riqueza de especies, obtenemos el valor del sesgo y la exactitud de cada uno de los estimadores en cada una de las poblaciones justificando así cuales de los estimadores son eficaces en estos términos. Además se obtienen las gráficas para cada estimador en cada población concluyendo el número de muestras suficientes para estabilizar la estimación en cada caso. Exponemos los valores de las medidas de uniformidad para las tres colecciones de datos descritas concluyendo el tipo de uniformidad siguiendo las directrices de Smith y Wilson (1996). Comprobamos, mediante el SHE análisis, que el modelo del Bastón Roto ofrece el mejor ajuste a los datos observados.

El tercer ejemplo de aplicación pone de manifiesto que nuestros resultados son útiles para las pruebas de bondad de ajuste del modelo del Bastón Roto en estudios ecológicos, ya que estos resultados son ventajosos para detectar las desviaciones del modelo que no pueden ser detectadas por los test de bondad de ajustes tradicionales. Este ejemplo fue publicado en 2008 en *Journal of Applied Statistics* como ilustración a los resultados teóricos.

En un sentido similar, el cuarto ejemplo de aplicación contribuye a las críticas de la prueba  $\chi^2$  por parte de diferentes autores. Según el contraste  $\chi^2$  ambas colecciones de datos ofrecen buenos ajustes al modelo del Bastón Roto y, sin embargo, se demuestra que según los resultados obtenidos para los índices de Shannon, recíproco de Simpson y estadístico  $Q$  indica que hay un fallo de ajuste a la distribución del Bastón Roto.

En el Anexo II se abren posibles nuevas líneas de investigación, alguna de las cuales hemos comenzado ya.

Incluimos en este trabajo una recopilación de presentaciones expuestas en Congresos ya celebrados, así como algunos artículos publicados en distintas revistas científicas.

*M<sup>a</sup> Hortensia García Nieto*





**CAPÍTULO I.  
LA DIVERSIDAD Y SU MEDIDA**



## I. LA DIVERSIDAD Y SU MEDIDA

### I.1. – CONCEPTO DE DIVERSIDAD

La diversidad es un concepto importante en la teoría ecológica y en sus aplicaciones y, a la vez, es un concepto difícil de definir. Tras más de cien años de estudios sobre diversidad, investigadores de la relevancia de Patil y Taillie (1982) aún se plantean el problema de su definición, Hurlbert (1971) lo considera como un “non-concept”, en tanto que se comparte la idea intuitiva del mismo aunque lleno de ambigüedades. En todo caso es innegable el interés científico y social que tiene en la actualidad, el amplio uso que se hace del término y que, por otra parte, en un contexto ecológico, como afirma Magurran (1988), engloba dos componentes: variedad y abundancia relativa de las especies.

A lo largo del tiempo se han propuesto varias definiciones de diversidad.

- Pielou (1975): La diversidad ecológica es la riqueza y variedad de comunidades ecológicas naturales.
- Halffter y Ezcurra (1992): La diversidad es una medida de la heterogeneidad del sistema, es decir, de la cantidad y proporción de los diferentes elementos que contiene. Además, la diversidad es también un parámetro muy útil en el estudio, descripción y comparación de las comunidades ecológicas.
- Magurran (2004): La diversidad biológica es la variedad y abundancia de especies en una unidad de estudio definida.
- Whittaker (1972) propone separar la diversidad en tres componentes:
  - *Diversidad alfa*: es la riqueza de especies de una comunidad particular a la que consideramos homogénea.
  - *Diversidad beta*: es el grado de cambio o reemplazo en la composición de especies entre diferentes comunidades en un paisaje.
  - *Diversidad gamma*: es la riqueza de especies del conjunto de comunidades que integran un paisaje.

En esta misma línea, en el programa UNEP (United Nations Environment Programme, 1992), recogido en el *Convenio sobre Diversidad Biológica (1992)*<sup>1</sup> se afirma que la biodiversidad o diversidad biológica es la variabilidad entre los organismos vivientes de todas las fuentes incluyendo, entre otros, a los organismos terrestres, marinos y de otros ecosistemas acuáticos así como los complejos ecológicos de los que forman parte; esto incluye diversidad dentro de las especies, entre especies y diversidad de ecosistemas.

Por otra parte, la diversidad se considera por la ecología como un indicador importante de las características macroscópicas de los ecosistemas. Por eso, los ecólogos tratan de medirla utilizando fórmulas matemáticas en forma de índices que buscan medir a la vez ambos componentes: el número total de especies y las frecuencias o abundancias relativas de cada una.

---

<sup>1</sup> <http://www.cbd.int/convention/text/>

Izsák y Papp (2000) hacen una distinción entre medidas de *diversidad ecológica* y medidas de *biodiversidad*. Las medidas de diversidad ecológica (Pielou, 1975; Magurran, 1988) tienen en cuenta la *abundancia relativa* de especies. Por el contrario, las medidas de biodiversidad están basadas en las diferencias de especies, pero son insensibles a las condiciones de abundancia. El término *riqueza ecológica* hace referencia al número de las especies que integran la comunidad, en tanto que el término *abundancia* se refiere al número de individuos por especie que se encuentran en la comunidad.

Una posible clasificación de las medidas de diversidad de especies agrupa estas en tres categorías principales:

- 1.- *Índice de riqueza de especies*: Son esencialmente una medida del número de especies en una unidad de muestreo definida (Kempton, 1979).
- 2.- *Modelos de abundancia de especies*: Son los que describen la distribución de su abundancia. Van desde aquellos que representan situaciones donde hay una elevada uniformidad hasta aquellos que caracterizan los casos en los que la abundancia de especies es muy desigual (la diversidad de una comunidad puede describirse haciendo referencia al modelo que se ajusta en mayor medida a lo observado respecto a la abundancia de especies).
- 3.- *Índices basados en la abundancia proporcional de especies*: En esta categoría vienen algunos índices, como los de Shannon y Simpson, que pretenden resolver la riqueza y la uniformidad en una expresión sencilla. Proporcionan una descripción muy exacta de diversidad y dependen de algún test de ajuste. Peet (1974) los denomina índices de heterogeneidad porque consideran tanto la uniformidad como la riqueza de especies.

En general, un *índice de diversidad* es un estadístico que incorpora información sobre la *riqueza* y la *uniformidad*. A esta mezcla se le denomina con frecuencia *heterogeneidad* (Good, 1953; Hurlbert, 1971) y por la misma razón las medidas de diversidad que incorporan los dos conceptos pueden llamarse medidas de heterogeneidad.

Haciendo un repaso rápido a la bibliografía sobre diversidad se encuentra un elevado número de índices. Cada uno de estos índices intenta caracterizar la diversidad de una muestra o comunidad. Para añadir aun más confusión, un índice puede conocerse por más de un nombre y escribirse con distintas notaciones usando diversas bases logarítmicas. Magurran (1989) asegura que este gran número de índices de diversidad ha surgido porque “*durante un cierto tiempo, era una práctica habitual de los autores revisar los índices existentes, manifestar su inutilidad y rápidamente inventar un nuevo índice*”.

Magurran (1989) argumenta este hecho afirmando que se debe al hecho de que las medidas de diversidad consideran los dos factores anteriormente citados:

- *Riqueza de especies*, que se refiere al número de especies en la unidad de estudio.

- *Uniformidad*, que se refiere al nivel de igualdad en la abundancia de las especies describiendo la variabilidad en dicha abundancia de especies.

Muchas de las diferencias entre índices subyacen en el peso relativo que dan a la uniformidad y a la riqueza de especies.

Magurran (1989) asegura que una alta uniformidad, lo que ocurre cuando las especies son iguales o virtualmente iguales en abundancia, convencionalmente se equipara con una elevada diversidad. Una comunidad en la que todas las especies tienen aproximadamente el mismo número de individuos sería considerada uniforme.

La riqueza de especies proporciona una medida de diversidad mediante una expresión comprensible e instantánea, siempre que el tamaño muestral elegido para su estimación sea el adecuado. Es necesario también distinguir entre la riqueza numérica de especies (número de especies por número de individuos especificados) y la densidad de especies (número de especies por área de recolección).

Sin embargo, el gran número de índices de diversidad y modelos que van más allá de la riqueza de especies, ponen de manifiesto la importancia que muchos ecólogos confieren a la información sobre la abundancia relativa de especies.

Si se organizan las especies de una comunidad o unidad de estudio de acuerdo a sus abundancias, en orden decreciente, surgen unos patrones que pueden ser tratados y explicados a través de modelos de distribuciones de probabilidad, en otras palabras, se obtiene una curva que puede ser ajustada a un modelo de distribución. Ello ha permitido el desarrollo de los modelos de abundancia de especies, los cuales son defendidos por muchos autores, entre los que se pueden destacar a May (1975 y 1981) y Southwood (1978). Una distribución de abundancia de especies utiliza toda la información acumulada en la comunidad y es la descripción matemática más completa de los datos.

Los modelos de abundancia de especies pueden dividirse en dos categorías: los modelos estadísticos (procuran describir los patrones observados) y los modelos biológicos (intentan explicarlos).

Los llamados modelos estadísticos, tal como la serie logarítmica (Fisher *et al.*, 1943) se propusieron inicialmente como un ajuste empírico a datos observados. La ventaja de este tipo de modelos consiste en que permiten al investigador comparar objetivamente comunidades diferentes. En algunos casos un parámetro de la distribución (como  $\alpha$  en el caso de la serie logarítmica), se puede utilizar también como un índice de diversidad.

El objetivo de los modelos biológicos es explicar, más que describir, la abundancia relativa de especies en una comunidad. Para ello es necesario predecir cómo se podría dividir el espacio de nicho disponible entre las especies constituyentes y, a continuación, preguntar si la abundancia de las especies observadas coincide con esta expectativa. La serie geométrica y el modelo del Bastón Roto son los más destacados.

Los datos de abundancia de especies frecuentemente se describen mediante una o más de una familia de distribuciones (Pielou, 1975), pero el estudio de la diversidad

de especies se realiza sobre todo a través de cuatro modelos teóricos principales: las series logarítmicas (log-series) de Fisher *et al.* (1943), el modelo log-normal (Preston, 1948), las series geométricas (Motomura, 1932) y el modelo del Bastón Roto (MacArthur, 1957). A continuación se recoge una breve introducción de los mismos.

## I.2.- MEDIDAS DE DIVERSIDAD

### I.2.1.- MODELOS DE ABUNDANCIA

#### I.2.1.1.- MODELO DE SERIE LOGARÍTMICA

El modelo de la serie logarítmica de Fisher (Fisher *et al.*, 1943) representó el primer intento de describir matemáticamente la relación entre el número de especies ( $S$ ) y el número de individuos que representan a cada una de ellas.

Su amplia utilización, sobre todo en la investigación entomológica, ha conducido a un examen exhaustivo de sus propiedades (Taylor, 1978), así como a la especulación sobre su significado biológico.

El modelo de serie geométrica,  $\{\alpha x^n/n\}_{n=1}^{\infty}$ , asocia cada elemento de la serie al número esperado de especies con  $n$  individuos en el hábitat bajo estudio (Fisher *et al.*, 1943; Poole, 1974), es decir,

- $\alpha x$  - es el número esperado de especies con un único individuo
- $\alpha x^2/2$  - es el número esperado de especies con dos individuos
- ....

De forma que tanto  $\alpha$  como  $x$  son constantes, con  $0 < x < 1$ . Cuando  $x$  se acerca a 1,  $\alpha$  representa el número de especies sumamente raras, donde sólo se espera observar a un individuo. El número esperado de especies será mayor en la clase de abundancia menor (la que tenga un sólo individuo) y disminuirá a partir de entonces.

El número total de especies,  $S$ , se obtiene sumando todos los términos de la serie y puede reducirse a la siguiente ecuación:

$$S = \alpha[-\ln(1-x)]$$

$x$  se estima a partir de la solución iterativa de:

$$S/N = [(1-x)/x] \cdot [-\ln(1-x)]$$

donde  $N = \frac{n}{1-x}$  es el número total de individuos. Generalmente  $0.9 < x < 1$ . Si la relación es  $N/S > 20$  entonces  $x > 0.99$  (Poole, 1974).

Dos parámetros,  $\alpha$  y  $N$  resumen la distribución completamente y están relacionados mediante:

$$S = \alpha \ln \left( 1 + \frac{N}{\alpha} \right)$$

Uno de sus parámetros,  $\alpha$ , se ha propuesto como una medida de diversidad informativa y robusta, como se recoge más adelante y puede obtenerse a partir de la ecuación:

$$\alpha = \frac{N(1-x)}{x}$$

La relevancia del modelo de las series logarítmicas, reside en que es capaz de predecir la cantidad de especies en una muestra, conociendo la cantidad de individuos que tiene cada especie en la muestra y sumando los individuos de todas las especies, como una función del tamaño total de la muestra.

Williams (1944) señala algunos aspectos importantes de esta serie: en primer lugar que la serie es convergente, y en segundo lugar que el número total de especies y el número total de individuos son finitos incluso para una cantidad infinita de términos de la serie.

#### 1.2.1.2.- MODELO DE NORMAL LOGARÍTMICA

Los trabajos de Preston (1948, 1962) demostraron que, aunque el modelo de Fisher era esencialmente correcto, el supuesto de que la abundancia media es una característica fija en cada especie, era innecesariamente restrictivo (Halfpter y Ezcurra, 1992). El supuesto de Fisher implica que la cantidad de recursos que conquista inicialmente una especie en una comunidad permanece constante a lo largo del tiempo evolutivo, aunque nuevos competidores le disputen su nicho ecológico.

En contraposición, Preston partió de un supuesto mucho menos restrictivo, basado en un razonamiento estrictamente demográfico. Así el logaritmo de la abundancia de una especie en una comunidad depende del logaritmo de la abundancia inicial y de las variaciones en su tasa real de crecimiento a lo largo del tiempo (Halfpter y Ezcurra, 1992).

Halfpter y Ezcurra (1992) definen la tasa instantánea de crecimiento de una población  $r(t)$  como el cambio en el número de individuos por unidad de tiempo y por individuo ya existente:

$$r(t) = \frac{1}{N(t)} \frac{\partial N(t)}{\partial t} \quad (1)$$

Recordando que  $\frac{\partial \ln x}{\partial t} = \frac{1}{x}$  podemos reescribir la ecuación (1) como:

$$r(t) = \frac{\partial \ln N(t)}{\partial t} \quad (2)$$

Integrando, se obtiene que:

$$\ln N(t) = \ln N(0) + \int r(t') dt' \quad (3)$$

La ecuación (3) señala que el logaritmo de la abundancia de una especie en una comunidad depende del logaritmo de la abundancia inicial  $N(0)$ , y de las variaciones en su tasa real de crecimiento a lo largo del tiempo.

Preston infirió que si una especie se encuentra en equilibrio con su medio, las tasas reales de crecimiento oscilarán aleatoriamente, a veces incrementando la población cuando ocurren periodos favorables, y a veces disminuyendo sus densidades cuando ocurren periodos desfavorables. Por lo tanto, la integral de las tasas de crecimiento en la ecuación (3) será la suma de variables aleatorias. De acuerdo con el Teorema Central del Límite, el logaritmo del número de individuos tendrá una variación Gaussiana a lo largo del tiempo.

El corolario que obtuvo Preston fue que si la distribución del logaritmo de las abundancias de una especie varía de forma Gaussiana a lo largo del tiempo, entonces, en un tiempo dado, la distribución del logaritmo de las abundancias de varias especies en un solo tiempo y lugar también debe variar normalmente. Es decir, que en un instante dado habrá algunas especies que se presenten en grandes abundancias, y otras que lo hagan en cantidades mucho más bajas, pero el logaritmo de sus abundancias tendrá una distribución normal (Halffter y Ezcurra, 1992).

Preston dibujó la abundancia de especies usando el logaritmo en base dos, y llamó a las clases resultantes *octavas*. Estas octavas representan la abundancia de especies duplicada. De esta manera el eje de abscisas se convierte simplemente en una escala de "octavas", pero esta elección de la unidad es arbitraria. No es necesario utilizar el logaritmo en base dos, y cualquier base logarítmica es válida. Dos alternativas comunes son el logaritmo en base tres y el logaritmo decimal. May (1975) realiza una discusión cuidadosa del modelo.

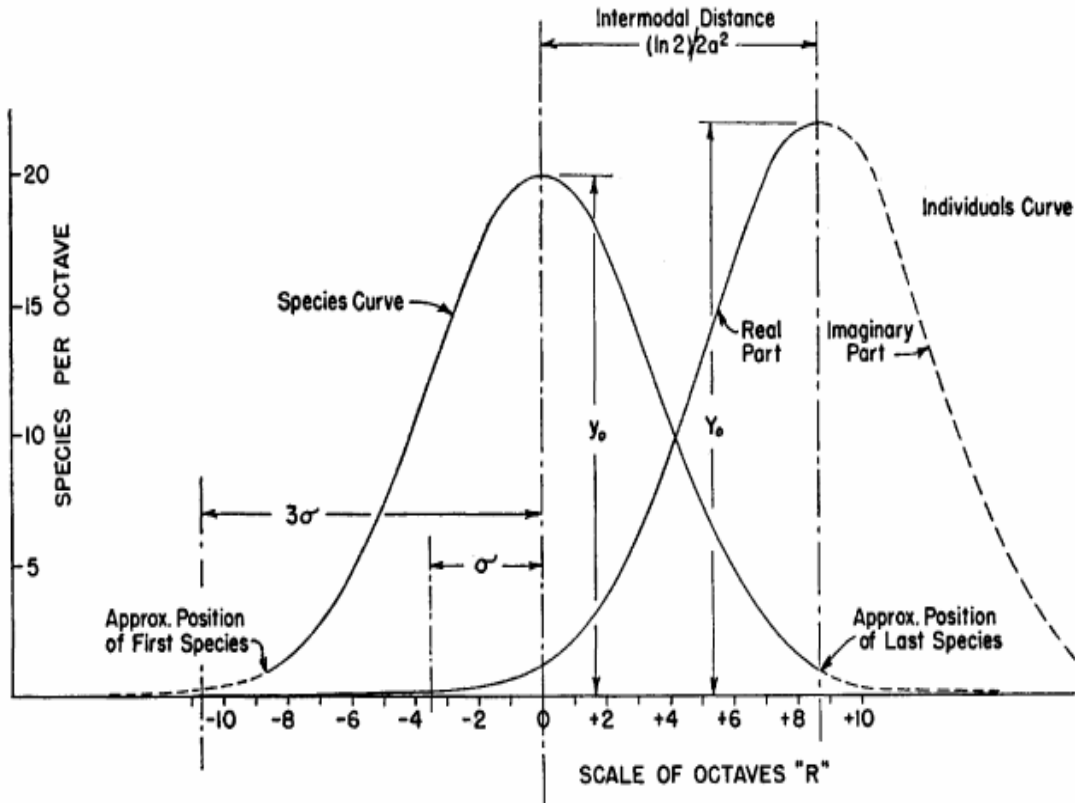
El modelo de Preston, conocido como el modelo log-normal, predice que la cantidad de especies presentes en una comunidad tendrá una relación Gaussiana o Normal en el logaritmo de sus abundancias (Halffter y Ezcurra, 1992).

Preston (1948) expresa el modelo log-normal de la forma:

$$y = y_0 \exp(-a^2 R^2)$$

donde  $y$  es el número de especies en la  $R$ -ésima octava (clase) a la derecha, y a la izquierda, de la curva simétrica (moda),  $y_0$  es el número de especies en la octava modal;  $a^2 = \frac{1}{2\sigma^2}$  es la amplitud inversa de la distribución, siendo  $a$  una constante arbitraria y  $\sigma$  la desviación estándar logarítmica.





**Figura 1.** La curva de especies se extiende infinitamente, tanto a izquierda como a derecha, y las "colas" están muy cerca del eje *R* como asíntota. El área bajo la curva, o la integral de la curva, representa el número de especies que se han acumulado, al pasar de menos infinito a cualquier punto dado. Esta área es al principio tan pequeña que hasta que no estemos aproximadamente a 9 octavas de la moda no hemos acumulado suficiente área para corresponder a la misma especie. Este es el comienzo de distribución real. A medida que continuamos a la derecha vamos acumulando especies rápidamente, luego pasaremos por la moda tras ella vamos acumulando especies lentamente. Finalmente llegamos a un punto cerca de 9 octavas hacia la derecha de modo que el área restante es apenas suficiente para mantener una especie más (Preston, 1962).

Una de las consecuencias más importantes del modelo log-normal de Preston es que, al igual que el modelo de la serie logarítmica de Fisher, es capaz de describir la cantidad de especies que se encuentran en un área, conociendo la cantidad de individuos en el total de la muestra. Pero a diferencia del modelo de Fisher, que define un rango muy amplio de curvas de especie-área, el modelo de Preston define una relación del tipo:

$$S = kA^z$$

donde *k* es una constante que depende de la unidad utilizada para la medición de área, *z* es la pendiente de la curva que se obtiene al representar gráficamente el logaritmo del número de especies de una muestra frente a su tamaño, *S* es el número de especies y *A* es el área del hábitat. Para el caso de comunidades con distribución de abundancias de tipo log-normal, Preston demostró que el valor del exponente *z* debería estar cerca de 0.23 en muestras relativamente grandes y que tomará un valor algo mayor en muestras

pequeñas (May, 1975). Pero la ecuación anterior puede linealizarse tomando logaritmos, de forma que:

$$\ln S = \ln k + z \ln A$$

Es decir, que la relación entre el logaritmo del área y el logaritmo del número de especies para muestras de distintos tamaños debería dar una recta con pendiente aproximada de 0.23 y una pendiente algo mayor en datos de comunidades muy pobres en especies. Si no ocurriera así, deberíamos rechazar el modelo de log-normal de Preston como modelo subyacente en los patrones de abundancia y rareza de las especies biológicas (Halffter y Ezcurra, 1992).

### I.2.1.3.- MODELO DE SERIE GEOMÉTRICA

La serie geométrica, o también llamada hipótesis del nicho preferencial (niche pre-emption hypothesis), se aplica con mayor frecuencia en ambientes pobres en especies.

Se considera una situación en la que la especie dominante tiene prioridad sobre una porción  $k$  de ciertos recursos limitados, la segunda especie en dominancia explota una misma porción  $k$  de los recursos restantes y así sucesivamente hasta que todas las especies ( $S$ ) se han acomodado. La abundancia de cada especie se supone que es proporcional al total de los recursos que pueden utilizarse (Magurran, 1989).

Como la relación de la abundancia de cada especie respecto a la abundancia de su predecesora es constante, la serie aparece como una línea recta si la representamos sobre un gráfico logarítmico de rango/abundancia Pielou (1975) y Magurran (1988).

La expresión que toma el modelo de la serie geométrica es el siguiente (Magurran, 1989):

$$n_i = NC_k k(1-k)^{i-1}$$

donde

- $k$  : proporción del espacio de nicho disponible o recursos que cada especie ocupa.
- $n_i$  : número de individuos de la especie que ocupa la  $i$ -ésima posición en abundancia.
- $N$ : número total de individuos.
- $C_k = \left[1 - (1-k)^S\right]^{-1}$  es una constante que asegura que  $\sum_{i=1}^S n_i = N$ .

### I.2.1.4.- MODELO DEL BASTÓN ROTO

Este modelo fue propuesto por MacArthur (1957), basándose en observaciones de la abundancia de especies de pájaros.

El modelo del Bastón Roto se escribe convencionalmente en términos de categorías ordenadas según su abundancia, y el número de individuos en la  $i$ -ésima categoría más abundante de las  $S$  especies ( $N_i$ ) con  $i = 1, 2, \dots, S$ , se obtiene de la expresión:

$$N_i = \frac{N}{S} \sum_{n=i}^S \frac{1}{n}$$

donde:

- $N$ : número total de individuos.
- $S$ : número total de especies.

Webb (1974) y May (1975) expresan el modelo del Bastón Roto en términos de una distribución típica de abundancia de especies como:

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

donde

- $S(n)$ : número de especies esperadas en la clase de abundancia que presenta  $n$  individuos.
- $S$ : número de especies en la muestra.
- $N$ : número total de individuos en la muestra ( $N \geq 1$ ).
- $n$ : número de individuos para una especie en particular.

Para el desarrollo del modelo, se organiza la información de la misma forma que para los modelos logaritmico y lognormal. Se comienza a estimar cada una de las especies esperadas con  $n = 1$  individuo,  $n = 2$  individuos y así sucesivamente, hasta la especie con mayor abundancia. Los valores esperados en cada clase de abundancia de especies, se organizan en forma similar que para la serie logarítmica.

Finalmente, se realiza una prueba de bondad de ajuste de  $\chi^2$  para un nivel de confianza  $1 - \alpha$  dado, cuyos grados de libertad son el número de clases de abundancia de especies menos uno.

En la descripción que plantea MacArthur (1957) del modelo del Bastón Roto, parte de un bastón de longitud unidad que se rompe simultáneamente en  $S$  trozos de longitudes aleatorias y cuyos tamaños resultantes son proporcionales a las abundancias relativas de especies. Por esta razón se da al modelo el nombre de Bastón Roto.

Pielou (1975) deduce el número medio de trozos en el modelo del Bastón Roto, a partir de un desarrollo realizado por Whitworth (1934). De esta manera demuestra que el tamaño esperado del  $i$ -ésimo segmento más grande puede ser calculado como:

$$E[L_i] = \frac{1}{S} \sum_{j=0}^{i-1} \frac{1}{S-j}$$

El modelo del Bastón Roto se desarrollará con más detenimiento en el Capítulo II.

### I.2.1.5.- EL MODELO DE PIELOU

El modelo de Pielou es un modelo de la abundancia de especies en un hábitat, que se centra en la probabilidad de encontrar un individuo de cada especie.

Para el modelo de Pielou la probabilidad de encontrar un individuo de la especie  $i$  en el hábitat de estudio es  $p_i = \frac{1}{S} \sum_{k=0}^{S-i} \frac{1}{S-k}$ , siendo  $S$  el número de especies y  $0 \leq p_i \leq 1$ ,  $\forall i = 1, 2, \dots, S$  y  $\sum_{i=1}^S p_i = 1$ ,  $p_i \geq p_j$ ,  $\forall i \leq j$ , con  $i, j = 1, 2, \dots, S$ .

En el modelo de Pielou las especies serán ordenadas en orden descendente de abundancia, es decir, este modelo se describe de forma contraria que el modelo del Bastón Roto.

Este modelo se desarrollará con más detenimiento en el Capítulo III.

### I.2.1.6.- EL MODELO DE SUGIHARA

Consideremos un segmento de longitud unidad, que se rompe en dos fragmentos en un lugar aleatorio. Elegimos ahora uno de estos dos fragmentos de forma aleatoria y se rompe por un lugar tomado de nuevo al azar. Ahora uno de los tres fragmentos resultantes es de nuevo elegido al azar y otra vez roto por un lugar aleatorio. Se repite así el proceso hasta que haya  $S$  fragmentos cuyos tamaños  $p_i$  se supone que representan las abundancias relativas de especies  $\pi_i$ . Este modelo puede representarse como sigue:

Llamaremos  $p^{(k)}$  al vector de los tamaños de los fragmentos de  $k$  roturas. Su dimensión será  $k+1$  con  $p^{(0)} = \{1\}$

$$p^{(k)} = \{p_1^{(k)}, p_2^{(k)}, \dots, p_{k+1}^{(k)}\}$$

donde  $p_i^{(k)}$  denota el  $i$ -ésimo tamaño de fragmento ordenado después de  $k$  roturas con  $p_1^{(k)} > p_2^{(k)} > \dots > p_{k+1}^{(k)}$ .

Supongamos ahora que se han hecho  $k-1$  roturas obteniéndose  $k$  fragmentos con tamaños  $p_1^{(k-1)}, p_2^{(k-1)}, \dots, p_k^{(k-1)}$ .

Para hacer la rotura  $k$ -ésima se elige al azar uno de los  $k$  fragmentos anteriores. Supongamos que se elige al  $j$ -ésimo fragmento ordenado y que notaremos  $j(k)$ . Este fragmento, de tamaño  $p_{j(k)}^{(k-1)}$ , se rompe en la razón  $U_k : (1-U_k)$ , obteniéndose dos trozos de tamaños  $U_k p_{j(k)}^{(k-1)}$  y  $(1-U_k) p_{j(k)}^{(k-1)}$ . Los  $k+1$  fragmentos después de la rotura  $k$ -ésima se ordenan proporcionando el vector  $p^{(k)}$ .

Sugihara supone que los  $U_k$  serán realizaciones independientes de una variable aleatoria común  $U$ .

Después de  $S-1$  rupturas la unidad inicial está descompuesta en  $S$  fragmentos y el vector  $p^{(S-1)}$  contiene  $S$  elementos que proporcionan la abundancia relativa de las especies. Para este caso especial se escribe  $p^{(S-1)}$  como  $p$ , con  $p^{(S-1)} \equiv p = \{p_1, p_2, \dots, p_S\}$ .

Baczkowski (1997) construye el siguiente algoritmo sobre el modelo de Sugihara.

- 1.- Se parte de  $p_1^{(0)} = 1$
- 2.- Desde  $k=1$  hasta  $k = S-1$ 
  - Seleccionar un entero  $j(k)$  a partir de los valores de  $k$ ,  $\{1, 2, \dots, k\}$ .
  - Seleccionar un valor  $U_k$  del intervalo  $[0,1]$
  - Dividir los fragmentos  $j(k)$  con  $p_{j(k)}^{(k)} = U_k p_{j(k)}^{(k-1)}$  ;  
 $p_{j(k+1)}^{(k)} = (1 - U_k) p_{j(k)}^{(k-1)}$
  - Dejar aparte el resto de los fragmentos con  $p_i^{(k)} = p_i^{(k-1)} \quad \forall i \neq j(k)$
  - Ordenar los  $k+1$  valores  $\{p_1^{(k)}, p_2^{(k)}, \dots, p_{k+1}^{(k)}\}$
  - Continuar

#### I.2.1.7.- EL MODELO DE ENGEN

Engen (1977) propuso un modelo para estimar las abundancias relativas. Supone que las abundancias relativas de una población de  $S$  especies ( $p_1, p_2, \dots, p_S$ ) sigue una distribución de Dirichlet.

$$f(p_1, p_2, \dots, p_S) \propto (p_1 p_2 \dots p_S)^{l-1}$$

Si  $v_1, v_2, \dots, v_S$  representan los valores ordenados de mayor a menor de esta distribución, se puede escribir:

$$E[v_i] = \frac{l+1}{lS} \prod_{j=0}^{i-1} \left[ 1 + \frac{1}{l(S-j)} \right]^{-1} \quad \text{con } i=1,2,\dots,S$$

donde  $l$  es un parámetro que se elige en función de la uniformidad de la abundancia relativa. Las correspondientes abundancias teóricas,  $\pi_i$ , pueden ser igual a  $E[v_i]$ .

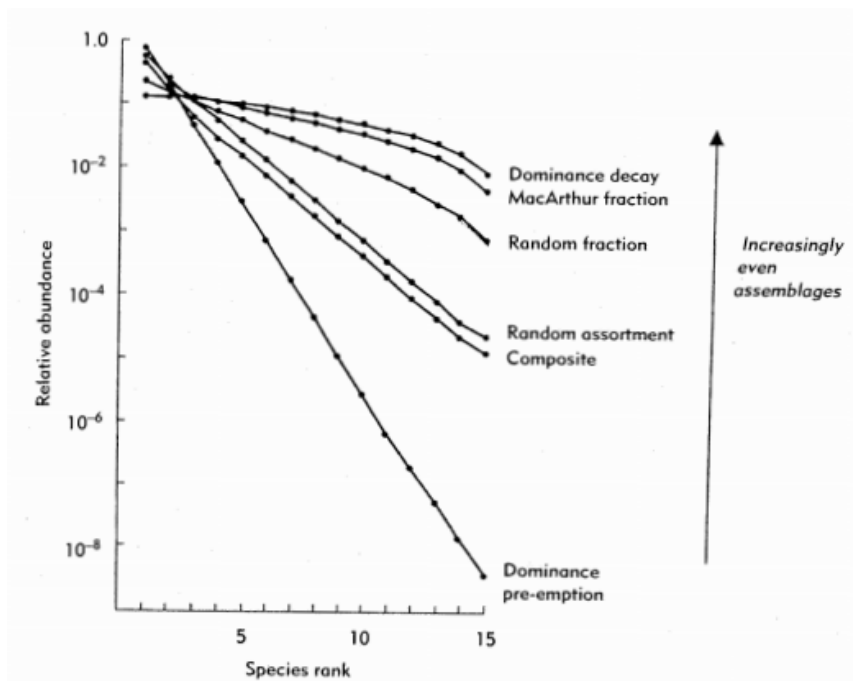
I.2.1.8.- OTROS MODELOS

*I.2.1.8.1.- Los modelos de Tokeshi*

Tokeshi (1990, 1996) desarrolló nuevos modelos de división del espacio. Dichos modelos son: dominance pre-emption, random fraction, power fraction, MacArthur fraction, y dominante decay. Cada uno de ellos propone la hipótesis de que la fracción del nicho ocupada por una especie es proporcional a su abundancia. El espacio del nicho se divide de forma secuencial entre las especies que forman la comunidad. En todos los casos los modelos aceptan que el lugar objetivo se reparta al azar. Las diferencias entre los modelos están en la forma de seleccionar el espacio objetivo. Dado que no existe una traducción oficial de estos términos al castellano, optamos por mantener la denominación original.

1.- Dominance pre-emption

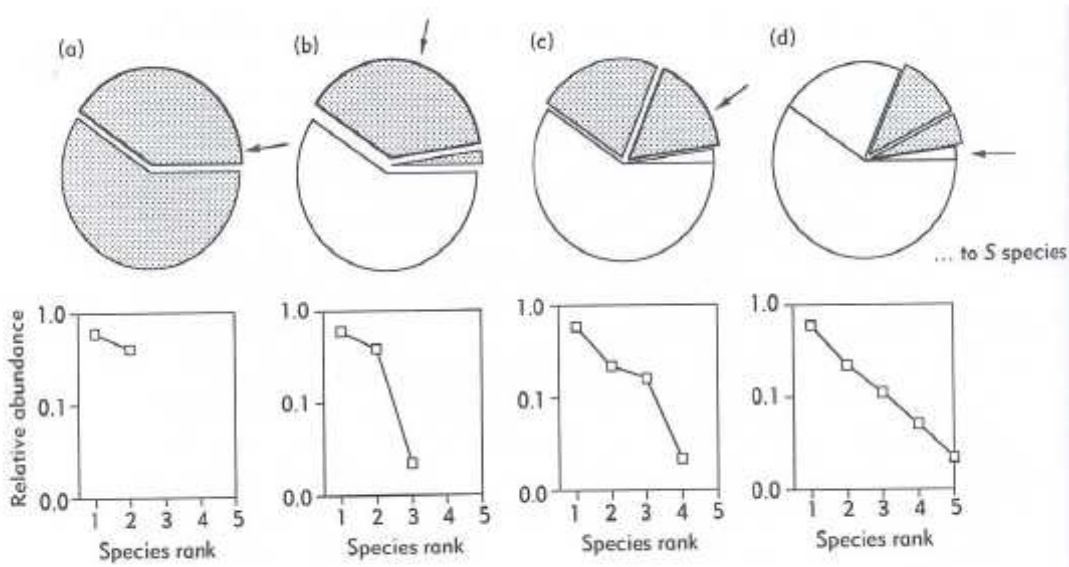
Este modelo asume que cada especie por su parte se adelanta más de la mitad del espacio de lugar restante y es así dominante sobre todas las especies restantes combinadas (Tokeshi, 1990). La proporción del espacio disponible ocupado por cada colonización sucesiva de especies es asignada al azar entre 0.5 y 1. Este modelo es conceptualmente similar a la serie geométrica y producirá una distribución similar de abundancia de especies cuando  $k = 0.75$  (siendo  $k$  la proporción de los recursos limitados de la serie geométrica). Aunque al principio se formula para describir un proceso de relleno del espacio (Tokeshi, 1990), este modelo también puede aplicarse a la fragmentación del espacio (Tokeshi, 1993, 1999). En el último caso, los nuevos colonos subdividen el lugar que ocupan las especies menos abundantes. Los modelos de la serie geométrica y el dominance pre-emption representan a las comunidades que son menos probables encontrar en la naturaleza. La Figura 2 ilustra el modelo de abundancia relativa producida por éste y algunos otros modelos de Tokeshi.



**Figura 2.** El patrón de la abundancia relativa mostrado por una selección de los modelos de Tokeshi de reparto de espacio (Magurran, 2004).

2.- Random fraction

Fue concebido por Tokeshi (1990) como un modelo secuencial de fractura en el que el espacio disponible se divide inicialmente, al azar, en dos pedazos. Uno de estos pedazos se selecciona al azar para la segunda división y este proceso continúa hasta que se acomodan todas las especies (Figura 3).



**Figura 3.** Ilustración del modelo random fraction de Tokeshi. Los gráficos de rango/abundancia ilustran la abundancia relativa de especies producidas después de cada división (Magurran, 2004).

3.- Power fraction

La mayoría de modelos de reparto del espacio son apropiados para las comunidades pequeñas de especies relacionadas. El modelo power fraction de Tokeshi (1996) es una excepción que es aplicable a las comunidades ricas en especies. Al igual que el modelo random fraction se prevé que el espacio del lugar es inicialmente subdividido al azar.

En este modelo, la probabilidad de que un espacio sea ocupado por una especie de invasión es una función de su tamaño ( $x$ ), cuando el tamaño se ha elevado a la potencia  $K$  (ésto es  $x^K$  donde  $K$  toma valores de 0 a 1).

4.- MacArthur fraction model

Una preocupación sobre el modelo del Bastón Roto es la manera poco realista en la que se dividen simultáneamente los espacios. Tokeshi (1990, 1993) modificó el proceso de la fragmentación del espacio en una forma secuencial.

El énfasis sobre la división secuencial del espacio también destaca la relación entre este modelo y otros modelos de reparto. Tanto el modelo fraction de MacArthur

como el modelo del Bastón Roto conducen al mismo resultado, en términos de la distribución de abundancia de especies citada.

En el fraction model de MacArthur la probabilidad de que un espacio sea dividido se relaciona con su tamaño. Así, los lugares más grandes tienen más probabilidad de ser subdivididos por un ataque de especies invasoras. Este proceso es sólo favorable en comunidades pequeñas con especies taxonómicas relacionadas. El fraction model de MacArthur es un caso especial del modelo power fraction.

#### 5.- Dominance decay model

En el modelo dominance decay de Tokeshi los tamaños de los fragmentos resultantes son escogidos al azar. Si el espacio más grande siempre se divide de un modo fijo, este modelo sería el inverso de la serie geométrica.

#### 6.- Random assortment model

Tokeshi indicó que puede haber situaciones donde la abundancia de especies en una comunidad varíe independientemente una de otra. Tokeshi (1993) señala que este modelo se comporta como un análogo estocástico del modelo de serie geométrica en la que  $k = 0.5$ , y que es similar en espíritu al modelo neutro de Caswell (1976), que también asumen que la abundancia de diferentes especies son independientes unas de otras.

#### 7.- Composite model

Los modelos precedentes tienen cada uno asumido que el reparto del espacio puede explicarse según una única regla. Ésto puede representar una simplificación excesiva ya que dos o más procesos bien podrían estar igualmente implicados. Tokeshi (1990) formuló así su composite model. Se acepta que la competición ocurre con mayor probabilidad entre las especies abundantes y que estas, por lo tanto, dividirían el espacio disponible de acuerdo a uno de los modelos de división de lugar (dominance pre-emption model, random fraction, power fraction, Macarthur fraction o dominance decay). Las especies restantes, raras, podrían ubicarse en lugares sobre la base de la mezcla arbitraria. Una complicación potencial es saber dónde fijar el límite entre las especies más abundantes y las menos abundantes. El criterio del cuartil de rareza de Gaston (1994) (que se explica en el Apartado I.2.2. de este Capítulo) es una solución. Otra es decidir qué argumentos de división del espacio se debieran probar. También es posible ampliar el modelo para acomodar más de dos procesos de subdivisión del espacio (Tokeshi, 1999).

#### *1.2.1.8.2.- El modelo dinámico de Hughes*

El interés de Hughes (1984, 1986) sobre el modelo normal logarítmico lo condujo a inventar su propio modelo dinámico. Este modelo invoca la competición como el mecanismo de orden, y fue desarrollado para explicar el modelo de abundancia



de especies que surge en comunidades marinas. Estas comunidades frecuentemente tienen más abundancia de especies que la prevista por la distribución de la serie logarítmica, pero tiene muy pocas especies raras como para producir el modelo que define la distribución normal logarítmica.

Inspeccionando visualmente graficas de rango/abundancia de 222 comunidades de animales y de plantas, Hughes concluyó que este modelo dinámico predice modelos de abundancia de especies con más eficacia que la distribución normal logarítmica o que la serie logarítmica.

El modelo neutro de Hubbell (2001) hace un número de suposiciones paralelas. Ambos incorporan procesos de nacimiento y de muerte. El modelo de Hughes es más complejo y específico que el de Hubbell y, sin embargo, hasta el momento ha tenido poca relevancia.

### ***1.2.1.8.3.- El modelo neutro de Caswell***

El modelo de Caswell (1976) fue conocido por su enfoque innovador al análisis de la estructura de la comunidad. En esencia el modelo examina lo que los modelos de abundancia de especies en una comunidad llegarían a ser si todas las interacciones biológicas se eliminan. La desviación estadística,  $V$ , se puede utilizar para comparar la diversidad observada ( $H$ ) con la diversidad esperada por el modelo neutro  $E(H)$ .

$$V = \frac{[H - E(H)]}{SD(H)}$$

$H$  es el índice de diversidad de Shannon y  $SD(H)$  es la desviación típica de diversidad. Así,  $V$  es una variable aleatoria con esperanza cero y varianza uno. Valores de  $V > 2$  o  $V < -2$  indican una salida significativa de la neutralidad (Clarke y Warwick 2001 a). Goldman y Lambshead (1989) proporcionan un programa para calcular  $V$ . Aunque  $V$  a veces se trata como una medida de tensión ambiental, debe aplicarse con precaución (Platt y Lambshead, 1985; Lambshead y Platt, 1988). Dadas las complejas relaciones entre la riqueza y la uniformidad en la naturaleza,  $V$  será útil como medida de alteración cuando los datos de control en comunidades inalterables están disponibles como una cota de referencia. Además, Hayek y Buzas (1997) aseguran que para valores razonablemente grandes de  $S$  y de  $N$ , el valor esperado de  $H$  generado por el modelo neutro se parece a aquellos pronosticados por el modelo de la serie logarítmica.

Caswell (1976) proporcionó un juego de resultados donde  $E(H)$  se presenta en una lista para varios valores del tamaño muestral y del número de especies. Utilizando estos valores, es posible interpolar el correspondiente a  $E(H)$  (Tabla 1).

	<i>n</i>					
	25	50	100	200	400	800
<i>S</i> = 5	1.217	1.084	0.973	0.880	0.802	0.737
	0.756	0.673	0.604	0.547	0.499	0.458
<i>S</i> = 10	2.016	1.825	1.660	1.520	1.402	1.301
	0.876	0.793	0.721	0.660	0.609	0.565
<i>S</i> = 20	2.917	2.681	2.469	2.285	2.127	1.992
	0.974	0.895	0.824	0.763	0.710	0.665
<i>S</i> = 30	-	3.217	2.982	2.774	2.594	2.440
		0.946	0.887	0.816	0.763	0.717
<i>S</i> = 40	-	3.607	3.359	3.135	2.940	2.773
		0.978	0.911	0.850	0.797	0.752
<i>S</i> = 50	-	-	3.657	3.423	3.216	3.038
			0.935	0.875	0.822	0.777

**Tabla 1.** Valores esperados de *H* (cifra superior) y *J* (cifra inferior), condicionada por el modelo neutro, en muestras de *n* individuos que contienen *S* especies (Caswell, 1976).

#### I.2.1.8.4.- La teoría neutra de Hubbell

En un modelo neutro los organismos en la comunidad son esencialmente idénticos en sus probabilidades de nacer, morir, la migración y la especiación (proceso evolutivo por el que surgen nuevas especies biológicas). Esta neutralidad se define al nivel individual, no al nivel de especie. La teoría neutral examina las consecuencias de asumir que el cambio de la comunidad y de la población surge sólo por el flujo ecológico, la dispersión estocástica pero limitada, y la especiación al azar.

El modelo de Hubbell (Hubbell, 2001) hace la suposición de que las comunidades siempre están saturadas con individuos, y que hay una relación fija entre *N* y el área (*A*). Ningún individuo nuevo puede añadirse por nacimiento o por inmigración hasta que la muerte haya reducido el valor de *N*. La abundancia relativa de cada especie en una comunidad local está relacionada con su abundancia en la comunidad; la abundancia de especies en la comunidad está formada por la evolución de las especies.

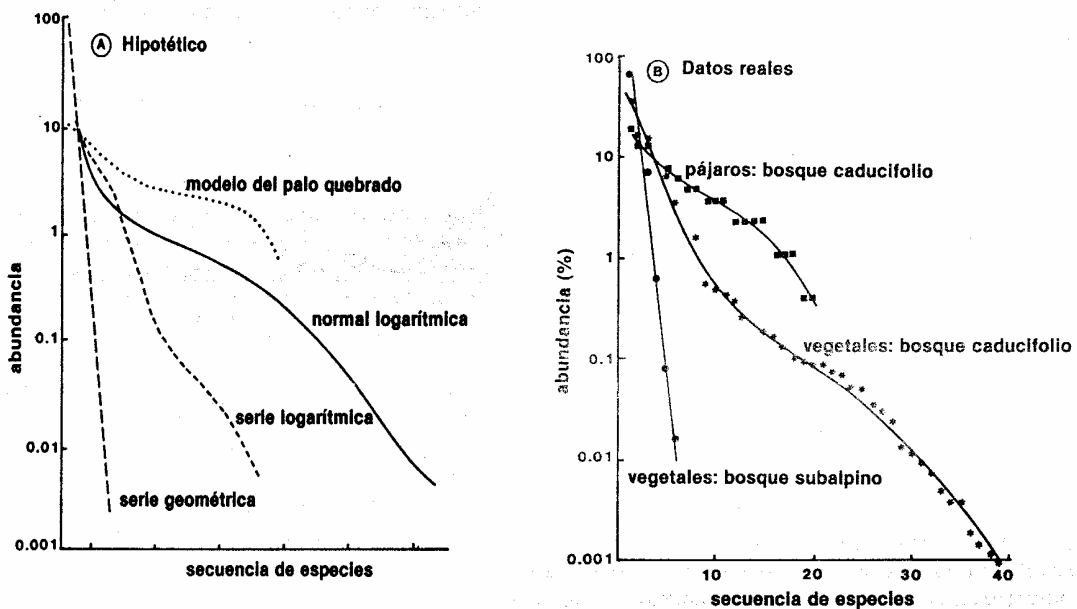
#### I.2.1.9.- COMPARACIÓN ENTRE LOS MODELOS DE DISTRIBUCIÓN

Las representaciones de rango/abundancia son sólo un método de presentar los datos de abundancia de especies (May, 1975). Cuando se representa un gráfico rango/abundancia (se ordenan las especies de más a menos abundantes a lo largo del eje horizontal). Sus abundancias se suelen presentar en un formato de logaritmo decimal (sobre el eje de ordenadas). Además, y para facilitar la comparación entre diferentes conjuntos de datos o comunidades, se utilizan frecuentemente porcentajes de abundancias. Esto quiere decir que la abundancia de todas las especies juntas se designa como 1.0 o el 100 % y que la abundancia relativa de cada especie se expresa como una

proporción o porcentaje del total. Krebs (1999) recomienda que estos gráficos sean llamados gráficos de Whittaker en honor de su inventor (Whittaker, 1965).

Una ventaja de un gráfico de rango/abundancia es que se muestran claramente los modelos que contrastan la riqueza de especie. Otra ventaja es que cuando hay pocas especies, toda la información que concierne a su abundancia relativa es visible, mientras que sería ineficaz en un formato de histograma (Wilson, 1991). Además, el gráfico rango/abundancia pone de relieve las diferencias de uniformidad entre las comunidades (Nee *et al.*, 1992; Tokeshi, 1993; Smith y Wilson, 1996).

Se observa una progresión desde la serie geométrica, en la que unas pocas especies son dominantes y las restantes muy raras; pasando por la serie logarítmica y la distribución log-normal, en las que las especies con abundancias intermedias son las más comunes hasta el modelo del Bastón Roto en el que casi todas las especies son igualmente abundantes (Figura 4) (Magurran, 1989).



**Figura 4.** Representación de los rangos de abundancia ilustrando la forma típica de los cuatro modelos de abundancia de especies: serie geométrica, serie logarítmica, normal logarítmica y el modelo del Bastón Roto. En estos gráficos la abundancia de cada especie se representa en una escala logarítmica frente al rango que ocupa la especie, ordenadas desde la especie más abundante a la menos abundante) (Magurran, 1989).

Cada modelo tiene una forma característica de gráfico cartesiano rango/abundancia (en el eje de abscisas se ordenan las especies en orden decreciente de abundancia, y en el eje de ordenadas se indica la proporción de individuos de cada especie).

- La serie geométrica aparece como una línea recta con pronunciado gradiente.
- También la serie logarítmica tiene un gradiente pronunciado, pero la curva es sólo aproximadamente lineal.
- La distribución normal logarítmica produce una curva sigmoidea.
- El modelo del Bastón Roto produce la curva más plana.

La forma de una gráfica de rango/abundancia se utiliza con frecuencia para deducir cuál de los modelos de abundancia de especies describe mejor los datos. Las graficas empinadas indican comunidades con alta dominancia, mientras pendientes con poca inclinación implican alta uniformidad, coherente con la normal logarítmica o el modelo del Bastón Roto.

Aunque este método de representación es muy utilizado en los estudios de diversidad, la inspección de las representaciones de rango/abundancia no constituye una guía mecánica y segura que proporcione el modelo que mejor describe los datos. Para estar seguros es necesario realizar formalmente las pruebas matemáticas que se describen a continuación (Magurran, 1989).

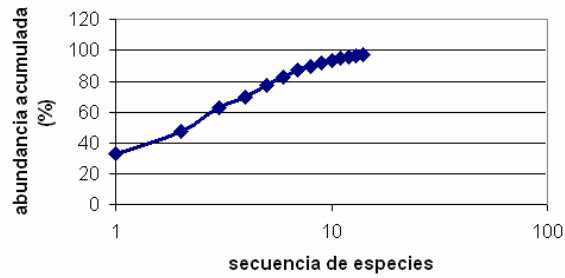
### I.2.1.10- REPRESENTACIÓN GRÁFICA DE LOS MODELOS

Las representaciones de rango/abundancia sólo son un método de presentar los datos de abundancia de especies (May, 1975) que utilizan con frecuencia los autores que investigan la serie geométrica. Los defensores de la serie logarítmica prefieren una distribución de frecuencias en la que el número de especies se represente frente al número de individuos por especie. Cuando se elige la distribución log-normal, se utiliza una representación similar a utilizada en la serie logarítmica pero con el eje de abscisas en escala logarítmica (Preston, 1962). Sin embargo, cuando se investiga bajo el modelo del Bastón Roto se adopta un diagrama rango/abundancia, en el que los rangos o categorías, pero no las abundancias están en escala logarítmica (Gráfica 1) (King, 1964). Así en el diagrama del modelo del Bastón Roto se produce la curva más plana que significa igual abundancia, en el diagrama que se obtiene mediante la serie geométrica se remarcan las especies menos dominantes y muy raras, y en la normal logarítmica se obtiene una curva normal, donde la parte superior de la “campana” recae en las especies con abundancia intermedia (Magurran, 1989).



**Gráfica 1.** Representación típica en relación al modelo del Bastón Roto. La abundancia relativa se representa en una escala lineal sobre el eje de ordenadas, mientras que la secuencia de especies se representa en el eje de abscisas en escala logarítmica (ordenadas desde la especie más abundante a la menos). Los datos fueron recolectados por Batten (1976) y registran la variedad y abundancia de especies de pájaros hallada en un bosque de abeto falso de Noruega (área de 11 ha.).

Una aportación al catálogo de métodos gráficos es el diagrama de *k*-dominancia de Platt *et al.* (1984) en el que la abundancia acumulada expresada en porcentaje se representa frente al logaritmo del rango de la serie. Se obtiene así una gráfica que es esencialmente la inversa de la que se llega con el modelo del Bastón Roto descrito en la Gráfica 1 y en el párrafo anterior (Gráfica 2).

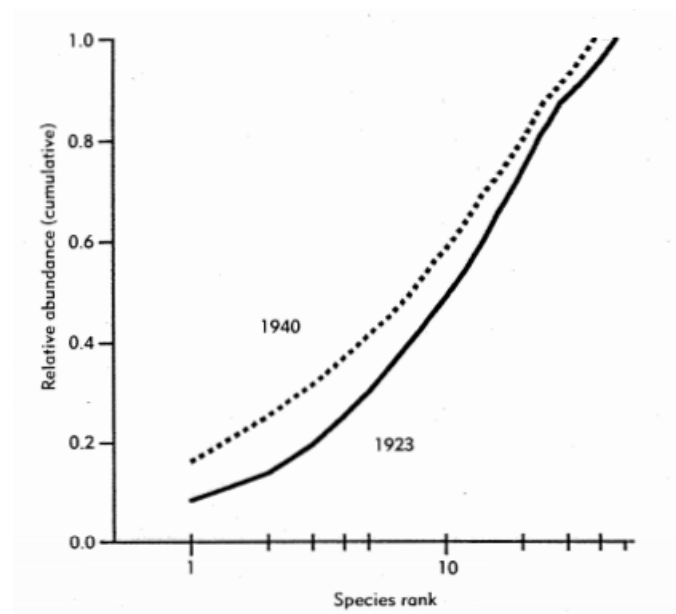


**Gráfica 2.** Diagrama de *k*-dominancia en el que el porcentaje de abundancias acumulada se representa frente al logaritmo del rango de la especie. Los datos fueron recolectados por Batten (1976) y registran la variedad y abundancia de especies de pájaros hallada en un bosque de abeto falso de Noruega (área de 11 ha.).

Platt *et al.* (1984), sostienen que la diversidad sólo puede apreciarse de forma inequívoca cuando los diagramas de *k*-dominancia de las comunidades a comparar no se superponen. En esta situación la curva inferior representa a la comunidad con mayor diversidad (Figura 5). Bajo este método gráfico las curvas más elevadas representan a las comunidades menos diversas. Si las curvas se cruzan, Platt *et al.* (1984) señalan que es imposible discriminar entre las comunidades respecto a su diversidad, al igual que sus respectivos índices de diversidad las categorizan en sentidos opuestos.

En contra de los postulados de Platt *et al.* (1984), los diagramas de diversidad de *k*-dominancia cuyas curvas se cruzan pueden ser los que provean de mayor información en aquellos casos que ilustran el cambio de dominancia relacionado con la riqueza de especies (Magurran, 1989).

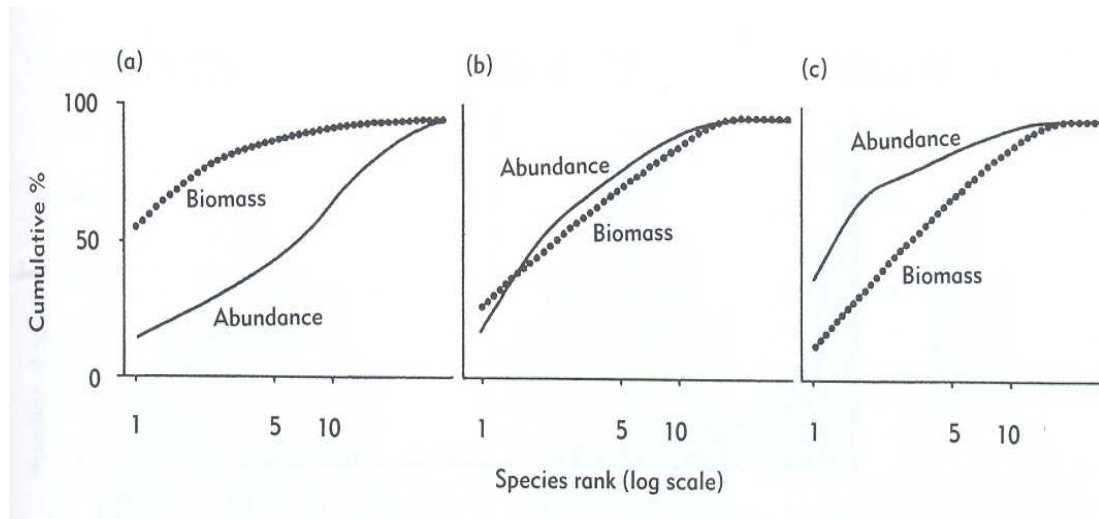
Gray (1988) critica el diagrama de *k*-dominancia ya, que depende sobre todo de la abundancia de la especie más abundante.



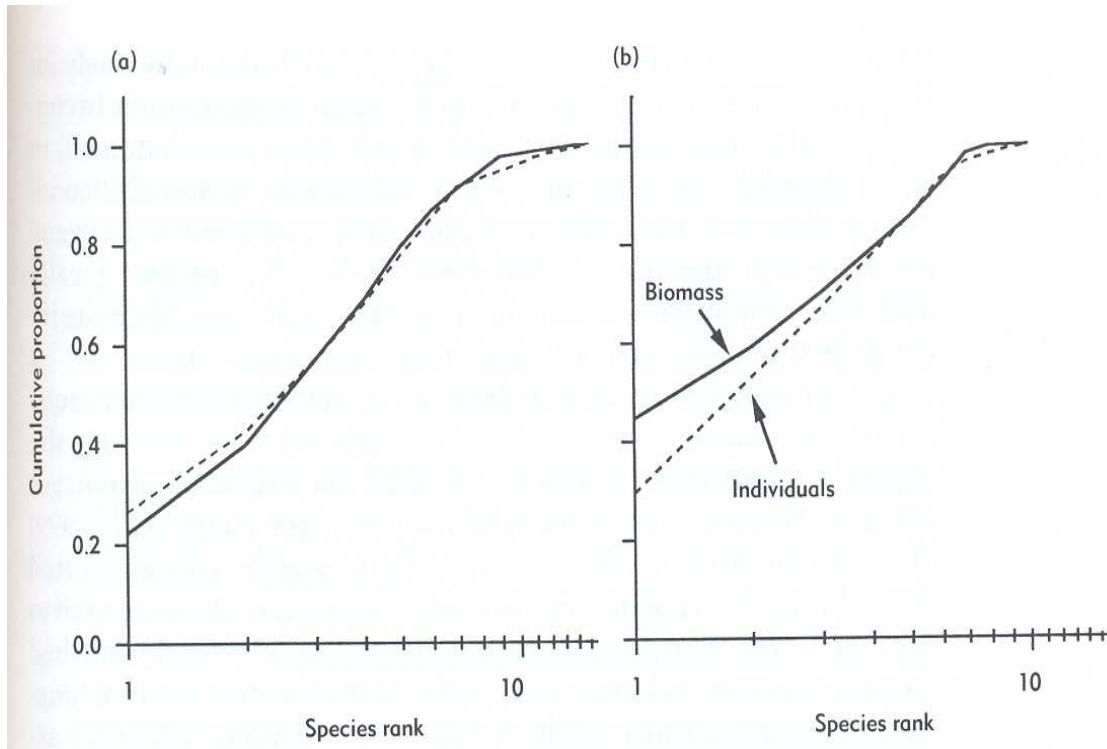
**Figura 5.** El diagrama de *k*-dominancia muestra la abundancia acumulada (eje *y*) expresada en porcentaje en relación a la secuencia de especies o al logaritmo de la secuencia de especies (eje *x*). La gráfica más elevada indica que esta comunidad es menos diversa (Magurran, 1989).

La comparación abundancia/biomasa o curvas ABC (Figura 6) introducida por Warwick (1986), son una variante del método. Estas curvas ABC han recibido atención considerable en el contexto de las comunidades marinas. Representan uno de los muchos formatos en que los datos de abundancia de especies pueden ser presentados gráficamente. Los diagramas de *k*-dominancia se construyen por separado utilizando dos medidas de abundancia: el número de individuos y la biomasa. La relación entre las curvas resultantes se utiliza para hacer inferencias sobre el nivel de perturbación, inducida por contaminación o de de cualquier otro tipo, y que afecta a la comunidad (Figura 7).

Se construyen dos curvas para cada comunidad; una se basa en los datos de los individuos (A), la otra utiliza datos de la biomasa (B). Las curvas A y B se comparan con (C). La colocación de las dos curvas con respecto la una a la otra se utiliza para hacer inferencias sobre el grado de perturbación en la comunidad.



**Figura 6.** Las curvas muestran las curvas de *k*-dominancia esperada que comparan biomasa y número de individuos o abundancia en condiciones (a) no contaminadas, (b) moderadamente contaminadas y (c) extremadamente contaminadas. Las especies se ordenan de más a menos importancia (en términos de número de individuos o en términos de biomasa) a lo largo del eje x. En el eje y se representa la abundancia acumulada (en forma de porcentaje) de las especies. En comunidades inalteradas una o dos especies son dominantes, en términos de biomasa. Esto tiene el efecto de que la curva de biomasa está más elevada en relación con la curva de abundancia. En las comunidades perturbadas se espera que haya unas pocas especies con un número grande de individuos. En tales circunstancias a curva de abundancia está encima de la curva de biomasa. En condiciones intermedias las curvas se superponen y pueden cruzarse varias veces. (Warwick, 1986).



**Figura 7.** Utilización de las curvas ABC en la práctica. En la figura se compara (a) la comunidad de peces en un lugar no contaminado en Trinidad con (b) una que experimenta un alto nivel de contaminación de petróleo. (Datos de Magurran y Phillip, 2001).

Los diagramas ABC examinan la distribución de abundancia de especies entera. La interpretación depende de la inspección visual y es engorrosa si muchos lugares o muestras están implicados. Clarke (1990) introdujo un estadístico resumen  $W$ .

$$W = \sum_{i=1}^S \frac{(B_i - A_i)}{[50(S - 1)]}$$

donde  $B_i$  es el valor de la biomasa de cada rango de especie  $i$  en la curva ABC.  $A_i$  es el valor de la abundancia de cada rango de especie  $i$ .

$A_i$  y  $B_i$  no necesariamente se refieren a la misma especie ya que las especies se clasifican por separado para cada medida de la abundancia.

Si la curva de biomasa está sobre la curva de individuos el resultado será positivo. Esto significa que la comunidad está inalterada. Por el contrario, un valor negativo sugiere una comunidad extremadamente perturbada y la curva de individuos estará sobre la curva de biomasa. Las curvas que se superponen producen un valor de  $W$  cerca de 0 e implican perturbación moderada. El estadístico  $W$  puede tomar valores de -1 a 1 y se calcula por separado para cada muestra. Roth y Wilson (1998) encontraron que el estadístico  $W$  era más útil que las curvas ABC en la discriminación de muestras.

Tokeshi (1993) cataloga un número de problemas y cuestiones más amplias que se relacionan con la aproximación de ABC.

Ramos *et al.* (1996) realizaron a su vez un trabajo donde analizaban las representaciones gráficas de la diversidad.

### 1.2.2.- ÍNDICES DE DIVERSIDAD

Los modelos de abundancia de especies proporcionan la descripción más completa de los datos de diversidad, sin embargo su estudio detallado y su ajuste a datos reales puede resultar complejo y de difícil aplicación. Además, aunque se conozca el modelo adecuado, siempre es necesario disponer de medidas que resuman y caractericen a la comunidad bajo estudio. Surgen así los denominados índices de diversidad.

Algunos autores (Peet, 1974) utilizan la denominación de *índices de heterogeneidad* porque consideran tanto la uniformidad con la cual se distribuyen los individuos entre las diversas especies como la riqueza de especies. Por otra parte, el hecho de no realizar supuestos sobre la distribución de abundancia de especies subyacente conduce a otros autores, como Southwood (1978) y Magurran (1989), referirse a ellos como *índices no paramétricos*.

Con objeto de centrar el problema de la diversidad de una comunidad y la formulación del mismo, se consideran los siguientes parámetros:

- Número de especies distintas en la comunidad que se denotará por  $S$ .
- Proporción de individuos de la  $i$ -ésima especie en el total de la comunidad, que se denotará por  $p_i$  para  $i=1, 2, 3, \dots, S$ .
- Vector de abundancia de especies de la comunidad, con dimensión  $S$ , que se denotará por  $\mathbf{p} = (p_1, p_2, \dots, p_S)$ .
- Vector ordenado de abundancia de especies,  $\mathbf{p}^* = (p^*_{(1)}, p^*_{(2)}, \dots, p^*_{(S)})$  con  $p^*_{(1)} \geq p^*_{(2)} \geq \dots \geq p^*_{(S)}$

Así, una comunidad biológica  $C$  puede ser identificada por el par constituido por el número de especies y el vector de abundancia:  $C=(S, \mathbf{p})$ . Obviamente, un índice de diversidad será, por tanto, función de dicho par. Por otra parte, se entiende por comunidad completamente equilibrada aquella que verifica:  $p_i = p = 1/S \quad \forall i=1, 2, 3, \dots, S$ .

Pielou (1975) propuso dos características que un índice de diversidad debería verificar:

- Para un valor fijo de  $S$ , el índice debe aumentar cuando las  $p_i$  tienden a igualarse.
- En caso de igualdad de todos los  $p_i$ , es decir, comunidad completamente equilibrada, el valor del índice debe ser una función creciente de  $S$ .

Patil y Taillie (1982) afirman que en una comunidad “diversa”, las especies típicas serán relativamente “raras”. Así, proponen considerar la diversidad como el promedio de la rareza de las especies de dicha comunidad. Para ello, se debe asociar una medida numérica de la *rareza* de cada especie,  $R(i, \mathbf{p})$ , a partir de la cual definir el



índice de diversidad. Esta propuesta constituye una importante contribución que formaliza y unifica muchas de las medidas propuestas.

**Definición** (Patil y Taillie, 1982)

Dada una comunidad  $C$  como el par  $C = (S, \mathbf{p})$  donde  $S$  es el número, no nulo y finito, de especies presentes en la comunidad y  $\mathbf{p}$  es el vector de abundancia de especies, y dado un índice de rareza  $\{R(i, \mathbf{p}): i = 1, \dots, S\}$ , se define el índice de diversidad de  $C$  asociado a  $R$  como el promedio

$$\Delta(C) = \sum_{i=1}^S p_i R(i, \mathbf{p})$$

La rareza, como la abundancia, es un concepto relativo; dependerá de la escala de la investigación y la manera en la que la comunidad ha sido diseñada. Diferentes autores acentúan los aspectos diferentes de abundancia cuando definen rareza. Pueden citarse los trabajos de Gaston (1994), Chazdon *et al.* (1998), Novotny y Basset (2000), y Colwell (2000).

Gaston (1994) proporciona una definición unificada de rareza. Su método es particularmente importante para medir la biodiversidad. Considera que las especies raras son aquellas que caen en el extremo inferior de la distribución de abundancia de especies. El límite entre las especies raras y el resto no ha sido especificado.

El consejo de Gaston es poner el punto de corte en el primer cuartil en términos de proporciones de especies. Así, en una comunidad de 40 especies, las 10 con la abundancia más baja serían definidas como raras. De la misma manera, el cuartil superior puede ser utilizado para identificar la especie común.

Un pequeño número de especies a menudo explicará el 90% o más de la abundancia total y uno puede considerar a la mayoría de las que restan como raras. En suma, una definición rígida, como es el criterio del cuartil, puede esconder diferencias en la preponderancia de las especies raras en diferentes comunidades.

La abundancia puede medirse de diferentes formas. Las diferentes medidas de abundancia pueden generar diferentes conjuntos de especies raras; el grado de superposición variará con el taxón (grupo de organismos emparentados, que en una clasificación dada, han sido agrupados, asignándole al grupo un nombre en latín, una descripción y un tipo).

Diferentes elecciones de  $R$  conducen a diferentes medidas de diversidad. A partir de esta definición general surgen los índices de diversidad más comunes, tales como el índice número de especies ( $S$ ), el índice de Shannon o índice de Shannon-Wiener ( $H$ ) y el índice de Simpson ( $D$ ).

- Índice número de especies:

$$R(i, \mathbf{p}) = \frac{1 - p_i}{p_i}; \Delta(C) = S - 1$$

- Índice de Shannon o de Shannon-Wiener:

$$R(i, p) = -\ln(p_i); \Delta(C) = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i = H$$

- Índice de Simpson:

$$R(i, p) = 1 - p_i; \Delta(C) = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2 = D$$

Se recogen a continuación una relación de índices de diversidad que, sin pretender ser exhaustiva, contiene los índices más comúnmente utilizados, entre los conocidos como índices no paramétricos (Magurran, 1989), incluyendo los derivados de la teoría de la información y los denominados índices de dominancia.

### I.2.2.1.- NÚMERO DE ESPECIES

El número de especies ( $S$ ) es la medida de diversidad más sencilla e intuitiva. No tiene en cuenta la importancia de cada especie, sólo se fija en su número. Es esencialmente una medida de la riqueza de especies. Obviamente, en la gran mayoría de las situaciones prácticas, el índice ha de ser estimado, en tanto que no se dispone del conocimiento de la comunidad al completo, tan sólo de una muestra de ella.

Entre las distintas propuestas para su estimación se recogen a continuación algunas de ellas (Colwell y Coddington, 1994; Chazdon *et al.*, 1998): estimadores no paramétricos, funciones de acumulación de especies, rarefacción y modelos nulos.

#### I.2.2.1.1.- ESTIMADORES NO PARAMÉTRICOS

La estimación de la riqueza utilizando métodos no paramétricos tiene su origen en la adaptación de los métodos captura-recaptura, ya que la probabilidad de captura varía entre los individuos en una población, así como la abundancia de las especies varía en una comunidad de especies.

Los estimadores no paramétricos utilizan datos de abundancia de especies y se enfocan en las especies poco abundantes o raras, o sea las que se presentan solamente en una o dos muestras, o que tienen uno o dos individuos en el conjunto de muestras (Colwell y Coddington, 1994; Moreno, 2001).

Una de las ventajas de utilizar los métodos no paramétricos es que estos estimadores tienen un sesgo menor que la extrapolación basada en una curva de acumulación de especies (Colwell y Coddington, 1994; Gotelli y Colwell, 2001) y que requieren menor cantidad de datos que los métodos paramétricos (Brose, 2002).

Al utilizar un estimador no paramétrico se debe evaluar su comportamiento, ya que su eficacia puede ser diferente según la riqueza y complejidad del sistema, la proporción del área muestreada y el método de muestreo empleado. Se han propuesto varios criterios para seleccionar un estimador. Por ejemplo, un buen estimador debe ser insensible al tamaño de la muestra, es decir, su curva de acumulación de especies debe

tener una tasa de crecimiento inicial alta hasta llegar a una riqueza máxima y a la asíntota; también debe ser insensible al orden de muestreo y a la distribución espacial de las especies (Chazdon *et al.*, 1998; Gotelli y Colwell, 2001). Además, el estimador debe ser eficaz en términos de sesgo (poco sesgado), exactitud y precisión (valor de estimación cercano al valor de la riqueza verdadera) (Palmer, 1990; Chiarucci *et al.*, 2003). Para llevar a cabo la evaluación es necesario tener la medida de la riqueza verdadera ( $S_{\text{verdadera}}$ ) y de la riqueza estimada ( $S_{\text{estimada}}$ ). Las fórmulas que se utilizan son:

$$\text{Sesgo} = (S_{\text{estimada}} - S_{\text{verdadera}}) / S_{\text{verdadera}}$$

$$\text{Exactitud} = ((S_{\text{estimada}} - S_{\text{verdadera}}) / S_{\text{verdadera}})^2$$

El sesgo indica la sobreestimación o la subestimación de la riqueza y la exactitud indica la cercanía de la riqueza estimada a la riqueza verdadera. Tanto el sesgo como la exactitud tienen valores que van desde -1 hasta 1, y los valores cercanos a cero son los menos sesgados o los más exactos, respectivamente (Palmer, 1990; Brose *et al.*, 2003).

#### I.2.2.1.1.1.- Índices de Chao

Chao (1984) y Smith y van Belle (1984) definen un estimador de especies en una comunidad, que luego desarrollan Chao y Lee (1992), basado en el número de especies raras en la muestra. Este índice está basado en la abundancia, por lo que los datos que requiere se refieren a la abundancia de individuos que pertenecen a una determinada clase.

El primer índice de Chao o índice de Chao1 se define como

$$\text{Chao1} = S_{\text{obs}} + \frac{a^2}{2b}$$

donde:

- $S_{\text{obs}}$ : es el número total de especies observadas en el muestreo total.
- $a$ : es el número de especies que están representadas por un único individuo en esa muestra (*singletons*).
- $b$ : es el número de especies representadas por exactamente dos individuos en la muestra (*doubletons*).

La varianza del estimador es (Chao, 1987):

$$\text{Var}(\text{Chao1}) = b \left[ \left( \frac{a/b}{4} \right)^4 + \left( \frac{a}{b} \right)^3 + \left( \frac{a/b}{2} \right)^2 \right]$$

Un inconveniente obvio del método Chao1 es que requiere abundancia de datos (al menos saber qué especies son *singletons* o *doubletons*) en vez de datos de presencia/ausencia. Además, el estimador subestima la riqueza verdadera cuando los tamaños de muestra son pequeños (Colwell y Coddington, 1994).

Colwell (2000) propone una fórmula corregida que se aplica cuando el número de *doubletons* es cero ( $b=0$ ).

$$Chao1 = S_{obs} + \left[ \frac{a^2}{2b+1} - \frac{ab}{2(b+1)^2} \right]$$

Como variante de este índice, Colwell y Coddington (1994) proponen un nuevo índice al que denominan índice de Chao2. A diferencia del índice Chao1 basado en abundancia, este índice está basado en la incidencia, es decir, que necesita datos de presencia/ausencia de una especie en una muestra dada.

$$Chao2 = S_{obs} + \frac{L^2}{2M}$$

donde

- $S_{obs}$ : es el número total de especies observadas en el muestreo total.
- $L$ : es el número de especies que ocurren sólo en una muestra (especies únicas).
- $M$ : es el número de especies que ocurren exactamente en dos muestras (especies dobles o duplicadas).

Colwell y Coddington (1994) prueban que el valor del índice Chao2 tiene menor sesgo en muestras pequeñas.

La varianza del estimador viene dada por:

$$Var(Chao2) = M \left[ \left( \frac{L/M}{4} \right)^4 + \left( \frac{L}{M} \right)^3 + \left( \frac{L/M}{2} \right)^2 \right] \quad (\text{Colwell y Coddington, 1994})$$

Colwell (2000) integra una fórmula corregida para el caso en el que se anula el número de especies dobles o duplicadas:

$$Chao2 = S_{obs} + \left[ \frac{L^2}{2M+1} - \frac{LM}{2(M+1)^2} \right]$$

### I.2.2.1.1.2.- Estimadores de Cobertura

Los estimadores del número de especies denominados de cobertura fueron inicialmente propuestos por Chao y Lee (1992), basados en la suma de las probabilidades de las clases observadas. Posteriormente, Colwell y Coddington (1994) demuestran que estos estimadores sobreestiman la riqueza de especie, sobre todo en tamaños de muestras pequeñas. Ello condujo a que se propusieran otros estimadores de coberturas en diferentes trabajos tales como Chao *et al.* (1993), Lee y Chao (1994) y Chazdon *et al.* (1998). Los estimadores de cobertura se basan en el reconocimiento de que las especies que son abundantes tienen mayor probabilidad de ser incluidas en cualquier muestra y contienen muy poca información sobre el tamaño total de la

comunidad (Chao *et al.*, 2000). También se basan en el concepto estadístico de cobertura de muestreo.

En primer lugar, el estimador ACE (*Estimador de Cobertura basado en la Abundancia*) se define como (Chazdon *et al.*, 1998):

$$S_{ACE} = S_{abund} + \frac{S_{rare}}{C_{ACE}} + \frac{F_1}{C_{ACE}} \gamma_{ACE}^2$$

donde

- $S_{rare}$  : número de especies raras ( $\leq 10$  individuos en la muestra completa).
- $S_{abund}$  : número de especies abundantes ( $> 10$  individuos en la muestra completa).
- $N_{rare}$  : número total de individuos de las especies raras en la muestra completa.
- $F_i$  : número de especies con  $i$  individuos ( $F_1$  es el número de *singletons*).
- $C_{ACE} = 1 - F_1/N_{rare}$  estimador de la “cobertura muestral”.
- $\gamma_{ACE}^2 = \max \left\{ \frac{S_{rare}}{C_{ACE}} \frac{\sum_{i=1}^{10} i(i-1)F_i}{N_{rare}(N_{rare}-1)} - 1, 0 \right\}$ , es decir, el coeficiente de variación

de la abundancia de las especies.

Según Colwell y Coddington (1994), el estimador ACE subestima la riqueza verdadera cuando los tamaños de muestra son pequeños.

De forma similar, pero basándose en la incidencia de las especies, se define el estimador ICE (*Estimador de Cobertura basado en la Incidencia*):

$$S_{ICE} = S_{frec} + \frac{S_{inf r}}{C_{ICE}} + \frac{Q_1}{C_{ICE}} \gamma_{ICE}^2$$

donde

- $S_{infr}$  : número de especies infrecuentes (encontrado en  $\leq 10$  muestras).
- $S_{frec}$  : número de especies comunes (encontrado en  $> 10$  muestras).
- $m_{infr}$  : número de muestras con al menos una especie infrecuente.
- $N_{infr}$  : número total de individuos de especies infrecuentes.
- $Q_j$  : número de especies que ocurren en  $j$  muestras ( $Q_1$  el número de únicas, es decir, número de especies que aparecen en una única muestra).
- $C_{ICE} = 1 - (Q_1/N_{infr})$ , estimador de cobertura muestral.

$$\gamma_{ICE}^2 = \max \left\{ \frac{S_{inf r}}{C_{ICE}} \frac{m_{inf r}}{(m_{inf r} - 1)} \frac{\sum_{i=1}^{10} i(i-1)F_i}{(N_{inf r})^2} - 1, 0 \right\}$$

### I.2.2.1.1.3.- Estimadores Jackknife

La técnica jackknife se ha desarrollado como un método general para reducir el sesgo de un estimador sesgado. En este caso, el estimador sesgado es el número de especies observadas ( $S_{obs}$ ).

Burnham y Overton (1978, 1979) utilizaron el estadístico jackknife para estimar el tamaño demográfico durante la captura-recaptura, y posteriormente estos métodos fueron aplicados a la valoración de riqueza de especies. El estadístico jackknife de primer orden se basa en la incidencia, es decir, en presencia/ausencia. En concreto, utiliza el número de especies únicas ( $L$ ). Permite reducir la subestimación del verdadero número de especies en una comunidad con base en el número representado en una muestra reduciendo el sesgo del orden  $1/m$  (Palmer, 1990; Krebs, 1989).

El estadístico jackknife de primer orden se define como:

$$Jack1 = S_{obs} + L \left( \frac{m-1}{m} \right)$$

donde:

- $S_{obs}$ : es el número de especies observado en todas las muestras.
- $m$ : número total de muestras.
- $L$ : número de especies que ocurren sólo en una muestra.

Heltsh y Forrester (1983) proporcionan la siguiente expresión para la varianza del estimador  $Var(Jack1) = \frac{m-1}{m} \left( \sum_0^{S_{obs}} j^2 f_j - \frac{L^2}{m} \right)$ , donde  $f_j$  es el número de muestras con  $j$  especies únicas.

Incluyendo ahora el número de especies que se observan exactamente en dos muestras ( $M$ ), además de la incidencia de especies que ocurren sólo en una muestra ( $L$ ), se obtiene el estadístico jackknife de segundo orden (Palmer 1990; Krebs 1989):

$$Jack2 = S_{obs} + \frac{L(2m-3)}{m} - \frac{M(m-2)^2}{m(m-1)}$$

### I.2.2.1.1.4.- Estimador Bootstrap

El estimador bootstrap fue obtenido por Smith y van Belle (1984). El estimador bootstrap está basado en incidencia, es decir, se basa en presencia y ausencia para cuantificar la rareza.

Palmer (1990) y Krebs (1989) presentan a este estimador donde  $P_i$  es la proporción de unidades muestrales que contienen a la especie  $i$ .

A partir de los  $n$  individuos totales que fueron observados, se extrae una muestra seleccionada al azar con reemplazamiento y de tamaño  $n$ . Se considera que los

individuos para la especie  $i$ -ésima en la muestra generada es  $p_i$ . Este estimador resulta útil cuando se dispone de varios muestreos y de esa manera poder observar la proporción de unidades de muestreo que contiene a cada especie  $i$ ,  $p_i$ .

El estimador bootstrap de riqueza de especies se calcula mediante la fórmula:

$$Bootstrap = S_{obs} + \sum_{i=1}^S (1 - p_i)^n$$

siendo:

- $S_{obs}$ : es el número de especies observado en la muestra.
- $n$  : número total de muestras.

Después de calcular un número suficiente de estimaciones bootstrap, la media se toma como estimación final.

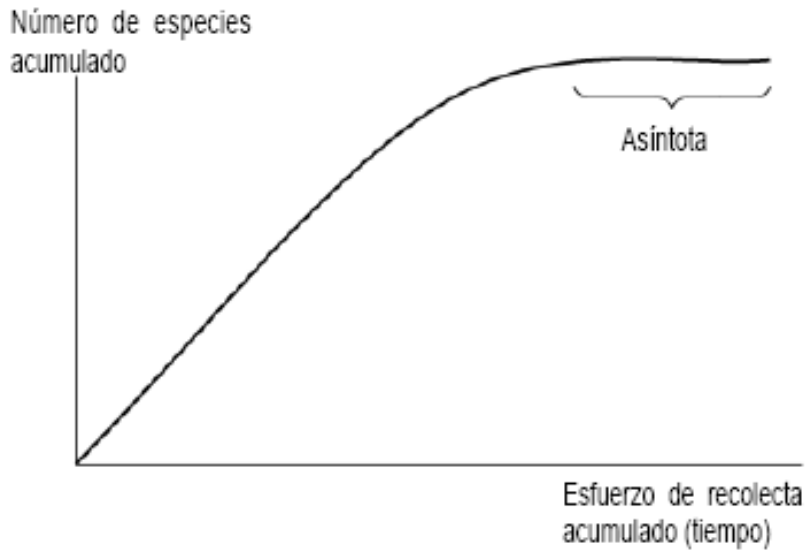
Es el estimador menos preciso de entre los anteriores (Palmer, 1990; Colwell y Coddington, 1994).

#### ***1.2.2.1.2.- FUNCIONES DE ACUMULACIÓN DE ESPECIES***

Los modelos de acumulación de especies permiten: **1)** estimar el número de especies potencialmente capturables con cierto método en un área, **2)** evaluar cómo de completos han sido los inventarios al registrar todas las especies esperadas, **3)** comparar la riqueza específica entre inventarios realizados con diferente esfuerzo de muestreo, **4)** estimar el esfuerzo mínimo requerido para registrar el porcentaje deseado del número total de especies potenciales en un área, y con ello establecer normas generales para áreas equivalentes que permitan ahorrar tiempo y costes. El uso de este tipo de modelos constituye una herramienta predictiva en estudios de biodiversidad y puede representar importantes avances en el planteamiento y diseño de los protocolos de muestreo, así como ahorros en el presupuesto (Soberón y Llorente, 1993).

Este es uno de los métodos que se comenzó a utilizar con más frecuencia para conocer la riqueza total de especies de una comunidad.

Estas curvas muestran el número de especies acumuladas conforme se va aumentando el esfuerzo de recolecta en un lugar, de tal manera que la riqueza aumentará hasta que llegue un momento en el cual por más que se recolecte, el número de especies alcanzará un máximo y se estabilizará en una asíntota (Figura 8). Pero incluso en estas curvas podrían obtenerse asíntotas antes de que muchas especies hubieran sido registradas, sobre todo por efecto de la estacionalidad, la diversidad beta (el grado de reemplazo de especies a través de gradientes ambientales) y la abundancia relativa de las especies. Esto último constituyó un hallazgo importante, ya que no todos los individuos tienen la misma probabilidad de pertenecer a una especie determinada, puesto que hay especies comunes y especies muy raras.



**Figura 8.** Curva de acumulación de especies. El número de especies registradas en una zona aumenta conforme aumenta el trabajo de campo, hasta un máximo donde se piensa que ya se han registrado todas las especies (asíntota) (Escalante, 2003).

Sirven para estimar el número de especies cuando las muestras son de diferente tamaño. Soberón y Llorente (1993) describen tres modelos básicos: el modelo logarítmico, el modelo de dependencia lineal y la ecuación de Clench. Para explicar su utilización, se analiza un conjunto hipotético de datos de acumulación de especies (Tabla 2). Los tres modelos se pueden ajustar mediante cualquier software estadístico que incluya un procedimiento de regresión no lineal, en este caso Halffer *et al.* (2001) utilizaron el programa Sigma Stat (Jandel, 1995).

➤ El modelo logarítmico

Al aumentar el número de especies, la probabilidad de añadir una nueva especie en cierto intervalo de tiempo disminuye de manera proporcional con el número de especies, hasta que alcanza el cero.

Este modelo es útil cuando hacemos un muestreo de áreas pequeñas y grupos bien conocidos.

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

donde:

- $E[S]$ : número esperado de especies.
- $a$ : ordenada en el origen. Representa la tasa de incremento del número de especies al inicio del recuento.
- $z = 1 - \exp(-b)$ , siendo  $b$  la pendiente de la curva.
- $x$ : número acumulado de muestras.



➤ El modelo de dependencia lineal

Conforme aumenta el número de especies, la probabilidad de añadir una nueva especie disminuye de manera exponencial.

Este modelo es útil cuando se hace un muestreo de áreas grandes o grupos pocos conocidos, y así la probabilidad de encontrar especies nuevas nunca es cero (Soberón y Llorente, 1993).

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

siendo:

- $E[S]$ : número esperado de especies.
- $a$ : ordenada en el origen. Representa la tasa de incremento del número de especies al inicio del recuento.
- $b$ : la pendiente de la curva.
- $x$ : número acumulado de muestras.

➤ La ecuación de Clench

La ecuación de Clench se recomienda para estudios en zonas de área extensa y para protocolos en los que, cuanto más tiempo se pasa en el campo, mayor es la probabilidad de añadir nuevas especies al inventario (Soberón y Llorente, 1993). Su expresión matemática viene dada por:

$$E[S] = \frac{ax}{1 + bx}$$

La probabilidad de encontrar una nueva especie aumentará (hasta un máximo) conforme más tiempo se pase en el campo (Soberón y Llorente, 1993).

Soberón y Llorente (1993) predicen la riqueza total de especies de un lugar como el valor del número de especies para el que una curva de acumulación alcance la asíntota. Para los modelos de dependencia lineal y de Clench dicha asíntota se calcula como la relación  $a/b$  (en el ejemplo, 6.98 para el modelo de dependencia lineal y 7.68 para el modelo de Clench). Por esta razón, estos modelos se consideran asintóticos, a diferencia del modelo logarítmico que no es asintótico. En el modelo exponencial, en ocasiones, la asíntota tiene un valor menor que el número de especies registrado. En estos modelos el orden en el que las muestras se añaden al total puede afectar a la forma de la curva. Para eliminar esta arbitrariedad se recomienda aleatorizar el orden de muestreo (Colwell y Coddington, 1994).

Muestras

Especies	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Especie 1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Especie 2	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1
Especie 3	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1
Especie 4	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Especie 5	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0
Especie 6	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
Especie 7	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nº de especies acumuladas	4	5	6	6	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7

Tabla 2. Datos hipotéticos de registro de especies en un inventario de 14 muestras (Halffter *et al.*, 2001).  
1: presencia, 0: ausencia.

Se observa que la predicción del número de especies esperadas en función del número acumulado de muestras es bastante similar para los tres modelos (Figura 9).

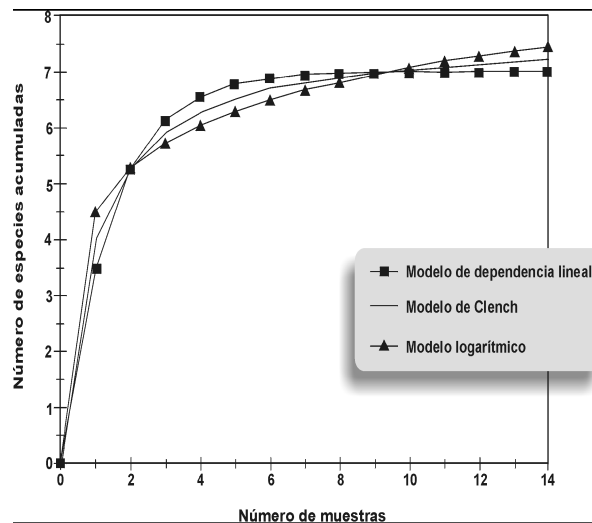


Figura 9. Ajuste de los tres modelos de acumulación de especies a los datos hipotéticos de la Tabla 2 (Halffter *et al.*, 2001).

1.2.2.1.3.- RAREFACCIÓN

La rarefacción permite comparar el número de especies entre diferentes comunidades cuando el número total de individuos no es el mismo. Con este método se calcula el número esperado de especies si todas las comunidades fueran reducidas al mismo número de individuos  $n$  ( $n < N$ ). La fórmula de rarefacción original de Sanders

(1968) posteriormente fue modificada por Hurlbert (1971) y Simberloff (1972), que por separado publicaron un estimador corregido (Krebs, 1999).

La rarefacción utiliza los datos de la muestra mayor para dar respuesta al número de especies que se encuentran en una muestra más pequeña. Si se han encontrado  $n$  individuos en la muestra menor de la comunidad, la rarefacción toma submuestras hipotéticas de  $n$  individuos de la región más muestreada, y calcula el número medio de especies en tales submuestras. Esta media se puede comparar con el número de especies realmente encontradas en la región menos muestreada.

$$E[S] = \sum_{i=1}^S \left( 1 - \frac{\binom{N - N_i}{n}}{\binom{N}{n}} \right)$$

donde:

- $E[S]$ : Número esperado de especies en una muestra de  $n$  individuos seleccionados aleatoriamente (sin reemplazamiento) de un conjunto que contenga  $N$  individuos y  $S$  especies.
- $N$ : Número total de individuos.
- $N_i$ : Número de individuos de la especie  $i$ .
- $n$ : Tamaño de la muestra estandarizado.

Una curva de rarefacción muestra el cambio en el valor esperado de riqueza de especies de acuerdo al tamaño de la muestra (Figura 10; Ricklefs y Miller, 2000).

Lo interesante del índice es que llega un momento en que si aumentamos el número de individuos de la muestra estandarizada ( $n$ ), el número de especies esperado  $E[S]$  no aumenta. Este valor de ( $n$ ) sería el valor límite.

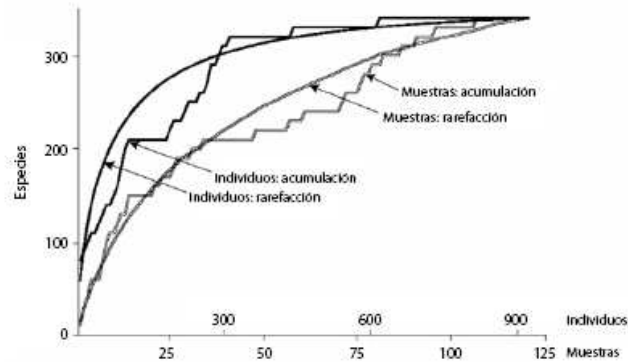
Hurlbert (1971) incluye el siguiente ejemplo: sean dos comunidades A ( $N_A = 1013$  y  $S_A = 70$ ) y B ( $N_B = 780$  y  $S_B = 65$ ). El proceso de rarefacción calcularía:

$$E(S_A, n = 780) = \sum_{i=1}^{70} \left( 1 - \frac{\binom{1013 - N_{Ai}}{780}}{\binom{1013}{780}} \right)$$

( $N_{Ai}$ : Número de individuos en la comunidad A de la especie  $i$ )

Ahora podría compararse  $E(S_A, n)$  directamente con  $S_B$ .

Las comparaciones que se realicen mediante rarefacción, alcanzarán su mayor validez cuando cada colección esté comprendida o por todos los individuos de un área, con el mismo tamaño de área para cada colección, o por un muestreo aleatorio de estos individuos.



**Figura 10.** Las curvas de acumulación representan el ordenamiento único de individuos, o de muestras conforme se van acumulando los datos. Las curvas de rarefacción representan las medias de re-muestreos repetidos de todos los individuos de la muestra, o de todas las muestras. Las curvas de rarefacción representan la expectativa estadística para las correspondientes curvas de acumulación (Gotelli y Colwell, 2001).

Este método tiene la desventaja de que, al hacer una intrapolación, desaprovecha mucha información, ya que toma como medida general para todas las muestras el tamaño de la muestra más pequeña, dejando a un lado los datos extra de muestras con mayor esfuerzo de muestreo (Ludwig y Reynolds, 1988). El límite máximo de extrapolación por rarefacción es determinado por el tamaño de la muestra más grande.

La rarefacción parte de dos suposiciones que ponen en duda su utilidad. Asume que los individuos se distribuyen al azar en el ecosistema y se toman muestras aleatorias de esos individuos (Hurlbert, 1971 y Gray, 2002). La rarefacción también asume que las relaciones de dominancia no varían con el aumento del tamaño muestral, premisa que no tiene por qué cumplirse en todas las taxocenosis (medición de la diversidad en un fragmento de la comunidad) (Gray, 2002).

La rarefacción viene a resolver el problema teórico en ecología de comunidades de no poder hacer una comparación objetiva de la riqueza de especies hasta que las diferencias en tamaño muestral son corregidas. Con el objetivo de ejemplificar cómo la estandarización por medio del método de rarefacción basada en individuos permite una comparación más apropiada cuando los únicos datos disponibles son listados de especies y sus abundancias, Kraker-Castañeda y Cóbar-Carranza (2011) analizaron la riqueza de especies de aves de sotobosque capturadas con redes de niebla en dos usos de suelo con distinto grado de perturbación en la zona de influencia del Parque Nacional Laguna Lachuá, Guatemala. Kraker-Castañeda y Cóbar-Carranza (2011) concluyen que la diferencia de riqueza de especies entre los usos de suelo estudiados es estadísticamente significativa.

El método de rarefacción basado en individuos estima el número medio de especies a través de submuestras repetidas al azar de  $n$  individuos a partir de la muestra original más grande, siendo  $n$  el tamaño de la muestra original más pequeña (Gotelli y Colwell, 2011). Este mismo procedimiento permite estimar la varianza de  $S$  entre reordenamientos al azar de los individuos y la prueba de hipótesis consiste en preguntarse si  $S$  (la riqueza observada completa de la muestra más pequeña), se ubica dentro del intervalo de confianza de 95% de  $E[S]$  (la riqueza de especies esperada

basada en las submuestras al azar de tamaño  $n$ ); si el valor observado cae dentro del intervalo de confianza, entonces la hipótesis de que la riqueza de la muestra más pequeña basada en todos los individuos  $n$  no difiere de la riqueza de una submuestra de tamaño  $n$  y no puede ser rechazada a  $p < 0.05$  (Gotelli y Colwell, 2011). La rarefacción también permite construir una curva entera en la cual el número de individuos submuestreados al azar se encuentran en un rango que va de 1 a  $N$  (Gotelli y Colwell, 2011).

**1.2.2.1.4.- MODELOS NULOS**

Gotelli y Graves (1996) proporcionan una definición operacional de un modelo nulo que ha sido aplicada en la comunidad ecológica:

**Definición** (Gotelli y Graves, 1996)

Un modelo nulo es un patrón de generación de modelo que está basado en la ordenación aleatoria de datos ecológicos o el muestreo arbitrario de una distribución conocida o especificada. El modelo nulo está diseñado en lo que concierne a algún proceso ecológico o evolutivo de interés. Algunos elementos de los datos se mantienen constantes, y otros se les permiten variar estocásticamente para crear nuevos modelos de comunidad. La aleatorización se ha diseñado para producir un modelo que cabría esperar en ausencia de un mecanismo ecológico particular.

El modelo nulo así definido funciona como una hipótesis estándar estadística nula para descubrir el modelo, en contraste con una hipótesis científica, que es un mecanismo para explicar el modelo (Gotelli y Ellison, 2012).

Característica	Modelo Nulo	Modelo Neutro
Tipo de modelo	Descriptor estadístico del modelo esperado en ausencia de un mecanismo particular	Modelo a base de proceso mecánico de estructura de comunidad
Supuestos	Interacciones de especies sin importancia	Interacciones de especie sin importancia y diferencias de especie sin importancia (parámetros per cápita demográficos idénticos)
Fuente de los parámetros del modelo	Simulación de las limitaciones derivadas directamente a partir de datos observados	Importantes parámetros del modelo con frecuencia no se pueden medir y, por tanto, son estimados por la curva de ajuste óptimo

**Tabla 3.** Diferencias esenciales entre los modelos nulo y neutro (Gotelli y McGill, 2006).

### 1.2.2.2.- ÍNDICES BASADOS EN LA ABUNDANCIA PROPORCIONAL

#### 1.2.2.2.1.- ÍNDICE DE GLEASON

Gleason (1922) recoge que una de las medidas de diversidad más empleadas es este índice.

El índice de Gleason se define como el cociente entre el número total de especies y el logaritmo del número total de individuos.

$$\frac{S}{\log N}$$

donde:

- $S$ : número total de especies.
- $N$ : número total de individuos.

#### 1.2.2.2.2.- ÍNDICE DE MARGALEF

Otro de los índices más difundidos es el índice de Margalef (1958) que utilizó en un estudio sobre diversidad de plancton. El índice de Margalef viene dado por la expresión:

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

siendo:

- $N$ : número total de individuos.
- $S$ : número total de especies en un hábitat.

En el caso de que sólo haya una especie y esa especie tenga al menos dos individuos, entonces  $D_{mg} = 0$ . El valor del índice de Margalef será máximo cuando  $S=N$ . Entonces  $D_{mg} = \frac{N - 1}{\ln N}$ . Cuanto mayor sea el valor del índice, mayor será la riqueza y diversidad de especies.

Magurran (1988) afirma que Margalef supone que hay una relación funcional entre el número de especies,  $S$ , y el número total de individuos,  $N$ , del tipo  $S = k\sqrt{N}$  siendo  $k$  una constante.

#### 1.2.2.2.3.- ÍNDICE DE MENHINICK

El índice de Menhinick (1964), al igual que el índice de Margalef, se basa en la relación entre el número de especies y el número total de individuos observados.

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

siendo  $N$  el número total de individuos y  $S$  el número total de especies en un hábitat.

Este índice se aproxima a cero cuando el número de individuos ( $N$ ) es grande. Si todos los individuos son cada uno de una especie ( $S = N$ ). Entonces, el valor máximo que tomará el índice de Menhinick es  $D_{Mh} = \frac{N}{\sqrt{N}} = \sqrt{N}$ .

#### **1.2.2.2.4.- ÍNDICE DE DIVERSIDAD $\alpha$ DE WILLIAMS**

El índice de diversidad  $\alpha$  de Williams viene dado por la ecuación:

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

siendo  $N$  el número total de individuos,  $S$  el número total de especies en un hábitat y  $\alpha$  el parámetro de la serie logarítmica.

Este índice se basa en el modelo de la serie logarítmica de distribución de la abundancia de especies.  $\alpha$  es un parámetro del modelo de la serie logarítmica.

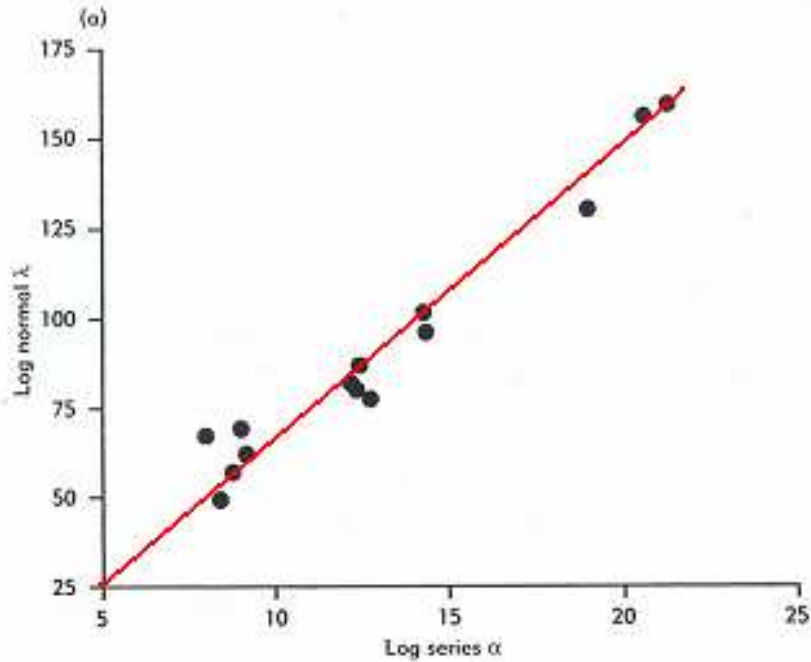
Su cálculo es un paso previo necesario para ajustar la distribución. Sin embargo, cuando  $S$  (el número de especies) y  $N$  (el número total de individuos) son conocidos,  $\alpha$  puede leerse directamente a partir de la tabla de Hayek y Buzas (1997).

Una serie de trabajos de investigación acerca de las propiedades de  $\alpha$  (Kempton y Taylor, 1974, 1976; Taylor, 1978) valoran de forma positiva su utilización, incluso cuando la distribución de serie logarítmica no sea la mejor descriptora del modelo de abundancia de especies subyacente. Hayek y Buzas (1997) están de acuerdo con esto, mientras que  $x \geq 0.5$  (en otras palabras si  $N/S > 1.44$ ) y siempre que  $S > \alpha$ . De hecho, casi siempre  $x > 0.9$  (y a menudo cercano a 1) y  $S > \alpha$  en comunidades naturales. El primer término de la serie logarítmica, que predice el número de especies, es  $\alpha x$ . Tanto  $\alpha$  como  $x$  son constantes y  $0 < x < 1$ . De ese modo,  $\alpha$  es aproximadamente igual al número de especies representadas por un sólo individuo.

#### **1.2.2.2.5.- PARÁMETRO $\lambda$**

El parámetro  $\lambda$  de una distribución log-normal  $\lambda = S^* / \sigma$ , donde  $S^*$  es un estimador de la riqueza total de especies y  $\sigma$  es la desviación típica de una distribución log-normal, resulta ser una medida de diversidad eficaz. Según Taylor (1978) distingue bien a las comunidades.

Los valores del índice  $\alpha$  de la serie logarítmica y del índice  $\lambda$  de la distribución normal logarítmica tienden a estar fuertemente correlacionados (Figura 11).



**Figura 11.** Valores del índice  $\alpha$  de la serie logarítmica y del índice  $\lambda$  de la distribución normal logarítmica. Tienden a estar fuertemente correlacionados. En este ejemplo se representan muestras de trampa de polillas de un bosque Irlandés  $r = 0.98$  (Magurran, 2004).

#### 1.2.2.2.6.- ESTADÍSTICOS $Q$

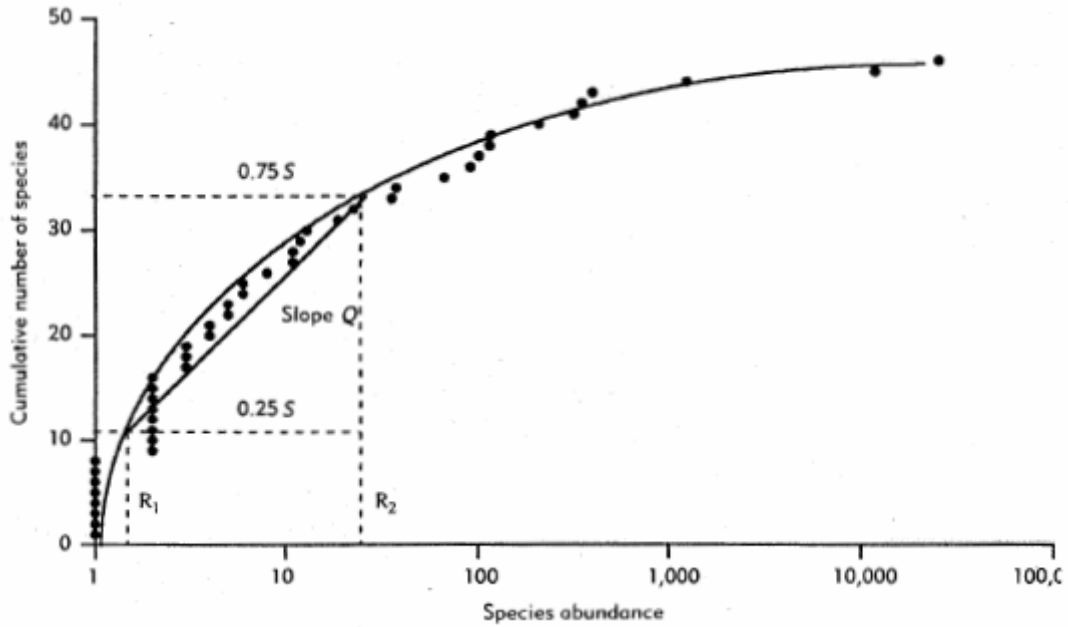
Kempton y Taylor (1976, 1978) presentan el estadístico  $Q$  como medida de diversidad alternativa que carece de algunas de las desventajas de los tradicionales índices de Shannon e índice de Simpson.

Se basa en la curva de abundancia acumulada de especies y en una referencia que más adelante se hará relevante en el EDA (Exploratory Data Análisis): el tanto por ciento central de las observaciones.

Esta medida se basa en la distribución de la abundancia de especies, pero no requiere el ajuste a un modelo de datos empíricos. En cambio, se construye una curva de abundancia de especies acumulativa (de los datos empíricos) y la pendiente intercuartílica de esta curva se utiliza para medir la diversidad (Figura 12).

El estadístico  $Q$  tiene la virtud de no considerar la información de ambos extremos de la curva. Así no influirán en el resultado ni las especies muy abundantes ni las muy raras.

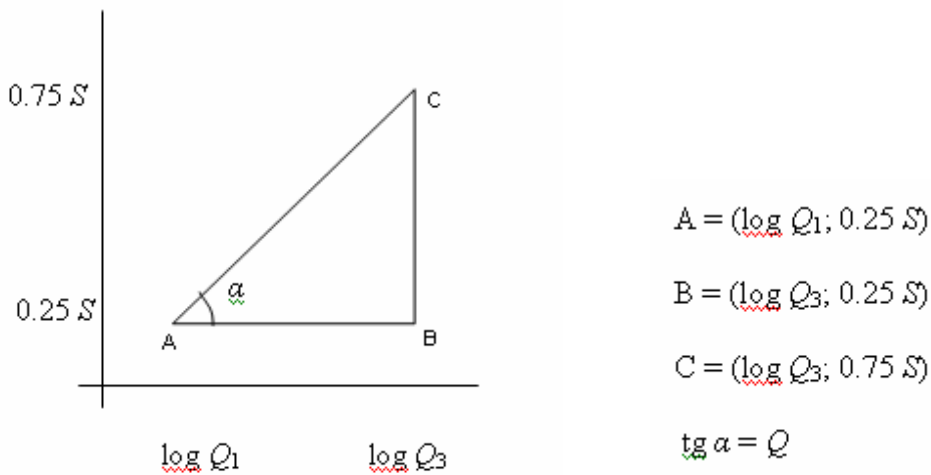




**Figura 12.** Explicación del estadístico  $Q$ . El eje  $x$  muestra la abundancia de especies de una comunidad de peces capturados en la Bahía de Sulaibikhat, Kuwait en escala logarítmica ( $\log_{10}$ ) mientras el número de especies acumulado se representa en el eje  $y$ .  $R_1$ , el cuartil inferior, es la abundancia de especies en el punto en el cual el número de especies acumuladas alcanza el 25% del total. Asimismo  $R_2$ , el cuartil superior, marca el punto en el cual se encuentra el 75% del número de especies acumuladas. El estadístico  $Q$  mide la pendiente entre estos cuartiles (Magurran 2004).

Kempton y Wedderburn (1978) indican que  $Q$ , expresado en términos del modelo de serie logarítmica, es análogo a  $\alpha$  (índice de la serie logarítmica). La relación entre estas dos medidas se revela en la Figura 13. Así, mientras  $Q$  no es formalmente un índice paramétrico su funcionamiento es similar a aquellos que sí lo son.

Ordenadas las  $S$  especies en orden ascendente de abundancia, se incorporan en el eje de abscisas, y en el eje de ordenadas el logaritmo de la abundancia.



Gráfica 3.

**Definición**

Utilizando los cuartiles primero y tercero, se define el estadístico  $Q$  como la tangente del triángulo rectángulo ABC (Gráfica 3).

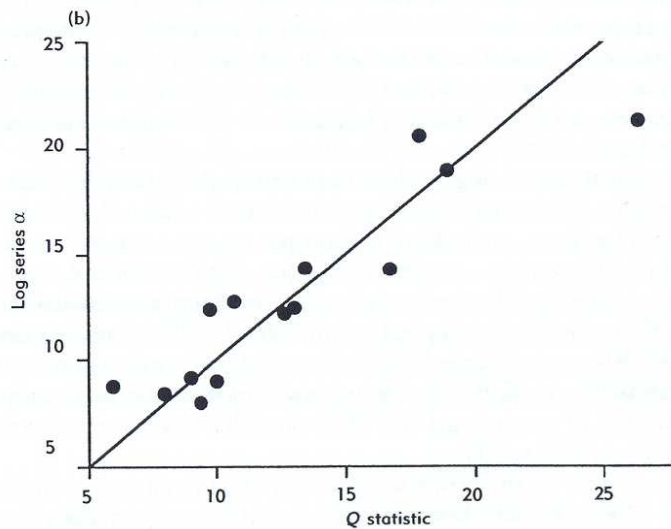
Entonces:

$$Q = \operatorname{tg} \alpha = \frac{0.5S}{\log Q_3 - \log Q_1} = \frac{0.5S}{\log \left( \frac{Q_3}{Q_1} \right)}$$

Como índice de diversidad, Kempton y Taylor defienden que es mucho menos sensible en las variaciones de individuos en las especies más abundantes que los índices de Shannon y de Simpson, y también encontraron que muestra menos variabilidad relativa en estudios temporales y discrimina mejor entre diferentes áreas.

Por tanto, el estadístico  $Q$  proporciona un índice de la diversidad de la comunidad sin considerar ni a las especies muy abundantes ni a las muy raras (Magurran, 1988).

Al tratarse de una tangente (con valores desde 0 a infinito), los valores del estadístico  $Q$  variarán de 1, cuando todos los individuos pertenecen a la misma especie (no hay diversidad) a  $S$ , cuando sólo hay un individuo por especie (la diversidad es máxima).



**Figura 13.** Relación entre el estadístico  $Q$  y el índice  $\alpha$  de la serie logarítmica para muestras de trampa de polillas de un bosque Irlandés. Tienden a estar fuertemente correlacionados ( $r = 0.92$ ). Se observa también que  $Q = \alpha$ . (Magurran 2004).

Kempton y Taylor (1976) aplican este índice en dos modelos de abundancia de especies que son frecuentemente utilizados: la serie logarítmica y la distribución normal logarítmica.

Obtienen que en el caso de la serie logarítmica  $Q = \alpha$ , y en el caso de la distribución normal logarítmica  $Q = 0.371 \frac{S}{\sigma}$ , donde  $S$  es el número de especies y  $\sigma$  es la desviación típica de abundancias registradas.

Lamont *et al.* (1977) proporcionan una modificación al estadístico  $Q$  en los que los percentiles 10 y 90 sustituirían al primer y tercer cuartil respectivamente se denomina estadístico  $Q$  modificado, y lo notaremos  $Q'$ .

$$Q' = \frac{0.5S}{\log\left(\frac{C_{90}}{C_{10}}\right)}$$

Kempton y Taylor (1978) mantuvieron que el uso de los cuartiles es más conveniente ya que se ven menos afectados por el tamaño de la muestra.

#### 1.2.2.2.7.- ÍNDICES DE SHANNON

Las medidas de diversidad más utilizadas son los índices que provienen de la teoría de la información. Estos índices se basan en la lógica de que la diversidad, o la información, en un sistema natural pueden ser medidas de un modo similar a la información contenida en un código o mensaje. Shannon y Weaver (1949) propusieron un índice de cálculo sencillo que mide la cantidad de información sobre la base conceptual aportada por la teoría de la información. La aplicación del índice de Shannon a los ecosistemas ofrece una estimación de la diversidad ecológica en bits (que es la menor cantidad de información, ya que se trata de un sistema binario que consta de sólo dos dígitos).

El índice de diversidad de Shannon es uno de los más conocidos. Mide la heterogeneidad de la comunidad. Este índice considera que los individuos se muestrean al azar a partir de una población indefinidamente grande, ésto es, una población efectivamente infinita (Pielou, 1975). El índice también asume que todas las especies están representadas en una muestra.

El *índice de diversidad de Shannon* se calcula a partir de la ecuación:

$$H = -\sum_i p_i \ln p_i$$

La cantidad  $p_i$  es la proporción de individuos hallados en la especie  $i$ -ésima ( $i = 1, 2, \dots, S$ ). En una muestra el verdadero valor de  $p_i$  es desconocido pero se estima mediante  $n_i/N$  (el máximo estimador probable) (Pielou, 1969). El uso de  $n_i/N$  como estimación de  $p_i$  produce un resultado sesgado y estrictamente hablando el índice debería ser obtenido a partir de la serie (Hutcheson, 1970; Bowman *et al.*, 1971):

$$H = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i - \frac{S-1}{N} + \frac{1 - \sum_{i=1}^S p_i^{-1}}{12N^2} + \frac{\sum_{i=1}^S (p_i^{-1} - p_i^{-2})}{12N^3} + \dots$$

En la práctica este error rara vez es significativo (Peet, 1974) y todos los términos de la serie después del segundo son muy pequeños. Una fuente de errores más substancial proviene de no conseguir la inclusión de todas las especies de la comunidad en la muestra (Peet, 1974). Este error aumenta a medida que la proporción de especies representada en la muestra disminuye.

En el caso de que el hábitat esté ocupado por una sola especie,  $S=1$ , entonces  $H=0$  ya que  $\ln 1=0$ . El valor máximo que tomará el índice de diversidad de Shannon será  $H=\ln S$ . Cuanto mayor sea el valor del índice, mayor es la diversidad.

El índice de Shannon-Weaver tiene la ventaja de ser de fácil aplicación, aunque lo complicado sea obtener los datos necesarios a partir de muestras adecuadas. Sin embargo, siendo muy posiblemente el más utilizado por los ecólogos, Margalef (1977) afirma que no tiene una interpretación sencilla.

De Benedictis (1973) estudia la correlación entre el índice de Shannon y el índice de Margalef, concluyendo que para cualquier valor de  $D_{mg}$  se tiene que:

$$S = 1 + D_{mg} \ln N$$

y que

$$H_{\max} = \ln(1 + D_{mg} \ln N)$$

es una función monótona creciente de  $S$ .

La demostración más sencilla para la obtención del índice de Shannon es la que se desarrolla en Schneider (2002), basada en los conceptos de información e incertidumbre como términos técnicos que describen un proceso que selecciona uno o más objetos de un conjunto de objetos.

### **Proposición**

El valor del índice de Shannon es máximo cuando todas las especies son igualmente abundantes.

### **Demostración**

En el caso en que en un hábitat de  $N$  individuos y  $S$  especies distintas, todas las especies sean igualmente abundantes, se verifica que existe un valor  $c > 0$  tal que

$$c = \frac{N}{S} \Rightarrow p_i = \frac{c}{N} \quad \forall i = 1, 2, \dots, S.$$

Para la demostración se utilizará el teorema de los multiplicadores de Lagrange en el cálculo del máximo de la función:

$$F(p_1, p_2, \dots, p_s) = -\sum_{i=1}^s p_i \log p_i + \lambda \left( \sum_{i=1}^s p_i - 1 \right)$$

Al ser:

$$\frac{\partial F}{\partial p_i} = -(\log p_i + 1) + \lambda = 0 \quad \text{con } i = 1, 2, \dots, S.$$

se tiene:

$$\log p_1 + 1 = \log p_2 + 1 = \dots = \log p_s + 1$$

de donde:

$$\log p_1 = \log p_2 = \dots = \log p_s$$

Es decir:

$$p_1 = p_2 = \dots = p_s$$

y como

$$\sum_{i=1}^s p_i = 1 \Rightarrow p_i = \frac{1}{S} = \frac{c}{cS} = \frac{c}{N} \quad \forall i = 1, 2, \dots, S.$$

Por tanto, el punto:  $\left( \frac{c}{N}, \frac{c}{N}, \dots, \frac{c}{N} \right)$  es un punto crítico.

Estudiando ahora la diferencial segunda:

$$\left( \frac{\partial^2 F}{\partial p_i \partial p_j} \right)_{\left( \frac{c}{N}, \dots, \frac{c}{N} \right)} = \begin{cases} -\frac{N}{c} & \text{si } i=j \\ 0 & \text{si } i \neq j \end{cases}$$

que será evidentemente negativa, se concluye que el punto crítico corresponde a un máximo.

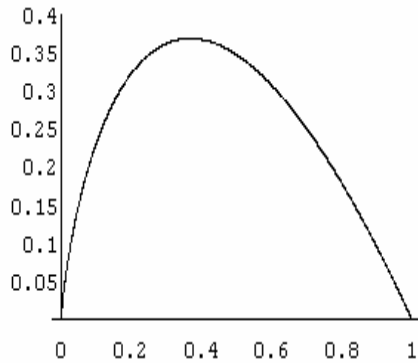
En los cálculos del índice de diversidad de Shannon se utilizan frecuentemente logaritmos en base 2, pero puede adoptarse cualquier base logarítmica. Es esencial que la elección de la base logarítmica sea consecuente cuando se comparan diversidades entre distintas muestras. Las unidades con las que se mide la diversidad provienen de la teoría de la información y dependen del tipo de logaritmos utilizados, dígitos binarios y bits para el logaritmo en base 2, bels naturales y nat para el logaritmo en base e, dígitos decimales, decit o dit para el logaritmo en base 10.

<b>Relación entre dit y bit</b>	3.32 DIT = BIT
<b>Relación entre nat y bit</b>	1.443 NAT = BIT
<b>Relación entre dit y nat</b>	DIT $\frac{3.32}{1.443}$ = NAT

**Tabla 4.** Relaciones entre las unidades que provienen de la teoría de la información con las que se mide la diversidad según el tipo de logaritmo.

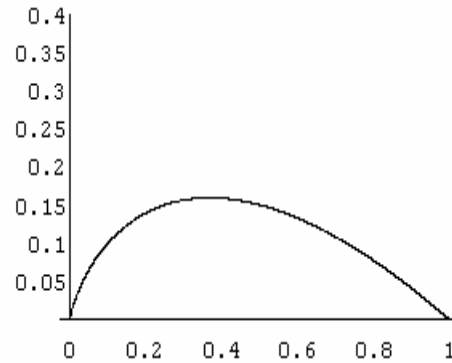
El valor del índice de diversidad de Shannon suele estar entre 1,5 y 3,5 y raramente sobrepasa 4,5 (Margalef, 1972).

En las gráficas 4 y 5 puede observarse la importancia que otorga el índice de Shannon  $H$  a las proporciones pequeñas, según se emplee el logaritmo decimal o el neperiano respectivamente. En ambos casos se comprueba cómo especies con escaso número de individuos (hasta una proporción del 10%) y especies muy numerosas (a partir del 90%) contribuyen de forma parecida al valor del índice de diversidad.



Gráfica 4.  $y = -x \log_{10} x$

Índice de Shannon utilizando logaritmo decimal.



Gráfica 5.  $y = -x \log_e x$

Índice de Shannon utilizando logaritmo neperiano.

Taylor (1978) señala que si el índice de Shannon se calcula para un cierto número de muestras, los índices por sí solos se distribuyen normalmente. Esta propiedad hace posible el uso de la estadística paramétrica, incluyendo los métodos de análisis de la varianza (véase Sokal y Rohlf, 1981), para comparar series de muestras en las cuales se ha calculado la diversidad. Este es un método muy útil para comparar la diversidad entre diferentes hábitats, especialmente cuando se han tomado un cierto número de muestras.

Sager y Hasler (1969) y también Hurlbert (1971) recogen que el índice de Shannon no es sensible a las especies raras que además pueden jugar un papel muy importante dentro del ecosistema. Sager y Hasler (1969) utilizan la siguiente imagen para representar la misma idea: el peso de un árbol es una medida inadecuada porque es insensible a la importancia funcional de las hojas.

Painer (1963) utiliza el índice de Shannon para estudiar la diversidad en la alimentación como una función del peso trófico. Fritsch y Shu (1999) utilizan el índice de Shannon como medida de diversidad para analizar la relación entre la disminución en la biodiversidad de dinosaurios en el periodo cretácico, y su extinción.

Hill (1973) recoge el *índice exponencial de Shannon*,  $I_{ex} = e^H$ , como índice de diversidad que alcanza el máximo cuando  $H = \ln S$  y el mínimo en  $H = 0$ . Así, será  $I_{ex} \max = e^{\log S}$  y  $I_{ex} \min = 1$ .

En la línea de la importancia que se atribuye a las poblaciones con un escaso número de individuos, puede plantearse también la elección de poblaciones según el tipo y número de individuos en la especie hallada.

Esta situación de diversidad ponderada se logra asignando ponderaciones  $u_i$  ( $i = 1, 2, \dots, S$ ) a cada especie.

Gil (1975) denomina entropía de Shannon ponderada a la expresión:

$$H(U, P) = - \frac{\sum_{i=1}^n u_i p_i \log p_i}{\sum_{i=1}^n u_i p_i}$$

Gil *et al.* (1993) amplían el estudio de esta entropía de Shannon ponderada.

Para contrastar la hipótesis nula de que las diversidades provenientes de dos muestras son iguales, se utiliza un procedimiento propuesto por Hutchenson (1970) (citado por Zar, 1996), que establece las siguientes etapas:

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

$$H_p = \frac{N \log N - \sum_{i=1}^S N_i \log N_i}{N}$$

donde:

- $N_i$ : Número de individuos de la especie  $i$ .

b) Para cada muestra se calcula la varianza del índice de diversidad ponderado:

$$Var[H_p] = \frac{\sum_{i=1}^S N_i \log^2 N_i - \left( \sum_{i=1}^S N_i \log N_i \right)^2}{N^3}$$

c) Se calcula la diferencia de varianza para ambas muestras:

$$D_{Var} = \sqrt{Var[H_{p_1}] + Var[H_{p_2}]}$$

d) Se obtiene el valor de  $t$  experimental:

$$t = \frac{H_{p_1} - H_{p_2}}{D_{Var}}$$

e) Se calculan los grados de libertad asociados con el valor de  $t$ :

$$g.l. = \frac{(\text{Var}[H_{p_1}] + \text{Var}[H_{p_2}])^2}{\frac{(\text{Var}[H_{p_1}])^2}{N_1} + \frac{(\text{Var}[H_{p_2}])^2}{N_2}}$$

f) Se busca en las tablas de la distribución  $t$  de Student el valor  $t$  teórico, estableciéndose la región de rechazo cuando el valor de  $t$  experimental es mayor que el valor de  $t$  teórico.

El índice de Shannon aparece referido en la literatura con otros nombres. Spellerberg y Fedor (2003) encontraron en la base de datos Biosis, entre los años 1993 y 2002, 1105 referencias como Índice de Shannon, 214 referencias como índice de Shannon-Wiener, y 165 como índice de Shannon-Weaver.

El libro en el que inicialmente aparece la expresión (Shannon y Weaver, 1949) contiene dos secciones:

-“La teoría matemática de la comunicación”, elaborada por Shannon. Esta sección fue publicada por el Bell System Technical Journal en 1948.

-“Recientes contribuciones a la teoría matemática de la comunicación”, elaborada por Weaver. Una versión de este trabajo apareció en Scientific American en 1949.

Por otra parte Shannon (fallecido el 24 de febrero de 2001) indicaba en la obra de 1949 que la Teoría de la Comunicación está en deuda con el matemático Nurbert Wiener, y citaba algunas de sus publicaciones. En cualquier caso, la expresión del índice apareció por primera vez en el texto de Shannon y Weaver (1949).

#### ***1.2.2.2.8.- ÍNDICE DE BRILLOUIN***

Se utiliza cuando ha sido censada toda la población o cuando no puede garantizarse la aleatoriedad de la muestra (por ejemplo, como indica Moreno (2000), cuando las especies son extraídas diferencialmente al objeto de captura).

Pielou (1975) dice que este índice es sensible a la presencia de especies raras.

El índice de Brillouin viene dado por la expresión:

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

siendo:

- $N$ : el número total de individuos en la muestra
- $N_i$ : el número de individuos de la especie  $i$  en la muestra.



El valor de este índice es menor que el del índice de Shannon y raramente excede de 4.5 porque no hay incertidumbre. Cuanto mayor sea el valor del índice de Brillouin habrá mayor diversidad.

El índice de Shannon y el índice de Brillouin dan estimadores de diversidad similares y que están correlacionados. Sin embargo, cuando se utilizan los dos índices para medir la diversidad de un conjunto particular de datos, el índice de Brillouin producirá siempre valores más bajos. Ésto es porque el índice de Brillouin describe una colección conocida sobre la que no hay incertidumbre. Laxton (1978) concluye que el índice de Brillouin es, matemáticamente hablando, el superior de las dos medidas de información.

La principal diferencia entre estos dos índices estriba en que el de Shannon no depende del tamaño muestral, al contrario que el de Brillouin.

Este índice es un poco difícil de calcular, y aún más difícil de saber lo que podría significar biológicamente.

#### 1.2.2.2.9.- ÍNDICES DE SIMPSON

El segundo grupo de índices de heterogeneidad está referido como medidas de dominancia, ya que se ponderan según la abundancia de las especies más comunes más que a partir de una medida de riqueza de especies. Uno de los más conocidos es el índice de Simpson (índice cuadrático o directo de Simpson).

Simpson (1949) define el *índice directo*,  $D$ , como la probabilidad de encuentro de individuos de especies distintas:

$$D = \sum_{i=1}^S p_i q_i = \sum_{i=1}^S p_i (1 - p_i) = \sum_{i=1}^S (p_i - p_i^2) = \sum_{i=1}^S p_i - \sum_{i=1}^S p_i^2 = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2$$

donde  $p_i$  es la proporción de individuos en la  $i$ -ésima especie.

Así el índice de Simpson se relaciona con el concepto de PIE (probability of interspecific encounter).

En el caso de que el hábitat esté ocupado por una sola especie,  $S = 1$  la diversidad será mínima y  $D = 0$ . El valor máximo que puede tomar este índice ocurre cuando todas las especies tienen un individuo ( $S = N$ ) y entonces  $D = \frac{S-1}{S}$ .

Simpson (1949) propuso como estimador muestral de este índice a:

$$\tilde{D} = \sum_{i=1}^S \left( \frac{N_i}{N} \right) \left( \frac{N - N_i}{N - 1} \right)$$

donde:

- $N_i$ : número de individuos de la especie  $i$  en la muestra.
- $N = \sum_{i=1}^S N_i$ : número total de individuos en la muestra.
- $S$ : número de especies en la muestra.

Se trata de un estimador consistente e insesgado (si  $N \geq 2$ ) que no requiere del conocimiento del número de especies que haya en la comunidad. Cuando  $N$  aumenta, tiende a la normalidad excepto en el caso  $S = N$ .

El índice de Shannon y el índice cuadrático de Simpson, son los más utilizados. Centeno *et al.* (2004) los emplean en un reciente estudio de diversidad en Calliphoridae. En este trabajo, los cambios de diversidad se interpretan como un indicador del impacto del hombre, en una especie de gran importancia sanitaria y forense y con diferentes niveles de asociación con los asentamientos humanos.

MacArthur (1965) plantea que si todas las especies fueran igualmente abundantes ( $p_i = p_j, \forall i, j = 1, \dots, S$ ), cuántas especies tendrían que existir en una colección hipotética para alcanzar un valor de PIE igual al valor del PIE de una colección real que contenga  $S$  especies distintas.

Llamando  $S_h$  al número de especies de la colección hipotética y  $p_i$  a la abundancia relativa de la especie  $i$  en la colección real, tenemos:

$$1 - \sum_{i=1}^S p_i^2 = 1 - S_h \left( \frac{1}{S_h} \right)^2 = 1 - \frac{1}{S_h}$$

ya que si todas son igualmente abundantes en la colección hipotética  $p_i = \frac{1}{S_h}$  y

$$\sum_{i=1}^S p_i^2 = S_h \left( \frac{1}{S_h} \right)^2.$$

Despejando ahora  $S_h = \frac{1}{\sum_{i=1}^S p_i^2}$

Así se obtiene una expresión utilizada como índice de diversidad que se conoce como el *índice recíproco de Simpson*. (También estudiado por Williams, 1964 y por MacArthur y Wilson, 1967).

El índice recíproco de Simpson viene dado por:

$$D' = \frac{1}{\sum_{i=1}^S p_i^2}$$

donde  $p_i$  es la proporción de individuos en la  $i$ -ésima especie.

A medida que  $\sum_{i=1}^S p_i^2$  se incrementa, la diversidad decrece y el índice de Simpson es, por lo tanto, expresado normalmente como  $D$  o bien  $D'$ . Si la diversidad fuera mínima, esto es cuando sólo existiera una especie,  $D' = 1$ . En el caso de máxima diversidad:

$$D' = \frac{1}{\sum_{i=1}^S p_i^2} = \frac{1}{S \frac{1}{S^2}} = \frac{1}{1/S} = S$$

El índice de Simpson está fuertemente recargado hacia las especies más abundantes de la muestra mientras que es menos sensible a la riqueza de especies. May (1975) demostró que una vez que el número de especies es de diez ó más, la distribución subordinada de abundancia de especies es importante para determinar si el índice tiene un valor alto o bajo.

Siendo así que  $D$  representa la probabilidad de encuentro interespecífico, el resto  $1 - D$ , representará la probabilidad de encuentro intraespecífico.

También puede calcularse el cociente entre las probabilidades de encuentros interespecíficos e intraespecíficos:

$$\frac{D}{1-D} = \frac{D-1+1}{1-D} = -1 + \frac{1}{1-D} = D' - 1$$

En el caso de que no existiera más que una especie, este cociente sería igual a 0 ( $D = 0$  y también  $D' = 1$ ).

En el caso de máxima diversidad, la razón valdría:

$$\frac{D}{1-D} = \frac{\frac{S-1}{S}}{1 - \frac{S-1}{S}} = \frac{S-1}{S-S+1} = S-1$$

(como también se concluye del máximo de  $D' = 1$ ).

Por tanto, el cociente entre las probabilidades de encuentros interespecíficos e intraespecíficos es una cantidad comprendida entre 0 y  $S - 1$ .

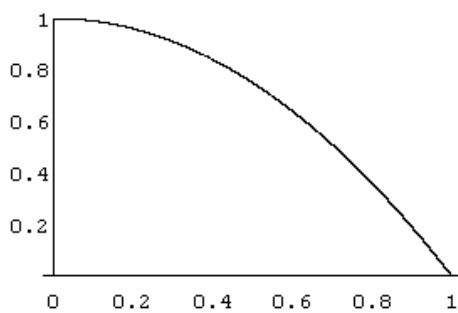
Patil y Taille (1982) utilizan las mismas relaciones matemáticas que Hill (1973), pero con un planteamiento diferente: muestran cómo la riqueza de especies, el índice de Shannon, y el índice de Simpson están relacionados. Su marco, en el que se examina la sensibilidad de un índice a la especie rara, reformula estas medidas familiares en términos de encuentros interespecíficos. En otras palabras, la especie  $i$ -ésima más rara, será la especie del siguiente organismo que es menos probable de ser encontrada.

Cuando se utilizan diferentes índices de diversidad sobre los mismos conjuntos de datos, pueden aparecer inconsistencias en la ordenación en diversidad. Kempton

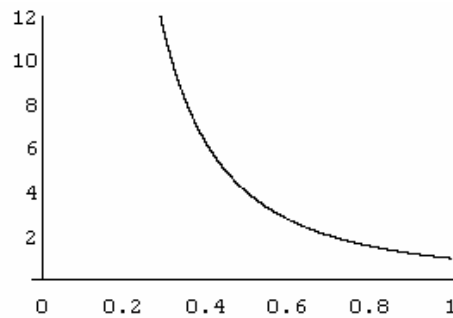
(1979) opina que no se conoce bien cómo a menudo el problema de la inconsistencia de la ordenación en diversidad crea dificultades de interpretación en la práctica. Hurlbert (1971) utilizó conjuntos artificiales de datos para demostrar el problema.

Las diferencias existentes entre los índices de Shannon y los índices de Simpson radican en la importancia que se da a las proporciones pequeñas. Estas diferencias generan inconsistencias en ordenaciones en diversidad. Almorza *et al.* (2000) analizaron algunas de estas inconsistencias y sus consecuencias a partir de un ejemplo real.

En relación con las gráficas 6 y 7, y para establecer una comparación, vemos que el elemento común que aparece en los índices cuadrático y recíproco de Simpson,  $\sum_{i=1}^S p_i^2$ , se ve poco influenciado por valores pequeños de  $p_i$ . De esta forma, al calcular la diversidad mediante un valor contrario a  $\sum_{i=1}^S p_i^2$ , restándoselo a la unidad ( $D$ ) o calculando su inverso ( $D'$ ), resulta que estos valores pequeños de  $p_i$  han influido mucho en el valor de la diversidad. Las gráficas 6 y 7 dan una idea aproximada (no exacta como ocurría en el caso de las gráficas 4 y 5) de esta influencia.



**Gráfica 6.**  $y = 1 - x^2$   
Índice cuadrático de Simpson.



**Gráfica 7.**  $y = 1/x^2$   
Índice recíproco de Simpson.

Hurlbert (1971) plantea el siguiente problema teórico: establece dos comunidades A y B con 6 y 91 especies respectivamente. En la comunidad A las especies 1 y 2 cuentan con 18000 individuos, y las cuatro restantes con 16000. En la comunidad B la especie 1 cuenta con 40000 individuos, y las noventa restantes con 667 cada una.

De esta forma se obtienen los siguientes valores para los índices de Shannon y recíproco de Simpson.

Comunidad	$S$	$H$	$D'$
A	6	0,78	5,98
B	91	2,70	5,00

**Tabla 5.** Problema planteado por Hurlbert (1971).

Esta situación planteada por Hurlbert (1971) cuestiona el uso indiscriminado de cualquier índice de diversidad para cualquier situación.

Al respecto, Almorza *et al.* (2001) destacan la importancia de que el investigador considere que para el objeto de su estudio tiene la presencia de especies con escaso número de individuos, debe ser el determinante para la elección del índice de diversidad. Valorar, desde el punto de vista biológico, la importancia de las contribuciones a los índices de diversidad de cada una de estas especies, y razonar a continuación sobre la elección del índice adecuado, debería formar parte del estudio de diversidad.

Por otra parte, Findley (1973) se plantea considerar en la medida de diversidad, que el tipo de especie es un factor a tener en cuenta. La idea es que sería más diverso un hábitat formado por especies muy diferentes entre sí que otro hábitat formado por el mismo número de especies, pero con una relación taxonómica importante.

La explicación a la cuestión planteada por Hurlbert (1971) la responde Peet (1974) indicando el hecho de que el índice de Shannon hace más énfasis en la abundancia de especies que sobre la riqueza de especies, mientras que el índice de Simpson lo hace al contrario.

#### ***1.2.2.2.10.- ÍNDICE DE MCINTOSH***

McIntosh (1967) propuso que una comunidad puede ser concebida como un punto en un hipervolumen  $S$ -dimensional y que la distancia Euclídea de la comunidad desde su origen podría ser utilizada como medida de diversidad. Esta distancia se conoce como  $U$  y se calcula:

$$U = \sqrt{\sum_{i=1}^S N_i^2}$$

siendo  $N_i$  la abundancia de la  $i$ -ésima especie.

El índice de McIntosh  $U$  no es formalmente un índice de dominancia. Sin embargo, una medida de diversidad ( $D$ ) o dominancia puede calcularse:

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

#### ***1.2.2.2.11.- ÍNDICE DE BERGER-PARKER***

Una medida de dominancia intuitivamente simple es el índice  $d$  de Berger-Parker (Berger y Parker, 1970; May, 1975). El índice de Berger-Parker expresa la abundancia proporcional de las especies más abundantes.

El índice de Berger-Parker viene dado mediante la expresión:

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

donde

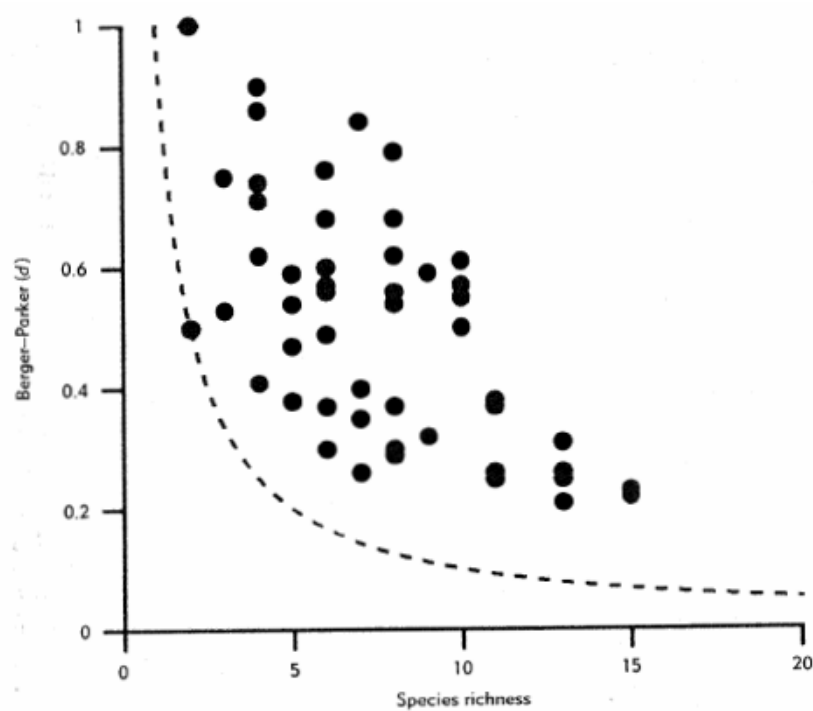
- $N$ : es el número total de individuos.
- $N_{\max}$  : es el número de individuos de la especie más abundante.

Conceptualmente  $d$  puede considerarse como el equivalente al valor de  $k$  en la serie geométrica, ya que ambas medidas describen la importancia relativa de la especie más dominante en la comunidad.

Al igual que el índice de Simpson, un valor alto de  $d$  significa una menor diversidad, por eso con frecuencia se utiliza el recíproco del índice de Berger-Parker. De este modo un incremento en el valor del índice se acompaña con un incremento de la diversidad y una reducción de la dominancia. (Magurran, 1989, 2004).

Este índice es independiente de  $S$  pero está influenciado por el tamaño muestral. En comunidades grandes ( $S > 100$ ),  $d$  es independiente de  $S$ , pero en comunidades pequeñas su valor tiende a disminuir cuando la riqueza de especies crece (Figura 14).

May (1975) concluye que es una de las medidas de diversidad disponibles más satisfactorias.



**Figura 14.** Relación entre el índice de Berger – Parker ( $d$ ) y la riqueza de especies ( $S$ ) para comunidades de peces de agua dulce en Trinidad. La línea discontinua indica el valor que  $d$  tendría para un determinado número de especies si todas las especies fueran igualmente abundantes (uniformidad perfecta). Como  $d$  representa la abundancia proporcional de la especie más abundante, la disminución de sus valores representa mayor diversidad. (Magurran 2004).

**1.2.2.2.12.- CLASE GENERAL DE GOOD**

Good (1953) propuso una clase general de índices de diversidad que incluye a los índices de Shannon y de Simpson.

Considera una población formada por  $S$  especies ordenadas en función de sus abundancias relativas  $p' = (p_1, p_2, p_3, \dots, p_S)$ . Good sugiere utilizar como medida de diversidad a:

$$H(\alpha, \beta) = \sum_{i=1}^S p_i^\alpha (-\log p_i)^\beta$$

donde  $\alpha$  y  $\beta$  son enteros no negativos.

Según los valores que tomen  $\alpha$  y  $\beta$  se obtienen casos particulares que también constituyen o se relacionan con índices de diversidad.

- ▶  $H(0,0) = S$  (Número de especies)
- ▶  $H(1,1) = -\sum_{i=1}^S p_i \log p_i$  (Índice de Shannon)
- ▶  $H(2,0) = \sum_{i=1}^S p_i^2$  (Índice de Simpson)

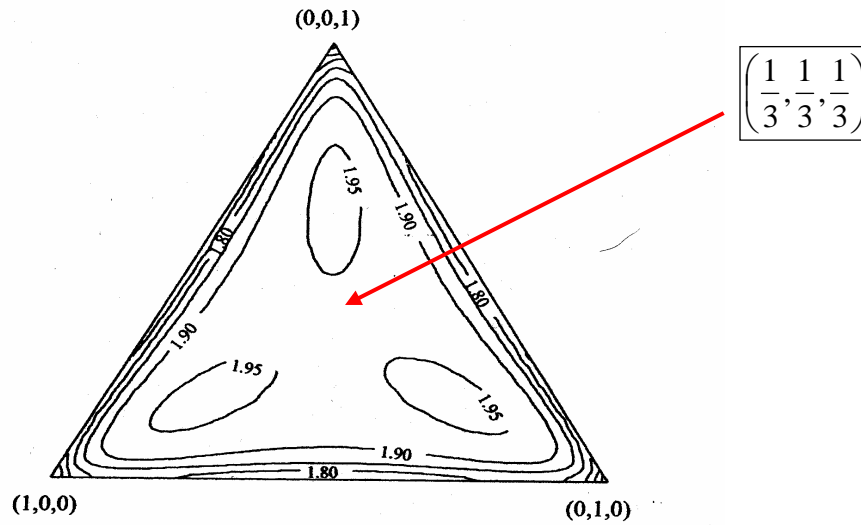
No todos los valores de  $(\alpha, \beta)$  proporcionan medidas de diversidad, por ejemplo:  $H(1, 0) = 1$ .

Baczkowski *et al.* (1998) estudian el caso de 3 especies ( $S = 3$ ) mostrando la situación de  $H(0.50; 1.25)$ .

La gráfica corresponde a un triángulo de vértices  $(1,0,0)$ ;  $(0,1,0)$  y  $(0,0,1)$  que van a representar los valores  $(p_1, p_2, p_3)$ . El centroide proporciona el caso equiprobable  $(\frac{1}{3}, \frac{1}{3}, \frac{1}{3})$ . Webb (1974) ya empleó este tipo de gráficos.

Para verificar las propiedades de Pielou, debería existir un único máximo en el centroide y no ocurre así (ver Figura 15), por lo que  $H(0.50; 1.25)$  no satisface esta propiedad y no podría emplearse como índice de diversidad.

Aunque  $H(0.50; 1.25)$  no sea un índice de diversidad, éste puede obtenerse con pequeñas variaciones de  $\alpha$  y  $\beta$ , así, según Baczkowski *et al.* (1998),  $H(0.50; 1.10)$  y  $H(0.65; 1.25)$  satisfacen las propiedades de Pielou.



**Figura 15.** La gráfica corresponde a un triángulo de vértices  $(1,0,0)$ ;  $(0,1,0)$  y  $(0,0,1)$  que van a representar los valores  $(p_1, p_2, p_3)$ . El centroide proporciona el caso equiprobable  $(\frac{1}{3}, \frac{1}{3}, \frac{1}{3})$  (Baczkowski *et al.* 1998).

Baczkowski *et al.* (1997) analizan distintos valores de  $\alpha$  y  $\beta$  y los correspondientes de  $H(\alpha, \beta)$  para el modelo del Bastón Roto. Así tabulan el comportamiento de  $H(\alpha, \beta)$  cuando  $-2 \leq \alpha, \beta \leq 2$ , como se recoge en la Tabla 6.

Para que la clase general de Good verifique la primera propiedad de Pielou antes referida, se requiere que:

- a)  $H_E(\alpha, \beta) \geq H_B(\alpha, \beta)$  en regiones para las que  $H(\alpha, \beta)$  es una función creciente de  $S$ . Región **EB**.
- b)  $H_E(\alpha, \beta) \leq H_B(\alpha, \beta)$  en regiones para las que  $H(\alpha, \beta)$  es una función decreciente de  $S$ . Región **BE**.

Siendo:

$H_E(\alpha, \beta)$ : Valor máximo del índice  $H(\alpha, \beta)$  (cuando todos los valores  $p_i$  son iguales,  $i = 1, 2, \dots, S$ ).

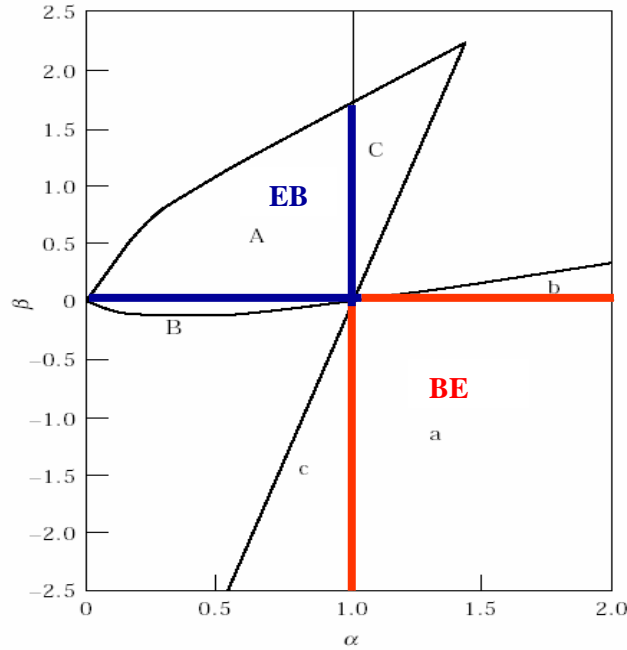
$H_B(\alpha, \beta)$ : Valor del índice  $H(\alpha, \beta)$  para el modelo del Bastón Roto.





Los límites de las regiones **EB** y **BE** vienen dados por (ver Figura 16):

- ◆ Región **EB**: Limitada por  $\beta = 0$ ,  $\alpha = 1$  y una frontera superior que conecta los puntos  $(\alpha, \beta) = (0, 0)$  y  $(\alpha, \beta) = (1; 1.65)$ .
- ◆ Región **BE**: Limitada por el cuadrante  $\alpha \geq 1$  y  $\beta \leq 0$ .



**Figura 16.** Regiones aceptables de  $H(\alpha, \beta)$ .  
 (A) región (EB),  $\forall S \geq 1$   
 (B) región (EB),  $\forall S \geq 2$   
 (Elaboración propia a partir de Baczkowski *et al.*, 1997).

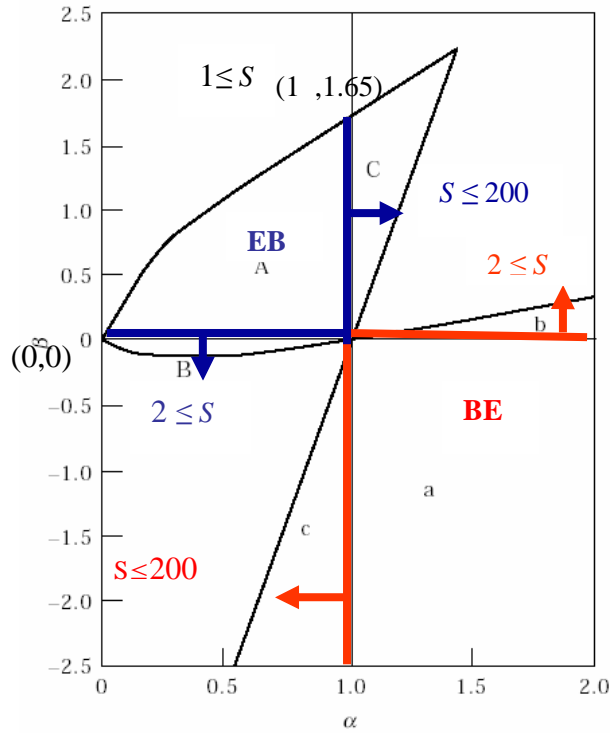
Estos límites se establecen en la restricción  $S \geq 1$ , que si se relaja en la medida  $S \geq 2$  ó  $S \leq 200$ , modifica las fronteras de las regiones en la forma que se recoge en la Figura 17.

En la Figura 18, el índice de Shannon se sitúa en el punto  $(\alpha, \beta) = (1, 1)$  ubicado en la región **EB** que refleja la primera propiedad de Pielou.

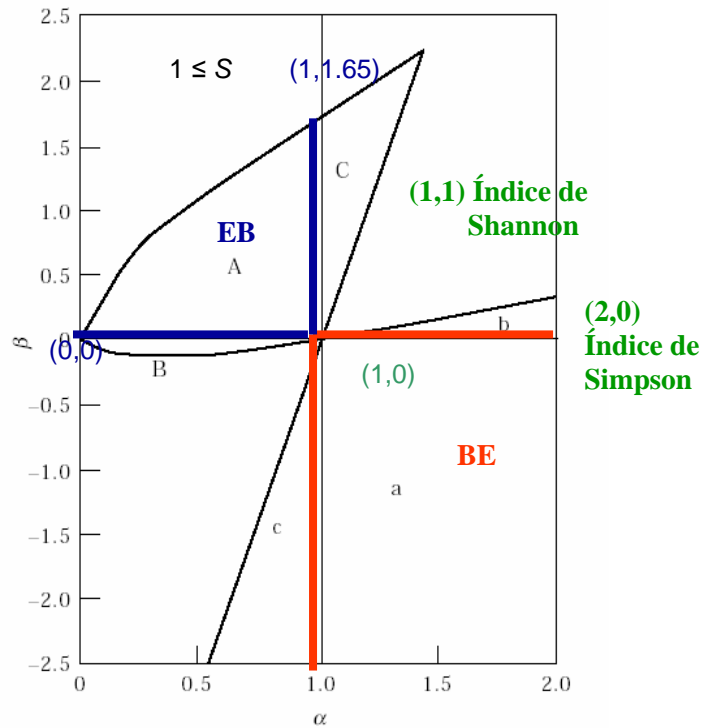
En el punto  $(\alpha, \beta) = (2, 0)$  se encuentra la expresión  $H(2,0) = \sum_{i=1}^S p_i^2$ , que en la región **BE** no verifica la primera propiedad de Pielou, y esto se conoce ya que se trata de modificaciones de  $H(2, 0)$  las que determinan los índices directo y recíproco de Simpson.

$$D = 1 - H(2,0) \quad ; \quad D' = 1/H(2,0)$$

Con estas modificaciones ya se trabaja con una función creciente de  $S$ .



**Figura 17.** Regiones aceptables de  $H(\alpha, \beta)$  . (A) región (EB)  $\forall S \geq 1$  , (B) región (EB)  $\forall S \geq 2$  , (C) región (EB)  $\forall S \leq 200$  , (a) región (BE)  $\forall S \geq 1$  , (b) región (BE)  $\forall S \geq 2$  , (c) región (BE)  $\forall S \leq 200$  . (Elaboración propia a partir de Baczkowski *et al.*, 1997).



**Figura 18.** En el punto  $(\alpha, \beta) = (1, 1)$  ubicado en la región **EB** se sitúa el índice de Shannon. En el punto  $(\alpha, \beta) = (2, 0)$ , en la región **BE**, se encuentra la expresión  $H(2,0) = \sum_{i=1}^S p_i^2$  . Ésta expresión, con las modificaciones adecuadas, determinan los índices directo y recíproco de Simpson. (Elaboración propia a partir de Baczkowski *et al.*, 1997).

Baczkowski *et al.* (1997) determinaron los valores máximos que pueden tomar los índices de la clase general de Good en función de los valores de  $\alpha$  y de  $\beta$ ,  $H_E(\alpha, \beta)$ , que se recogen en la Tabla 7:

Además prueban los siguientes comportamientos de  $H_E(\alpha, \beta)$ :

- A.  $H_E(\alpha, \beta)$  verifica la segunda propiedad de Pielou cuando  $S \geq 1$  dados  $\alpha \leq 1$  y  $\beta \geq 0$  pero excluyendo los casos donde  $(\alpha, \beta) = (0, 0)$  y  $(\alpha, \beta) = (1, 0)$ .
  
- B. Si  $\alpha \geq 1$  y  $\beta \leq 0$ , pero excluyendo el caso  $(\alpha, \beta) = (1, 0)$ , entonces  $H_E(\alpha, \beta)$  es una función decreciente de  $S, \forall S \geq 1$ , por lo que una modificación de  $H_E(\alpha, \beta)$  satisfaría la segunda propiedad de Pielou.

La condición  $S \geq 1$  puede mejorarse, como se ha comentado antes, ya que habitualmente  $2 \leq S \leq 200$ . De esta forma si en el caso **A** anterior se fija  $\beta = 0.5$ , entonces  $H_E(\alpha, \beta)$  es una función creciente de  $S, \forall S \in [2; 200]$ , restringiendo  $\alpha < 1.09$ .



### 1.2.2.2.13.- NÚMEROS DE HILL

Estos índices pueden derivarse de los denominados números de Hill (Ludwig y Reynolds, 1988). El método de Hill permite ordenar estos índices de acuerdo a su tendencia a sobrevalorar bien la riqueza de especies (dando mayor peso a las especies menos abundantes y poco comunes o raras), o bien, la dominancia, es decir dando mayor énfasis a las especies más abundantes.

Hill (1973) definió un índice de diversidad como la abundancia proporcional media recíproca. Propuso un método para describir las relaciones entre todos estos índices, y fue capaz de clasificarlos de acuerdo al peso que cada uno de ellos otorgaba a las especies más raras:

$$N_a = \left( p_1^a + p_2^a + p_3^a + \dots + p_n^a \right)^{1/(1-a)}$$

siendo  $N_a$  el  $a$ -ésimo orden de diversidad y  $p_n$  es la abundancia proporcional de la especie de orden  $n$ .

Si  $a = -\infty$ ;  $N_{-\infty}$  recíproco de la abundancia proporcional de la especie más rara.

Si  $a = 0$ ;  $N_0 = S$  número total de especies en la muestra.

Si  $a = 1$ ;  $N_1 = e^H$  índice exponencial de Shannon.

Si  $a = 2$ ;  $N_2 = 1 / \sum_{i=1}^S p_i^2$  índice recíproco de Simpson.

Si  $a = \infty$ ;  $N_{\infty}$  recíproco de la abundancia proporcional de la especie más común (recíproco del índice de Berger-Parker).

Siempre será cierto que  $N_0 > N_1 > N_2$ .

En el segundo caso todas las especies, incluso las raras, son igualmente valoradas. En el tercero se otorga más valoración a las especies abundantes y, en el cuarto, a las especies muy abundantes.

Cualquier orden de  $N$  puede ser empleado como un índice de diversidad pero Magurran (1989), afirma que es mejor utilizar aquellos cuyas propiedades son perfectamente conocidas. Estas medidas de diversidad también se diferencian en su capacidad discriminatoria.

### 1.2.2.2.14.- ÍNDICE DE STRONG

El índice de Strong (2002) se calcula mediante la expresión:

$$D_W = \max_i \left[ \left( \frac{b_i}{N} \right) - \frac{i}{S} \right]$$

donde

- $b_i$ : Secuencia total acumulada de los  $i$ -ésimos valores de abundancia de especies clasificados de los más grandes a los más pequeños.
- $N$ : número total de individuos en la muestra.
- $S$ : número total de especies en la muestra.
- $max_i$ :  $i$ -ésimo valor más grande calculado.

El índice de Strong toma valores entre 0 y 1. Los valores cercanos a 0 indican que hay un grado muy alto de semejanza entre las especies (es decir, un alto grado de uniformidad de especies, o presencia con casi la misma abundancia), mientras que los valores cercanos a 1 representan una proporción muy grande de abundancia concentrada dentro de los miembros de una muestra.

Podemos ver el significado de la ecuación estudiando la Figura 19 proporcionada por Strong (2002). La curva superior representa la curva de acumulación de especies para la muestra y la línea recta representa un modelo en el cual cada especie tiene la misma abundancia.

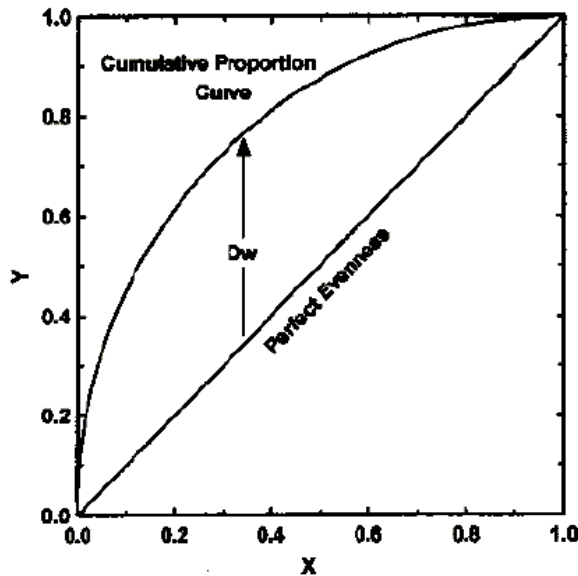


Figura 19. El eje  $x$  ( $\frac{i}{S}$ ) y el eje  $y$  ( $\frac{b_i}{N}$ ) de la gráfica representan la mitad derecha e izquierda de la ecuación. (Strong, 2002).

## II.-CONCEPTOS EN LA DIVERSIDAD

Siendo la diversidad un concepto difícil de definir, diferentes autores idearon índices diferentes lo que hizo añadir mayor confusión al problema.

Recientemente el término Biodiversidad ha ampliado el significado de la diversidad de especies. La Biodiversidad incluye la diversidad genética y también la diversidad del ecosistema.

A su vez, la diversidad incluye a dos conceptos distintos:

## 1.- Riqueza de especies

El concepto inicial y también el más simple de diversidad es la riqueza de especies, éste es, el número de especies que viven en el mismo hábitat. McIntosh (1967) utilizó el nombre de riqueza de especies para describir este concepto.

El problema principal para su determinación es que a menudo resulta imposible enumerar todas las especies que viven en un hábitat natural. Para resolver este problema, se han desarrollado diferentes métodos de estimación que ya han sido referidos en Apartado I.2.2.1. de este Capítulo.

## 2.- Heterogeneidad

Simpson (1949) se planteó el problema de qué comunidad es más diversa: una que tenga 10 especies igualmente abundantes u otra que también contenga 10 especies pero en la que una de ellas comprenda al 99% del total de individuos.

De esta forma se planteó un concepto de diversidad que incluye a dos conceptos distintos, la riqueza de especies y la uniformidad. El concepto de uniformidad se desarrollará a continuación en el Apartado III de este Capítulo.

El término heterogeneidad fue aplicado por Good (1953) y en ecología se entiende como sinónimo de diversidad (Hurlbert, 1971).

En general Dickman (1968) indica que los índices de diversidad no asumen que lo más abundante es una especie particular, pero que lo más importante es la comunidad.

## III.-UNIFORMIDAD

Podemos definir la uniformidad como la proporción de abundancias de los individuos de cada una de las especies.

Al plantear la relación entre el índice de diversidad obtenido y el valor máximo de ese índice, como una medida de la relatividad del mismo, se llega al concepto de uniformidad, entonces se trata de un parámetro descriptivo de las relaciones de abundancia.

La mayoría de las comunidades de plantas y de animales contienen unas pocas especies dominantes y muchas otras especies relativamente poco comunes. Las medidas de uniformidad pretenden cuantificar esta situación desigual en relación con una comunidad hipotética en la que todas las especies sean igualmente frecuentes.

Lloyd y Ghelardi (1964) destacan la importancia de este concepto indicando que hay dos componentes en la diversidad: el número de especies y la uniformidad; afirmación que luego desarrollará Magurran (1989).

La uniformidad se puede medir de distintas maneras:



1.- Estimándola a partir de la abundancia de la especie dominante:

$$E = \frac{1}{Sp_i}$$

El valor de  $E$  es pequeño y se acerca a 0 cuando una especie domina sobre todas las demás en la comunidad y toma el valor 1 cuando todas las especies comparten abundancias similares.

$$p_i = \frac{1}{S} \quad \forall i = 1, \dots, S \quad \Rightarrow \quad E = \frac{1}{Sp_i} = \frac{S}{S} = 1$$

2.- Mediante el cociente entre el valor del índice de diversidad observado y el valor máximo que pueda alcanzar ese índice en la comunidad estudiada. Ésta ha sido la definición tradicionalmente empleada (Margalef 1958; Patten 1962; Pielou 1966).

De esta forma definiremos la uniformidad como:

$$E = \frac{\Delta}{\Delta_{m\acute{a}x}}$$

donde:

- $\Delta$ : valor observado del parámetro.
- $\Delta_{m\acute{a}x}$ : valor del parámetro asumiendo que todas las especies son igualmente abundantes.

De esta forma, para cada índice de diversidad se tiene un valor de uniformidad.

A continuación, y como ejercicio dentro de este Capítulo, calculamos la uniformidad para algunos de los índices de diversidad comentados:

**\* Para el índice de Menhinick:**

$$E = \frac{D_{Mh}}{D_{Mh\max}} = \frac{D_{Mh}}{\sqrt{N}} = \frac{S/\sqrt{N}}{\sqrt{N}} = \frac{S}{N}$$

**\* Para el índice de Shannon:**

$$E = \frac{H}{H_{\max}} = \frac{H}{\ln S}$$

A esta uniformidad se le conoce también como Equidad de Pielou (Moreno, 2000).

Este índice se modifica con cambios mínimos en la riqueza de especies (se modifica sustancialmente con el agregado a la muestra de sólo una especie rara; Peet, 1975).

Su valor se encuentra entre 0 y 1, de forma que 1 corresponde a situaciones donde todas las especies son igualmente abundantes.

**\* Para el índice exponencial de Shannon:**

$$E = \frac{I_{ex}}{I_{ex\max}} = \frac{I_{ex}}{e^{\ln S}}$$

**\* Para el índice de Brillouin:**

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

donde

$$HB_{\max} = \frac{1}{N} \ln \frac{N!}{([N/S]!)^{S-r} ([N/S]+1)!^r} \quad \text{con } [N/S] \text{ la parte entera de } N/S \text{ y}$$

$$r = N - S[N/S].$$

**\* Para el índice directo de Simpson:**

$$E = \frac{D}{D_{\max}} = \frac{D}{(S-1)/S} = \frac{DS}{S-1}$$

**\* Para el índice recíproco de Simpson:**

Smith y Wilson (1996) y Krebs (1999) dan la expresión:

$$E = \frac{D'}{D'_{\max}} = \frac{D'}{S}$$

Toma valores entre 0 y 1, y no es sensible a la riqueza de especies. Smith y Wilson (1996) expresan la relación  $D' = E \cdot S$ . El índice de Shannon se puede también descomponer de la misma manera, y esta propiedad Buzas y Hayek (1996) y Hayek y Buzas (1997) la explotaron en su estudio sobre el SHE análisis.

**\* Para el índice de McIntosh:**

$$E = \frac{N-U}{N - N/\sqrt{S}} \quad (\text{Pielou, 1975}).$$

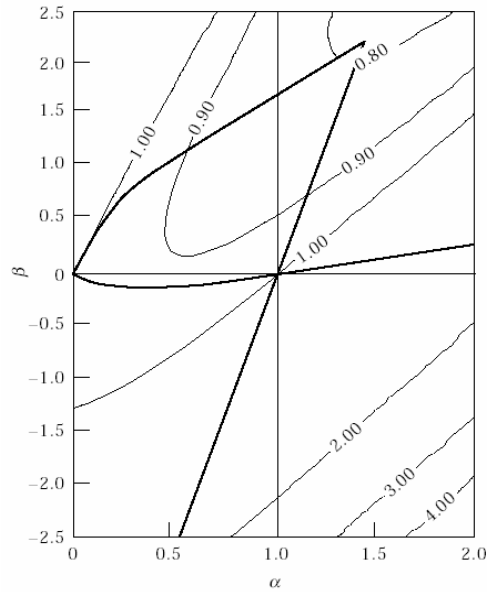
**\* Para la clase general de Good:**

$$E = \frac{H(\alpha, \beta)}{H_{\max}(\alpha, \beta)} = \frac{H(\alpha, \beta)}{S^{1-\alpha} (\log S)^\beta}$$

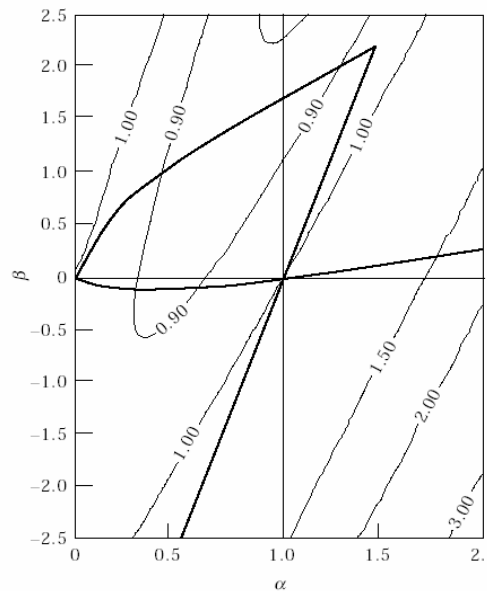
Realizando, en esta clase, el cociente  $J = \frac{H_B(\alpha, \beta)}{H_E(\alpha, \beta)}$  se observa que los valores  $J \leq 1$

corresponden a la región **EB**, y en la región **BE** se obtiene  $J \geq 1$ .

Baczkowski *et al.* (1997) plantean un trabajo en el que buscan valores pequeños de  $J$  en la región **EB** y valores grandes de  $J$  en la región **BE**. Las Figuras 20 y 21 representan los valores de  $J$  para  $S = 10$  y  $S = 100$ , respectivamente.



**Figura 20.** Representa los valores de  $J$  para  $S = 10$  (Baczkowski *et al.*, 1997).



**Figura 21.** Representa los valores de  $J$  para  $S = 100$  (Baczkowski *et al.*, 1997).

**NOTA:** las Figuras 20 y 21 se interpretan en función de las explicaciones señaladas en el Apartado I.2.2.2.12 de este Capítulo.

En el mismo trabajo comprueban que  $J$  cambia más cuando varía  $S$  en el índice de Shannon que en el índice de Simpson, e incluye la siguiente tabla a modo de ejemplo:

Ratio ( $J$ ) using	Number of species			
	$s = 10$	$s = 20$	$s = 50$	$s = 100$
Shannon index	0.85568	0.87567	0.89763	0.91076
Simpson index	1.70710	1.82011	1.91006	1.94813

Tabla 8. Valores de  $J$  para el índice de Shannon y el índice de Simpson (Baczkowski *et al.*, 1997).

Para el modelo del Bastón Roto también comprueban el valor del cociente

$$R_B = \frac{H_B(\alpha, \beta; S = 50)}{H_B(\alpha, \beta; S = 10)}$$

entre los valores de la clase general de Good para el caso de 50 y de 10 especies.

La Figura 22 recoge los valores de este cociente para 10 y 50 especies, respectivamente en el modelo del Bastón Roto y en función de los valores de  $\alpha$  y de  $\beta$ .

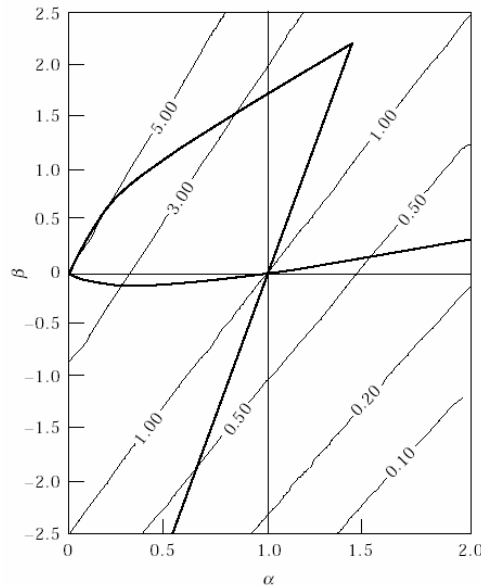


Figura 22. Recoge los valores del cociente  $R_B = \frac{H_B(\alpha, \beta; S = 50)}{H_B(\alpha, \beta; S = 10)}$  para 10 y 50 especies, respectivamente, en el modelo del Bastón Roto y en función de los valores de  $\alpha$  y de  $\beta$ . (Baczkowski *et al.*, 1997).

3.- La uniformidad también se puede medir como una variación de este cociente. Puede calcularse mediante la expresión:

$$E' = \frac{\Delta - \Delta_{\min}}{\Delta_{\max} - \Delta_{\min}}$$

donde:

- $\Delta_{\min}$ : valor que tendría el parámetro si una especie estuviera representada por  $N - (S + 1)$  individuos y las demás especies por un solo individuo cada una.

Bajo estas condiciones, los valores  $\Delta_{\min}$  de cada índice de diversidad serán distintos y también los nuevos valores de uniformidad. De todas formas, las diferencias entre  $E$  y  $E'$  no serán importantes salvo cuando  $\Delta$  sea pequeño o cuando  $\Delta_{\min}$  sea grande.

Sheldon (1969) anticipa que los valores de  $E'$  son dependientes del número de especies.

Hurlbert (1971) calculó los valores  $D_{\min}$  y  $D'_{\min}$  asociados a  $\Delta_{\min}$ :

$$D_{\min} = \frac{(2N - S)(S - 1)}{N^2}$$

$$D'_{\min} = \frac{N^2}{N^2 + (S - 2N)(S - 1)}$$

De esta manera se obtiene:

**\* Para el índice directo de Simpson**

$$E' = \frac{D - \frac{(2N - S)(S - 1)}{N^2}}{S - 1 - \frac{(2N - S)(S - 1)}{N^2}}$$

**\* Para el índice recíproco de Simpson**

$$E' = \frac{D' - \frac{N^2}{N^2 + (S - 2N)(S - 1)}}{S - \frac{N^2}{N^2 + (S - 2N)(S - 1)}}$$

A continuación se calcula la uniformidad de esta nueva forma para algunos de los índices de diversidad:

**\* Para el índice de Shannon**

Beisel y Moreteau (1997) proporciona un método sencillo para calcular  $H_{min}$ .

$$H_{max} = \log S$$

$$\begin{aligned} H_{min} &= - \left[ p_1 \log p_1 + \sum_{i=2}^S p_i \log p_i \right] = - \frac{1}{N} \left[ (N-S+1) \log \frac{N-S+1}{N} + (S-1) \log \frac{1}{N} \right] = \\ &= - \frac{1}{N} \left[ \log \left( \frac{N-S+1}{N} \right)^{N-(S-1)} + \log \left( \frac{1}{N} \right)^{(S-1)} \right] = - \frac{1}{N} \log \left[ \frac{\left( \frac{N-S+1}{N} \right)^N}{\left( \frac{N-S+1}{N} \right)^{S-1} \cdot \left( \frac{1}{N} \right)^{S-1}} \right] = \\ &= \log \left[ \frac{(N-S+1)^N}{N^N (N-S+1)^{S-1}} \right]^{\frac{1}{N}} = \log \frac{N}{(N-S+1)^{\frac{N-S+1}{N}}} \\ E' &= \frac{H - \log \frac{N}{(N-S+1)^{\frac{N-S+1}{N}}}}{\log S - \log \frac{N}{(N-S+1)^{\frac{N-S+1}{N}}}} \end{aligned}$$

**\* Para el índice exponencial de Shannon**

$$I_{ex max} = e^{\log S}$$

$$\begin{aligned} I_{ex min} &= e^{\log \frac{N}{(N-S+1)^{\frac{N-S+1}{N}}}} \\ E' &= \frac{I_{ex} - e^{\log \frac{N}{(N-S+1)^{\frac{N-S+1}{N}}}}}{e^{\log S} - e^{\log \frac{N}{(N-S+1)^{\frac{N-S+1}{N}}}}} \end{aligned}$$

**\* Para el índice de Menhinick**

$$D_{Mh max} = \frac{N}{\sqrt{N}} = \sqrt{N}$$

Será mínimo cuando todos los individuos sean de la misma especie ( $S = 1$ ) y  $N$  sea muy grande, pero si  $N \rightarrow \infty$ , entonces:  $D_{Mh min} \cong 0$

$$E' = \frac{D_{Mh} - 0}{D_{Mh \max} - 0} = \frac{S/\sqrt{N}}{\sqrt{N}} = \frac{S}{N} = E$$

4.- La uniformidad también puede medirse mediante índices de uniformidad desarrollados específicamente.

**\* Índice de Uniformidad de Bulla:**

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

donde  $O = 1 - \frac{\sum_{i=1}^S \left| p_i - \frac{1}{S} \right|}{2}$

Siendo  $O$  el solapamiento entre la distribución observada y una distribución teórica con el mismo número de especies que la distribución observada y uniformidad perfecta. Este índice ha sido muy criticado (Molinari, 1996).

**\* Índice de Uniformidad de Hill:**

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

donde  $N_1$  y  $N_2$  son los número de Hill de primer y segundo orden (ver Apartado I.2.2.2.13. de este Capítulo).

Baev y Penev (1995) indican que este índice puede causar malentendidos en algunos casos particulares ya que alcanza valores altos cuando la uniformidad es alta, esto es, cuando una o dos especies codominan las comunidades.

**\* Índice de Uniformidad de Alatalo:**

$$F = \frac{N_2 - 1}{N_1 - 1}$$

Se trata de una variación del índice de uniformidad de Hill que Molinari (1989 y 1996) indica como no recomendable porque al utilizarse en comparaciones tiende a sobrevalorar la uniformidad y tiene una relación no lineal con ésta.

**\* Índice de Sheldon:**

$$E = \frac{e^H}{S}$$

donde  $H$  es la diversidad observada medida mediante el índice de Shannon (Sheldon, 1969).

Este índice se modifica con cambios mínimos en la riqueza de especies (se modifica sustancialmente con el agregado a la muestra de sólo una especie rara; Peet, 1975).

Utilizando este índice, Buzas y Hayek (1996) y también Hayek y Buzas (1997) obtuvieron la descomposición  $H = \ln S + \ln E$ . Buzas y Hayek (1998) lo denominan como el SHE análisis y se desarrollará con detalle en el Apartado IV de este Capítulo.

**\* Índice de Uniformidad de Heip:**

Heip (1974) conjeturó que las medidas de la uniformidad no debían ser dependientes de la riqueza de la especies y que deberían tener un valor bajo en contextos donde la uniformidad fuera obviamente baja. La medida que propuso fue pensada para resolver estos criterios.

$$E_{Heip} = \frac{(e^H - 1)}{(S - 1)}$$

Este índice se modifica con cambios mínimos en la riqueza de especies (se modifica sustancialmente con el agregado a la muestra de sólo una especie rara; Peet, 1975).

Aunque  $E_{Heip}$  es menos sensible a la riqueza de especies que el índice de uniformidad de Shannon, no resuelve el requisito de ser independiente del tamaño de muestra cuando hay menos de 10 especies en la muestra (Smith y Wilson, 1996). Por otra parte, satisface la expectativa de lograr un valor bajo cuando la uniformidad sea baja (ver Tabla 10). Smith y Wilson (1996) demostraron que el valor mínimo de la medida de Heip es 0 y que es 0.006 cuando una comunidad es extremadamente desigual.

**\* Índice de Uniformidad de Nee, Harvey y Cotgreave:**

Nee *et al.* (1992) propusieron la pendiente ( $b$ ) de una gráfica de rango/abundancia ajustada mediante regresión lineal (en la que las abundancias han sido transformadas de forma logarítmica) como una medida de uniformidad. La medida resultante es:

$$E_{NHC} = b$$



Su rango de valores está entre  $-\infty$  y 0, donde 0 indica la uniformidad perfecta. Este rango de valores hace a la medida difícil de interpretar. Hay otros problemas con la medida también: es más una medida de diversidad que de igualdad y bastante similar al estadístico  $Q$  de Kempton y Taylor (1976) (Smith y Wilson, 1996).

Smith y Wilson (1996) propusieron una nueva forma de la medida:

$$E_Q = -2/\pi \arctan(b')$$

En esta medida los rangos se escalan antes de ajustar la regresión. Esto se consigue dividiendo todos los rangos por el rango máximo de modo que la especie más abundante tome un rango de 1.0 y la menos abundante un rango de  $1/S$ . La transformación coloca la medida de 0 (no uniformidad) a 1 (perfecta uniformidad).

**\* Índice de Uniformidad de Camargo:**

Camargo (1993) también introdujo una medida de uniformidad:

$$E_C = 1 - \left( \sum_{i=1}^S \sum_{j=i+1}^S \left[ \frac{p_i - p_j}{S} \right] \right)$$

donde  $p_i$  es la proporción de individuos de la especie  $i$  en la muestra;  $p_j$  es la proporción individuos de de la especie  $j$  en la muestra;  $S$  es el número de especies en la muestra.

Aunque el índice, de forma relativa, no está afectado por las especies raras (Krebs, 1989), Mouillot y Lepetre (1999) lo encontraron sesgado, especialmente en comparación con el índice de Simpson.

**\* Índice de Uniformidad de Smith y Wilson**

Smith y Wilson (1996) proponen un nuevo índice designado para proporcionar una medida intuitiva de uniformidad. Este índice mide la varianza de la abundancia de especies, y divide esta varianza sobre el logaritmo de la abundancia para dar diferencias proporcionales y hacer el índice independiente de las unidades de medida.

La transformación por  $-2/\pi \arctan$  asegura que la medida resultante tome valores entre 0 (mínima uniformidad) y 1 (máxima uniformidad). Smith y Wilson llamaron a su medida  $E_{var}$ .

$$E_{var} = 1 - \left[ \frac{2}{\pi \arctan \left\{ \sum_{i=1}^S \left( \ln n_i - \sum_{j=1}^S \ln n_j / S \right)^2 / S \right\}} \right]$$

donde  $n_i$  es el número de individuos en la especie  $i$ ;  $n_j$  es el número de individuos en la especie  $j$  y  $S$  es el número total de especies.

$E_{\text{var}}$  es independiente de la riqueza de especies y es sensible a las especies raras y comunes (Krebs, 1999).

**\* Índice de Uniformidad de Smith y Wilson 1- $D$**

Smith y Wilson (1996) definen su índice de uniformidad 1- $D$  como:

$$E = \frac{1 - D}{1 - \frac{1}{S}}$$

donde  $D$  es el índice de diversidad de Simpson y  $S$  el número total de especies.

**\* Índice de Uniformidad de Smith y Wilson  $-\ln D$**

Smith y Wilson (1996) definen su índice de uniformidad  $-\ln D$  como:

$$E = \frac{-\ln D}{\ln S}$$

donde  $D$  es el índice de diversidad de Simpson y  $S$  el número total de especies.

**Guía de Smith y Wilson para la elección de medidas de uniformidad**

Puede ser difícil saber qué índice de uniformidad es mejor en cada contexto. Smith y Wilson llevan a cabo una extensa serie de evaluaciones de las medidas disponibles utilizando una serie de criterios. Incluyeron cuatro exigencias (atributos esenciales) y diez rasgos deseables de medidas. Los atributos esenciales son los siguientes:

- 1.- Que la medida sea independiente de la riqueza de especies.
- 2.- Que la medida disminuya si la abundancia de la especie menos abundante se reduce.
- 3.- Que la medida decrezca si se añade una especie muy rara a la comunidad.
- 4.- Que la medida no esté afectada por la unidad utilizada para medirla.

Las diez características adicionales son las siguientes:

- 1.- Que el máximo valor del índice se consiga cuando las abundancias sean iguales.
- 2.- Que el máximo valor sea 1.

- 3.- Que el mínimo valor se consiga cuando las abundancias sean lo mas desigual posible.
- 4.- Que el índice demuestre un valor cerca de su mínimo cuando la uniformidad sea tan baja como sea probable que ocurra en una comunidad natural.
- 5.- Que el mínimo valor sea 0.
- 6.- Que el mínimo sea alcanzable con cualquier número de especies.
- 7.- Que el índice devuelva un valor intermedio para comunidades que intuitivamente sean consideradas de uniformidad intermedia.
- 8.- Que la medida responda de una forma intuitiva a los cambios en uniformidad.
- 9.- Que la medida sea simétrica con respecto a la especie rara y la común, que den tanto peso a la especie menos como a la más abundante.
- 10.- Que una distribución sesgada de abundancia cause un valor inferior del índice.

ÍNDICE	Exigencias				Características										
	1	2	3	4	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Shannon $E$	□	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	×	●	×	●
$E_{Heip}$	□	●	●	●	●	●	●	●	●	●	□	●	×	●	
Simpson recíproco $E$	●	●	●	●	●	●	●	×	●	●	□	●	×	●	
$E_{MCI}$	×	●	●	●	●	●	●	●	●	●	×	●	×	●	
$E_C$	●	●	●	●	●	●	●	×	●	□	●	□	×	●	
$E_{var}$	●	●	●	●	●	●	●	□	●	●	□	●	●	□	
$E_{NHC}$	×	●	●	●	●	□	●	□	×	●	□	□	●	□	
$E_Q$	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	□	×	●	●	

Tabla 9. Evaluación de las medidas de uniformidad según Smith y Wilson (1996)  
 ● = bueno; □ = pobre; × = fracasa.

Smith y Wilson encontraron que diversos índices produjeron resultados diversos que eran llamativos. Por ejemplo, cuando evalúan la uniformidad de una comunidad en la que la abundancia de especies eran 1000, 1000, 1000, 1000, 1000, y 1 las medidas produjeron valores en los límites de 0.046 a 0.999. Sin embargo, algunas medidas

resultaron significativamente mejores. La independencia de la riqueza de especies era el criterio primario de Smith y Wilson (1996). Este criterio se satisface por la medida de uniformidad de Simpson, una medida que también responde, de forma intuitiva, a cambios en uniformidad. El índice de Camargo,  $E_C$  (Smith y Wilson, 1996), el nuevo índice  $E_{var}$ , y sus modificaciones de Nee *et al.* (1992),  $E_Q$ , también cumplieron el criterio de riqueza de especies y mostraron otras propiedades deseables. Smith y Wilson (1996) concluyeron las siguientes recomendaciones:

**I.-** Cuando se requiera que el índice sea menos afectado por la especie menor, habría que seleccionar:

- a) La medida de uniformidad de Simpson si la uniformidad mínima debiera ser 0, o es esencial una respuesta buena a un declive intuitivo en la uniformidad; o
- b)  $E_C$  si se buscan valores intermedios para los niveles intermedios de igualdad.

**II.-** Si requiere que la especie rara y la especie abundante sean ponderadas por igual con respecto a su influencia sobre la medida de uniformidad, habría que seleccionar:

- a)  $E_Q$  si no se requiere una respuesta buena a un declive intuitivo en la uniformidad; o
- b)  $E_{var}$  si es requerido.

En general, la razón de Smith y Wilson (1996),  $E_{var}$ , es la medida más satisfactoria de uniformidad. De otra parte tanto la actuación segura de Simpson y su relación inequívoca con su índice de heterogeneidad - que es una medida excelente de diversidad - son recomendaciones importantes.

**5.-** Mediante el cociente entre el índice de diversidad de Shannon para la comunidad estudiada, y el índice de Shannon que se obtendría para esa comunidad si siguiera el modelo del Bastón Roto.

Lloyd y Ghelardi (1964) presentan esta forma de medir la uniformidad ya que consideran que la diversidad obtenida mediante el índice de Shannon en una comunidad que sigue el modelo del Bastón Roto representa, al menos aproximadamente, el máximo ecológico.

$$E = \frac{H(S)}{M(S)}$$

siendo:

- $H(S)$ : Índice de Shannon en una comunidad de  $S$  especies.
- $M(S)$ : Índice de Shannon en una comunidad que sigue el modelo del Bastón Roto y que tenga  $S$  especies.

El valor  $M(S)$  es menor que el que se obtendría si todas las especies estuvieran igualmente representadas.

Sin embargo, en esta forma de medir la uniformidad, el empleo de diferentes escalas logarítmicas no hace apropiada la utilización de estas medidas.

**6.-** Mediante el cociente entre el número de especies hipotéticamente distribuidas en uniformidad,  $S'$ , que se necesitaría para producir una diversidad equivalente mediante el índice de Shannon en el modelo del Bastón Roto ( $M(S')$ ) al valor del índice de Shannon que se obtiene en la comunidad, y el número de especies  $S$ .

$$E = \frac{S'}{S}$$

Lloyd y Ghelardi (1964) construyeron una tabla que permite el cálculo de  $S'$  que correspondería al valor de cada  $M(S')$  (ver Tabla 10).

Para calcular la uniformidad en este caso, primero se calcula el índice de Shannon en la comunidad objeto de estudio,  $H(S)$ .

Una vez obtenido el valor  $H(S)$  se iguala a  $M(S')$  ( $H(S) = M(S')$ ) y se busca el valor en la Tabla 10. La tabla proporciona el número de especies hipotéticas necesarias,  $S'$ .

Al representar el modelo del Bastón Roto aproximadamente el máximo ecológico, se tiene que  $S' < S$ , con lo que el valor de la uniformidad que se obtiene mediante este sistema, estará comprendido entre 0 y 1.

El valor de  $S'$  se toma en la tabla como aquel en el que  $M(S')$  sea más próximo a  $H(S)$ . También puede determinarse mediante interpolación lineal.

$s'$	$M(s')$	$s'$	$M(s')$	$s'$	$M(s')$	$s'$	$M(s')$
1	0-0000	51	5-0941	102	6-0792	205	7-0783
2	0-8113	52	5-1215	104	6-1069	210	7-1128
3	1-2997	53	5-1485	106	6-1341	215	7-1466
4	1-6556	54	5-1749	108	6-1608	220	7-1796
5	1-9374	55	5-2009	110	6-1870	225	7-2118
6	2-1712	56	5-2264	112	6-2128	230	7-2434
7	2-3714	57	5-2515	114	6-2380	235	7-2743
8	2-5465	58	5-2761	116	6-2629	240	7-3045
9	2-7022	59	5-3004	118	6-2873	245	7-3341
10	2-8425	60	5-3242	120	6-3113	250	7-3631
11	2-9701	61	5-3476	121	6-3350	255	7-3915
12	3-0872	62	5-3707	124	6-3582	260	7-4194
13	3-1954	63	5-3934	126	6-3811	265	7-4468
14	3-2960	64	5-4157	128	6-4036	270	7-4736
15	3-3899	65	5-4378	130	6-4258	275	7-5000
16	3-4780	66	5-4594	131	6-4476	280	7-5259
17	3-5611	67	5-4808	134	6-4691	285	7-5513
18	3-6395	68	5-5018	136	6-4903	290	7-5763
19	3-7139	69	5-5226	138	6-5112	295	7-6008
20	3-7846	70	5-5430	140	6-5318	300	7-6250
21	3-8520	71	5-5632	142	6-5521	310	7-6721
22	3-9163	72	5-5830	144	6-5721	320	7-7177
23	3-9779	73	5-6027	146	6-5919	330	7-7620
24	4-0369	74	5-6220	148	6-6114	340	7-8049
25	4-0937	75	5-6411	150	6-6306	350	7-8465
26	4-1482	76	5-6599	152	6-6495	360	7-8870
27	4-2008	77	5-6785	154	6-6683	370	7-9264
28	4-2515	78	5-6969	156	6-6867	380	7-9648
29	4-3004	79	5-7150	158	6-7050	390	8-0022
30	4-3478	80	5-7329	160	6-7230	400	8-0386
31	4-3936	81	5-7506	162	6-7408	410	8-0741
32	4-4381	82	5-7681	164	6-7584	420	8-1087
33	4-4812	83	5-7853	166	6-7757	430	8-1426
34	4-5230	84	5-8024	168	6-7929	440	8-1757
35	4-5637	85	5-8192	170	6-8099	450	8-2080
36	4-6032	86	5-8359	172	6-8266	460	8-2396
37	4-6417	87	5-8524	174	6-8432	470	8-2706
38	4-6792	88	5-8687	176	6-8596	480	8-3009
39	4-7157	89	5-8848	178	6-8758	490	8-3305
40	4-7513	90	5-9007	180	6-8918	500	8-3596
41	4-7861	91	5-9164	182	6-9076	550	8-4968
42	4-8200	92	5-9320	184	6-9233	600	8-6320
43	4-8532	93	5-9474	186	6-9388	650	8-7373
44	4-8856	94	5-9627	188	6-9541	700	8-8440
45	4-9173	95	5-9778	190	6-9693	750	8-9434
46	4-9483	96	5-9927	192	6-9843	800	9-0363
47	4-9787	97	6-0075	194	6-9992	850	9-1236
48	5-0084	98	6-0221	196	7-0139	900	9-2060
49	5-0375	99	6-0366	198	7-0284	950	9-2839
50	5-0661	100	6-0510	200	7-0429	1000	9-3578

Tabla 10. Cálculo de  $S'$  que corresponde al valor de cada  $M(S')$  (Lloyd y Ghelardi, 1964)

Lloyd y Ghelardi (1964) representan mediante la Figura 23 esta relación entre  $H(S)$ ,  $M(S)$  y  $M(S')$ .

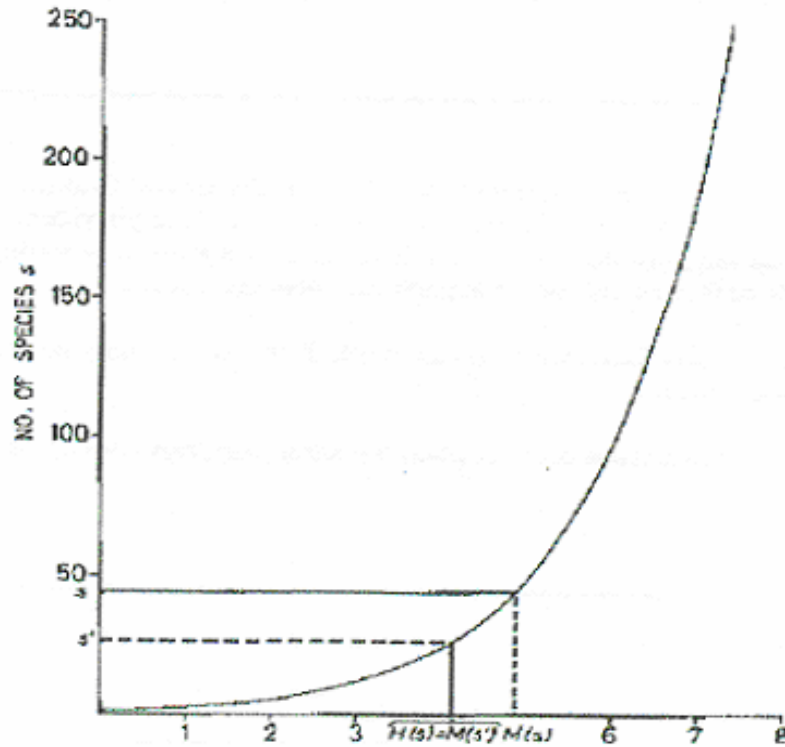


Figura 23. Número de especies e índice de diversidad para el modelo del Bastón Roto medida según el índice de Shannon (Lloyd y Ghelardi, 1964).

Desde la publicación de esta medida de uniformidad, muchos autores la utilizaron en sus trabajos.

Destacamos el trabajo desarrollado por Pulliam *et al.* (1968). En el que utilizan poblaciones de insectos carnívoros y herbívoros probando que la uniformidad entre los insectos carnívoros es significativamente mayor que la que se da entre los insectos herbívoros.

#### IV.- SHE ANÁLISIS

Uno de los problemas con el índice de Shannon es que en él se confunden dos aspectos de diversidad: la riqueza de especies y la uniformidad. Esto puede ser una desventaja puesto que un aumento en el valor del índice puede ser el resultado de una mayor riqueza, o de una mayor uniformidad, o de un aumento en ambas. Sin embargo, Buzas y Hayek (1996) y Hayek y Buzas (1997) se dieron cuenta de que esta característica del índice de Shannon se puede convertir en una ventaja. Su razonamiento es el siguiente: el primer paso es la descomposición de la riqueza de especies,  $S$ , y la uniformidad de especies,  $E$ , y para ello utilizan la función de información,  $H$ . El valor de la función de información depende de  $S$  y de las proporciones de especies  $p_i$  con  $i = 1, 2, \dots, S$  (Shannon, 1948; Margalef, 1957). El máximo valor,  $H = \ln S$ , se alcanza

cuando todas las especies están igualmente distribuidas, entonces  $e^H = S$  y el cociente  $\frac{e^H}{S} = 1$ .

Cuando las  $p_i$  para  $i = 1, 2, \dots, S$  no están igualmente distribuidas, el cociente será menor a uno. Buzas y Gibson (1969) demostraron que este cociente constituye una medida de uniformidad,  $E$ , de la distribución. Tendremos que  $E = \frac{e^H}{S}$  ó  $e^H = E \cdot S$ . Tomando logaritmos a ambos lados, el índice puede descomponerse en:

$$H = \ln S + \ln E$$

Como  $E$  debe ser menor que uno cuando las abundancias relativas son desiguales,  $\ln E$  será negativo. Además, la ecuación muestra que el valor de  $H$  siempre será igual a su máximo valor posible ( $\ln S$ ) en la comunidad, menos la cantidad de uniformidad ( $\ln E$ ). Por lo tanto, la ecuación  $H = \ln S + \ln E$  tiene en cuenta una separación de  $S$  y  $E$  y soluciona el primer problema principal en estudios de biodiversidad.

La ventaja más obvia de esta descomposición es que permite que el usuario interprete cambios en la diversidad. Así, un ecólogo puede atribuir una disminución de la diversidad de una comunidad que sufre un incidente de contaminación, a una pérdida de riqueza o de uniformidad, o a una combinación de ambas.

El SHE análisis puede también verter luz en la distribución subyacente de la abundancia de especies. La esencia del SHE análisis es la relación entre  $S$  (riqueza de especies),  $H$  (diversidad medida por el índice de Shannon) y  $E$  (uniformidad). La forma en la que esta relación cambia en función del tamaño muestral puede proporcionar mucha información.

El segundo paso es examinar los valores observados de  $H$  con sus componentes  $S$  y  $E$ , para valores acumulados de  $N$  en todas las muestras. Este paso es la clave para obtener la solución al problema de la falta de especificidad de distribuciones estadísticas con el tamaño de la muestra. Si se conoce el valor asintótico de  $H$  para alguna distribución, la ecuación  $H = \ln S + \ln E$  proporcionará el valor necesario de  $\ln E$ . Por lo tanto, de los valores de  $H$ ,  $\ln S$  y  $\ln E$  podemos identificar la distribución de generación.

Buzas y Hayek (1996) examinaron el modelo del Bastón Roto, la distribución en serie logarítmica y la distribución normal logarítmica para las que obtuvieron los valores asintóticos de  $H$  (Bulmer, 1974; May, 1975). Para el modelo del Bastón Roto (MacArthur, 1957) obtienen:

$$H_{Bs} = \ln S - 0.42$$

De aquí  $\ln E = -0.42$  y por tanto  $E = 0.66$ . Sin embargo, encontraron que cuando  $S < 100$  un valor de  $\ln E = -0.40$  ó  $E = 0.67$ , da una estimación ligeramente mejor.

Para la distribución en serie logarítmica (Fisher *et al.*, 1943) la estimación es:



$$H_{Ls} = \ln \alpha + 0.58$$

siendo  $\alpha$  un parámetro de la serie logarítmica y una de las medidas comunes de diversidad (Hayek y Buzas, 1996).

Para la distribución normal logarítmica (Preston, 1948):

$$H_{Ln} = (1 - \gamma^2) \ln S$$

donde  $\gamma$  es un parámetro de la normal logarítmica así que  $(1 - \gamma^2)$  debe ser una constante para cualquier conjunto particular de datos. Hacen constar que  $(1 - \gamma^2) = J$  es otra medida común de uniformidad (Pielou, 1966).

Usando estas fórmulas asintóticas, pueden tratar el problema de la convergencia o la no unicidad de los valores de estas distribuciones. Es decir para algunos valores de  $S$ , las tres distribuciones no pueden distinguirse. En la Tabla 11 presentan un caso en el que para  $S = 80$ , todos los valores son idénticos.

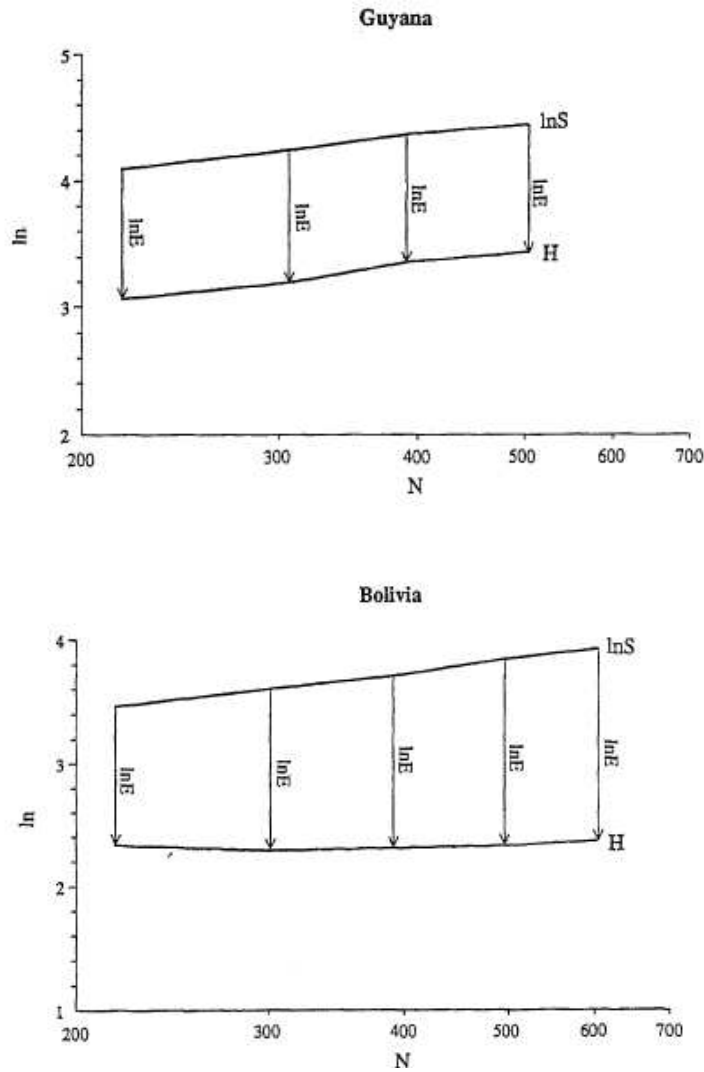
Al comparar la descomposición de la ecuación  $H = \ln S + \ln E$  con la ecuación resultante para el Bastón Roto  $H_{Bs} = \ln S - 0.42$ , encuentran que para esta distribución  $\ln E$  debe ser constante. Para la estimación de la serie logarítmica sabemos que  $\alpha$  debe ser constante para la  $N$  seleccionada u observada y valores de  $S$ . Por lo tanto  $H_{Ls}$  debe ser constante también.

Por consiguiente, cuando comparan ésto con la ecuación  $H = \ln S + \ln E$ , encuentran que para mantener las relaciones,  $\ln E$  debe hacerse cada vez más pequeño a medida que aumenta  $S$  (Tabla 11).

Como saben que el parámetro  $(1 - \gamma^2)$  es constante pueden solucionar la ecuación  $H_{Ln} = (1 - \gamma^2) \ln S$  para obtener  $(1 - \gamma^2) = H / \ln S$ . Sustituyendo en la ecuación  $H = \ln S + \ln E$  debe ser verdadero que este parámetro  $(1 - \gamma^2) = 1 + \ln E / \ln S$ . Por lo que para la normal logarítmica  $\ln E / \ln S$  debe ser constante.

La consideración de dos muestras más con  $S = 60$  y  $S = 100$  (Tabla 11) por ejemplo, permite inmediatamente la discriminación de las distribuciones de la abundancia de especies debido al comportamiento constante de  $\ln E$ , de  $H$  y de  $\ln E / \ln S$ . Por lo tanto, simplemente observando el comportamiento de estos valores en relación con la descomposición de la ecuación  $H = \ln S + \ln E$  como una función de  $N$ , el problema de la convergencia se elimina y las distribuciones individuales se distinguen. Buzas y Hayek (1996) llaman a este procedimiento SHE análisis.

Alternativamente, en vez de distinguir las distribuciones conocidas de abundancia, el SHE análisis también puede detectar y revelar nuevos e insospechados patrones de biodiversidad. Por ejemplo, los valores observados de  $H$  y  $E$  pueden no ser aquellos predichos por uno de los tres modelos, pero  $\ln E$ ,  $H$  o  $\ln E / \ln S$  todavía pueden ser constantes.



**Figura 24.** Gráfico SHE para árboles en parcelas de 1 hectárea en Guyana y Bolivia. En Guyana  $\ln E$  es constante, corresponde con un modelo del Bastón Roto. En Bolivia  $H$  es constante, corresponde con un modelo en serie logarítmica (Buzas y Hayek, 1996).

Como ejemplo de SHE análisis, utilizaron dos revisiones de árboles en parcelas de una hectárea en Bolivia y Guyana. Cada parcela se dividió en veinticinco quadrats (un diagrama de muestreo, generalmente de un metro cuadrado, que se utiliza para estudiar y analizar la vida vegetal o animal) y todos los árboles fueron enumerados por especies dentro de ellos. Acumularon  $N$  y  $S$  por quadrat y mostraron los resultados (en incrementos de 100 individuos aproximadamente, comenzando en  $N = 217$ ) en la Tabla 12 y la Figura 24. Al examinar sólo el valor de  $S$  en cualquier nivel de  $N$ , se concluye que Bolivia tiene menos especies (menos riqueza de especie) que Guyana. Cuando usamos el nuevo SHE análisis, sin embargo, y examinamos la serie de los valores de  $S$ ,  $H$  y  $E$  como una función de  $N$ , que acumulativamente incluye cada quadrat adicional muestreado, tanto diferencias obvias como sutiles antes no visibles de la distribución de abundancia de especies se hacen bastante evidentes. En los datos de Guyana (Figura 24)  $\ln S$  y  $H$  son casi paralelos al aumentar  $N$  de modo que  $\ln E$  de la ecuación  $H = \ln S + \ln E$  es casi constante (Tabla 12). Este es el modelo del Bastón Roto. En los datos de Bolivia,  $H$  es casi constante mientras  $N$  aumenta (Figura 24 y Tabla 12). Por

consiguiente, como  $\ln S$  aumenta con  $N$ ,  $\ln E$  se hace cada vez más pequeño (Tabla 12) para mantener la relación en ecuación  $H = \ln S + \ln E$ . Éste es el modelo de una distribución en serie logarítmica. En ambos casos, los valores de  $H$  son más pequeños, y los valores de  $\ln E$  también, que los esperados del modelo exacto del Bastón Roto y de la distribución en serie logarítmica (comparar Tablas 11 y 12). Las observaciones muestran valores de uniformidad ( $E$ ) inferior a los de las distribuciones teóricas, pero muestran el mismo modelo esperado.

Con esto muestran que el SHE análisis es el único acercamiento conocido que puede examinar con eficacia a ambos modelos así como los valores de diversidad para estudios de biodiversidad para cualquier comunidad utilizando el número de especies y su abundancia.

Distribution	$S$	$\ln S$	$H$	$\ln E$	$\ln E/\ln S$
Broken stick	60	4.09	3.69	Constant -0.40	-0.0977
	<b>80</b>	<b>4.38</b>	<b>3.98</b>	<b>-0.40</b>	<b>-0.0913</b>
	100	4.60	4.20	-0.40	-0.0869
Log series	60	4.09	Constant 3.98	-0.11	-0.0276
	<b>80</b>	<b>4.38</b>	<b>3.98</b>	<b>-0.40</b>	<b>-0.0913</b>
	100	4.60	3.98	-0.62	-0.1355
Log normal	60	4.09	3.72	Constant -0.37	-0.0913
	<b>80</b>	<b>4.38</b>	<b>3.98</b>	<b>-0.40</b>	<b>-0.0913</b>
	100	4.60	4.18	-0.42	-0.0913

**Tabla 11.** SHE análisis para hipotéticos  $S = 60, 80$  y  $100$  para el modelo del Bastón Roto y las distribuciones en serie logarítmica ( $\alpha = 30$ ) y norma logarítmica [ $(1 - \gamma^2) = 0.9087$ ]. En  $S = 80$  todos los valores son idénticos. Para el modelo del Bastón Roto,  $\ln E$  es constante. En la distribución en serie logarítmica,  $H$  es constante. Para la distribución normal logarítmica,  $\ln E/\ln S$  es constante (Buzas y Hayek, 1996).

Locality	$N$	$S$	$\ln S$	$H$	$\ln E$	$\ln E/\ln S$
Bolivia plot 01	217	32	3.46	2.34	-1.13	-0.3258
	301	37	3.61	2.30	-1.31	-0.3636
	392	41	3.71	2.31	-1.40	-0.3768
	497	47	3.85	2.33	-1.52	-0.3949
	603	51	3.93	2.36	-1.56	-0.3979
Guyana plot 01	217	60	4.09	3.07	-1.03	-0.2506
	307	70	4.25	3.20	-1.05	-0.2469
	391	79	4.37	3.36	-1.01	-0.2307
	504	85	4.44	3.44	-1.00	-0.2263

**Tabla 12.** El SHE análisis sobre el número de individuos ( $N$ ) por especies ( $S$ ) desde revisiones de árboles en parcelas de 1 ha en Bolivia y Guyana (Buzas y Hayek, 1996).

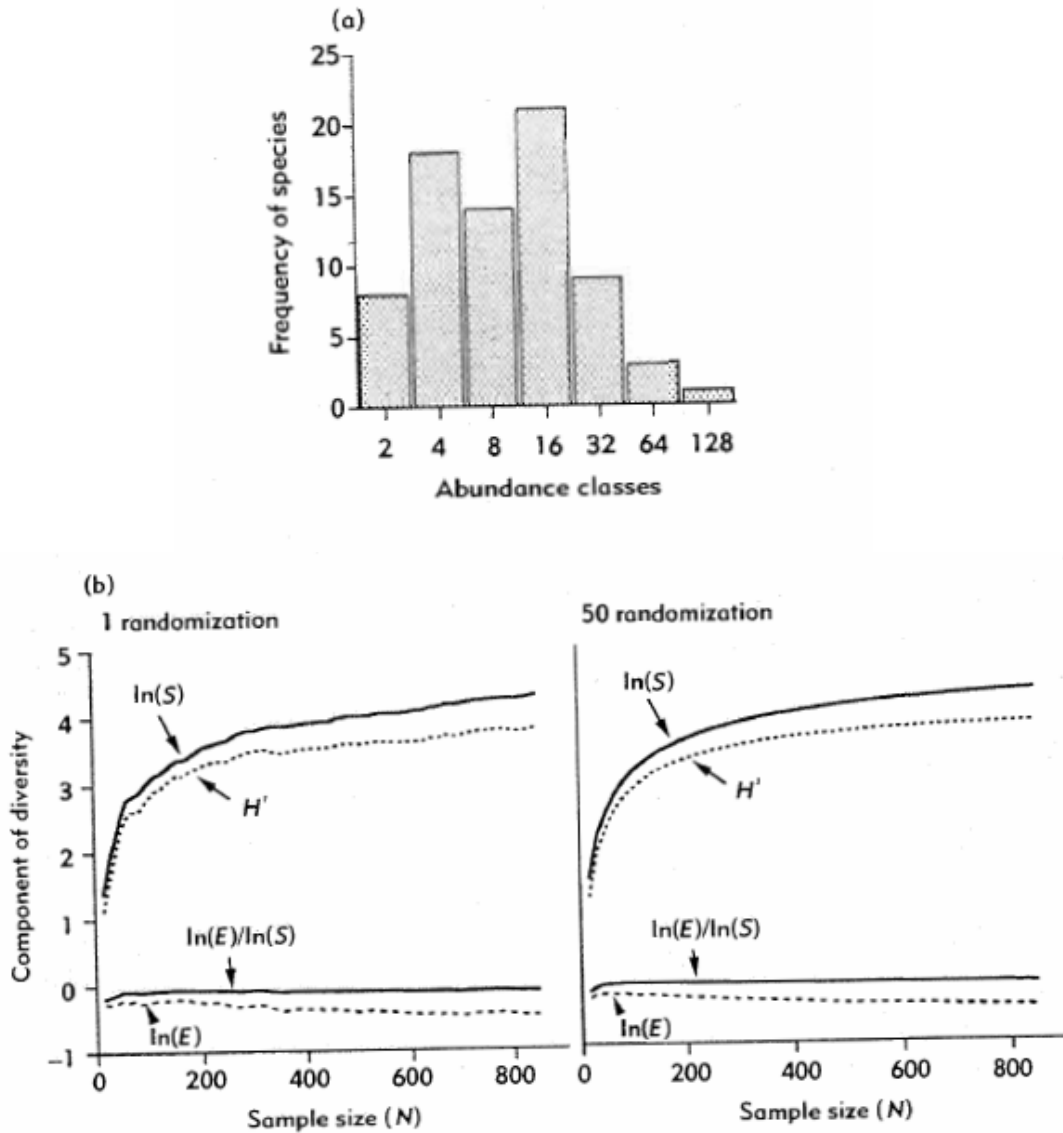
Como la estimación de la riqueza de especies, esta aproximación utiliza muestras acumuladas. Hayek y Buzas (1997) precisan que cuando se compara una muestra con un gran número de individuos con otra muestra donde el número de individuos es pequeño, resultan cinco panoramas posibles. Dos de estos son improbables de prevalecer en comunidades naturales pero los tres restantes son indicativos de distribuciones específicas de la abundancia de especies.

- 1.-  $S_1 = S_2; H_1 = H_2; E_1 = E_2$ ; riqueza idéntica, uniformidad, y abundancia relativa de especies con independencia del tamaño muestral.
- 2.-  $S_1 = S_2; H_1 \neq H_2; E_1 \neq E_2$ ; la riqueza de especies sigue constante pero la uniformidad cambia.
- 3.-  $S_1 \neq S_2; H_1 = H_2; E_1 \neq E_2$ ;  $H$  sigue siendo constante porque los cambios en  $S$  y  $E$  se compensan uno a otro.
- 4.-  $S_1 \neq S_2; H_1 \neq H_2; E_1 = E_2$ ;  $E$  permanece constante, pero  $S$ , y por lo tanto  $H$ , cambian.
- 5.-  $S_1 \neq S_2; H_1 \neq H_2; E_1 \neq E_2$ ;  $H$  cambia porque las diferencias de  $S$  y  $E$  no se compensan la una con la otra.

Los escenarios 1 y 2 son improbables en la naturaleza en parte porque el aumento en el muestreo casi siempre descubre la especie adicional; Hayek y Buzas (1997) explican por qué. Sin embargo, el escenario 3 indica una distribución en serie logarítmica, el escenario 4 es el modelo del Bastón Roto y el escenario 5 el de una distribución normal logarítmica. Ésto significa que un método gráfico (SHE análisis) puede utilizarse potencialmente para distinguir los tres modelos. Hayek y Buzas (1997) proporcionan un ejemplo para el caso (Figura 26).

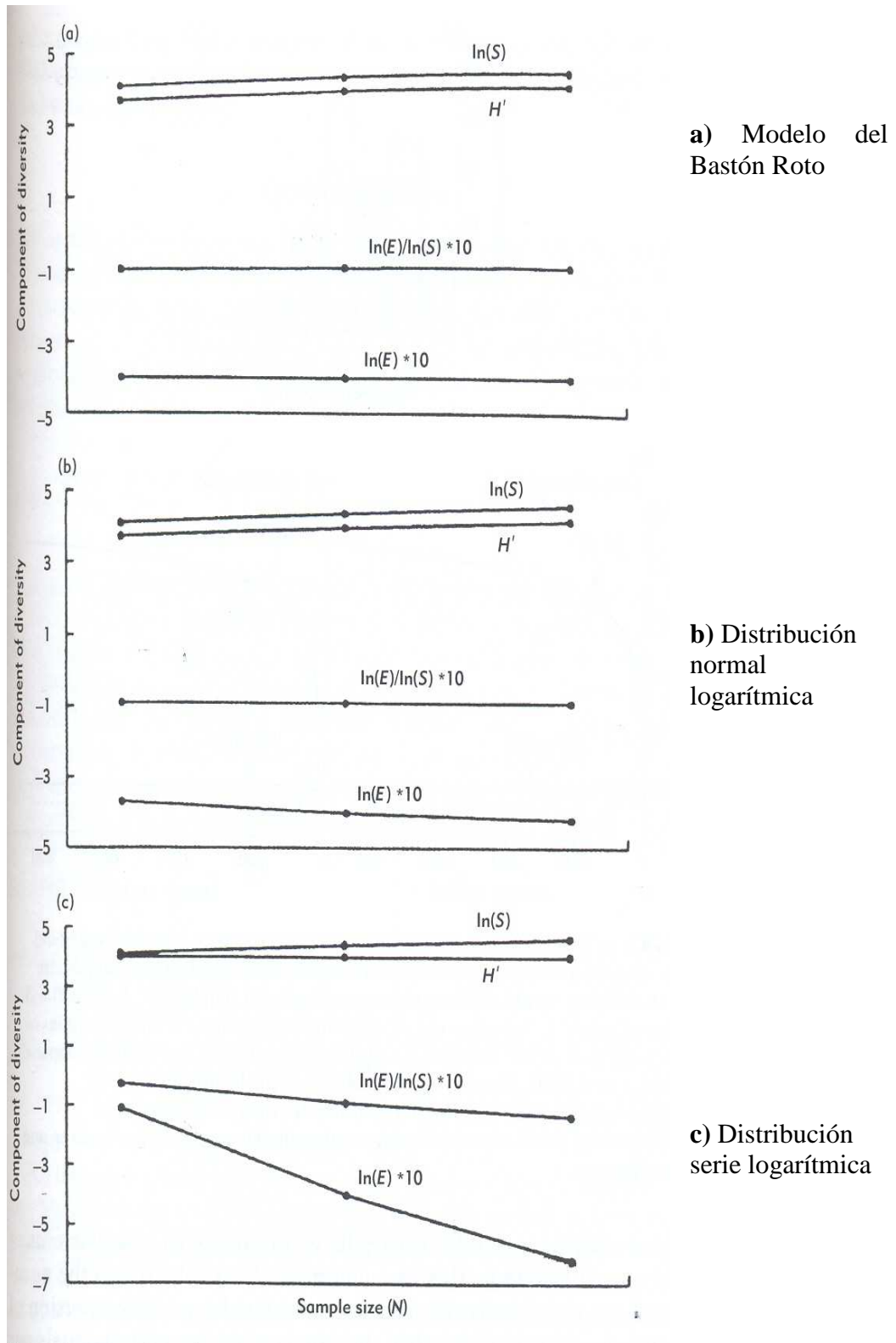
Magurran (2004) trabajó con una aproximación utilizando datos de flora recogidos en un bosque Irlandés. Si se muestran los datos en forma de una gráfica de abundancia de especies convencional, se revela una distribución normal logarítmica (Figura 25 a); el SHE análisis (Figura 25 b) también indica que los datos se corresponden con una distribución normal logarítmica. En este caso el SHE análisis demostró ser un método eficaz de deducir la distribución de abundancia de la especie subyacente, eliminando la necesidad de ajustar formalmente los modelos y realizar un test de bondad de ajuste. Sin embargo, aunque éste sea un método prometedor, el SHE análisis necesita probarse en más comunidades. No se ha estudiado todavía qué pasaría, por ejemplo, cuando se observen distribuciones normales logarítmicas truncadas o sesgadas a la izquierda. Sus comportamientos en relación a distribuciones de abundancia con excepción de los tres discutidos aquí también necesitarán examinarse. Por otra parte, distinguir modelos estadísticos no es siempre una tarea fácil. Interpretar los resultados de un SHE análisis podía por lo tanto ser difícil.

Buzas y Hayek (1998) describen como el SHE análisis y puede utilizarse para identificar comunidades a lo largo de un gradiente.



**Figura 25.** a) La distribución de abundancia de vegetación en un bosque irlandés (Roe Valley, Co. Derry) es normal logarítmica. b) El SHE análisis identifica correctamente este patrón. Los dos gráficos SHE, que siguen el formato de la Figura 30, dibujan  $\ln(S)$ ,  $H'$ ,  $\ln(E)/\ln(S)$  y  $\ln(E)$  en relación con  $N$ . Los valores de  $S$ ,  $H'$  y  $E$  están basados en una ó cincuenta extracciones aleatorias de cincuenta point quadrats; cada resultado positivo en un punto de un quadrat se representa con  $N = 1$ . Tanto  $S$  como  $H'$  aumentan en relación a  $N$ , mientras  $E$  disminuye. Estos gráficos también ilustran la consecuencia de múltiples extracciones aleatorias de datos; el panel derecho, basado en 50 extracciones aleatorias, genera un modelo más suave que el panel izquierdo, que está basado en una extracción aleatoria (Magurran, 2004).

El SHE análisis es uno de los mejores métodos para decidir si la distribución normal logarítmica, la distribución serie logarítmica o el modelo del Bastón Roto ofrece el mejor ajuste a los datos observados.



**Figura 26.** Las gráficas del SHE análisis muestran los patrones previstos para **a)** el modelo del Bastón Roto, **b)** la distribución normal logarítmica, y **c)** la distribución serie logarítmica, en relación con el aumento de  $N$ . Se multiplican por 10 tanto  $\ln(E)/\ln(S)$  como  $\ln(E)$ . En el modelo del Bastón Roto se espera que tanto  $S$  como  $H'$  aumenten y que  $E$  permanezca constante. La distribución normal logarítmica se asocia con un aumento de  $S$  y  $H'$ , pero con una disminución del valor de  $E$ . Con la serie logarítmica  $S$  aumentará,  $H'$  permanecerá constante y  $E$  disminuirá. (Magurran 2004).

## **V.-DIVERSIDAD ALFA**

Whittaker (1972) define la diversidad alfa como la riqueza de especies de una comunidad particular considerada como homogénea. La mayoría de los métodos propuestos para evaluar la diversidad de especies se refieren a la diversidad dentro de las comunidades (diversidad alfa).

Moreno (2001) realiza la siguiente división entre los métodos utilizados:

- 1.- Métodos basados en la cuantificación del número de especies presentes: Riqueza Específica.
- 2.- Métodos basados en la estructura de la comunidad, es decir, en la abundancia relativa de los individuos. Estos métodos se dividen entre los que se basan en la dominancia y los que se basan en la uniformidad de la comunidad.

Como dice Magurran (1988), medir la abundancia relativa de cada especie permite identificar aquellas especies que por su escasa representatividad en la comunidad son más sensibles a las perturbaciones ambientales. Además, identificar un cambio en la diversidad, ya sea en el número de especies o en la distribución de la abundancia de las especies, sirve de alerta acerca de los procesos empobrecedores.

## **VI.- DIVERSIDAD BETA**

Magurran (1988) define la diversidad beta como el grado de cambio o reemplazo en la composición de especies entre diferentes comunidades de un hábitat.

Su medida está basada en proporciones o diferencias. Estas proporciones pueden evaluarse con base en índices de similitud /disimilitud o distancia entre las muestras a partir de datos cualitativos (presencia-ausencia de especies) o cuantitativos (abundancia proporcional de cada especie medida como número de individuos), o bien con índices de diversidad beta (Magurran, 1988; Wilson y Schmida, 1984).

Una manera de medir la diversidad beta se relaciona con la comparación de la composición de especies de diferentes comunidades, de tal manera que mientras menor número de especies compartan las comunidades comparadas, mayor será la diversidad beta.

Moreno (2001) clasifica las medidas de diversidad beta según se basen en la similitud /disimilitud entre muestras o en el reemplazo.

## **VII.- DIVERSIDAD GAMMA**

Whittaker (1972) explica la diversidad gamma como la riqueza de especies del conjunto de comunidades que integran un hábitat, la cual es resultante tanto de las diversidades alfa como de las diversidades beta. Generalmente, la diversidad gamma se

describe únicamente en términos de número de especies, o bien con cualquier otra medida de diversidad alfa.

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

**Gamma** = diversidad alfa promedio × diversidad beta × dimensión de la muestra  
donde:

diversidad alfa promedio = número promedio de especies en una comunidad

$$\text{diversidad beta} = \frac{1}{\text{número promedio de comunidades ocupadas por una especie}}$$

dimensión de la muestra = número total de comunidades

De esta forma, el valor de la diversidad gamma obtenido se expresa en número de especies. Su valor suele aproximarse al número total de especies del hábitat, obtenido simplemente sumando las especies distintas de todas las comunidades (Halffter *et al.*, 2001).

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

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

### 1.- Cálculo basado en la riqueza de especies

$$\text{beta} = \sum_j q_j (S_T - S_j)$$

donde:

- $q_j$  : peso proporcional de la comunidad  $j$ , basado en su área o cualquier otra medida de importancia relativa.
- $S_T$  : número total de especies registradas en el conjunto de comunidades
- $S_j$  : número de especies registradas en la comunidad  $j$

### 2.- Cálculo basado en el índice de Shannon

$$H'_{\text{beta}} = -\sum_i p_i \ln p_i - \sum_j q_j H_j$$

donde  $p_i = \sum_j q_j p_{ij}$  representa la frecuencia promedio de la especie  $i$  en el conjunto de comunidades, ponderada en función de la importancia de las comunidades ( $q_j$ ).



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

### 3.- Cálculo basado en el índice de Simpson

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

$$Beta = \sum_j q_j D_j - \sum_i p_i^2$$

## VIII.-¿CUÁL ES EL MEJOR MÉTODO PARA MEDIR LA DIVERSIDAD DE ESPECIES?

Moreno (2001) afirma que la respuesta a esta pregunta es sencilla: no existe *un* mejor método. Como se ha desglosado en este Capítulo, la diversidad de especies tiene distintas facetas y para cada faceta hay que buscar la aproximación más apropiada. La selección del método a emplearse debe considerar:

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

Para la diversidad alfa es preciso definir aún mas el aspecto biológico que se quiera describir: el número de especies (riqueza) o la estructura de la comunidad (dominancia, uniformidad, o riqueza). Si el propósito es simplemente comparar números de especies, la riqueza específica ( $S$ ) es la mejor expresión y la más sencilla, aunque dependa del tamaño de la muestra. Para eliminar este sesgo, es recomendable utilizar, de forma conjunta con la riqueza específica, funciones de acumulación de especies o métodos no paramétricos que permiten extrapolar tamaños de muestra para observar la tendencia de la riqueza específica. De esta forma, la medida de la riqueza de especies puede compararse entre comunidades aunque el tamaño de las muestras no sea el mismo.

En cuanto a la diversidad con base en la abundancia proporcional de las especies, el índice de Shannon y el de equidad de Pielou son índices de uso muy

extendido para medir la uniformidad y su relación con la riqueza de especies. Sin embargo, ambos han sido muy criticados principalmente porque:

- 1) su interpretación biológica es difícil,
- 2) la transformación logarítmica de los datos representa limitaciones matemáticas (Hurlbert, 1971; Baev y Penev, 1995).

Por su parte, el índice de Simpson es de uso común para medir el grado de dominancia de unas cuantas especies en la comunidad, y su inverso representa por lo tanto la uniformidad (Magurran, 1988). Los tres primeros números de Hill (1973) son parámetros muy recomendables actualmente (Peet, 1974; Magurran, 1988; Molinari, 1989; Ludwig y Reynolds, 1988; Baev y Penev, 1995). En su conjunto, estos tres valores dan una idea clara tanto de la riqueza como de la dominancia y/o uniformidad de la comunidad. Además, es preferible trabajar con índices como estos que miden entidades biológicas reales y no otras medidas de información, como bits en el caso del índice de Shannon.

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

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

**CAPÍTULO II.**  
**LA DISTRIBUCIÓN DEL BASTÓN ROTO**



## I.- EL MODELO DEL BASTÓN ROTO

MacArthur (1957) comparó la subdivisión del espacio del nicho de una comunidad con un palo que se quiebra de manera aleatoria y simultáneamente en  $S$  piezas. El tamaño esperado de la  $i$ -ésima pieza más grande  $a_i$  puede ser obtenido mediante la fórmula:

$$E[a_i] = \frac{1}{S} \sum_{i=1}^S \frac{1}{S-i+1} \quad (4)$$

Como indican (Büssenschütt y Pahl-Wostl, 1999) es importante comentar que el modelo del Bastón Roto no puede proporcionar información sobre una distribución particular, tiene sentido sólo para comparar promedios de varias distribuciones observadas con los valores esperados de la ecuación (4). Otra desventaja de este modelo es la carencia de cualquier parámetro libre, excepto el número total de especies  $S$ . Por tanto, el modelo del Bastón Roto no puede ajustarse a distribuciones que muestran un sesgo mayor que el pronosticado por la expresión (4).

Para este caso, MacArthur (1957) propone una extensión del modelo, al que llama Bastón Roto Extendido. Este modelo asume que el segmento está dividido en dos segmentos desiguales,  $f$  y  $1-f$ , con  $0 < 1-f < f < 1$ , donde cada fracción está dividida entre  $S/2$  especies según el modelo del Bastón Roto. Aunque esta extensión del Bastón Roto puede interpretarse como un sistema para introducir un nuevo parámetro, el modelo está basado sobre un razonamiento ecológico: en este caso la comunidad está subdividida en dos comunidades separadas, donde la competencia tiene lugar sólo dentro de cada uno de los dos grupos y no entre ellos. Tal recurso jerárquico de partición puede provenir de heterogeneidades espaciales o funcionales. La distribución resultante muestra un sesgo mayor para los rangos más altos mientras que conserva la forma típica de la distribución del Bastón Roto. Por supuesto, este modelo podría también extenderse a una subdivisión desigual del número de especies (en vez de  $S/2$ ) o más de dos segmentos (Büssenschütt y Pahl-Wostl, 1999).

En ecología aplicada, comparar distribuciones de abundancia observadas con los diferentes modelos es una tarea delicada. Rara vez los datos disponibles son suficientes para un análisis estadístico y varios autores cometen el error de adaptar las observaciones únicas con las distribuciones esperadas, por ejemplo del Bastón Roto (Sugihara, 1980; Wilson, 1991).

El modelo del Bastón Roto afecta sólo a un único recurso, al contrario que el modelo de Sugihara de la distribución normal logarítmica.

El modelo del Bastón Roto refleja un estado mucho más equitativo de los acontecimientos sugeridos por los otros modelos teóricos (normal logarítmica, serie logarítmica y serie geométrica). Es la expresión biológica de una distribución uniforme.

La mayor crítica del modelo es que debe proceder de más de una serie de hipótesis, y que al estar caracterizada por un único parámetro,  $S$  (número de especies), se halla fuertemente influenciado por el tamaño muestral (Cohen, 1968; Poole, 1974).

En la descripción que plantea MacArthur (1957) del modelo del Bastón Roto, parte de un bastón de longitud unidad que se rompe simultáneamente en  $S$  trozos de longitudes aleatorias y cuyos tamaños resultantes son proporcionales a las abundancias relativas de especies.

Pielou (1975) deduce el número medio de trozos en el modelo del Bastón Roto, a partir de un desarrollo realizado por Whitworth (1934).

El problema se inicia con un bastón de longitud unidad en el que se establecen  $S-1$  puntos de fractura en posiciones aleatorias. Las longitudes de los fragmentos resultantes, ordenados de menor a mayor, serán:  $l_1, l_2, \dots, l_S$ . ( $l_1 < l_2 < \dots < l_S$ ).

Se notará  $d_r$  a la diferencia de longitud entre los trozos  $r$  y  $r+1$ . Así:

$$\begin{aligned} d_1 &= l_2 - l_1 \\ d_2 &= l_3 - l_2 \\ &\dots\dots\dots \\ d_{S-2} &= l_{S-1} - l_{S-2} \\ d_{S-1} &= l_S - l_{S-1} \end{aligned}$$

Tras sucesivas iteraciones se tiene:

$$\begin{aligned} l_r &= l_{r-1} + d_{r-1} = l_{r-2} + d_{r-2} + d_{r-1} = \dots\dots\dots = l_2 + d_2 + d_3 + \dots\dots\dots + d_{r-2} + d_{r-1} = \\ &= l_1 + d_1 + d_2 + \dots\dots\dots + d_{r-2} + d_{r-1} \end{aligned}$$

La longitud inicial del bastón verifica:

$$l_1 + l_2 + l_3 + \dots\dots\dots + l_{S-1} + l_S = 1$$

Sustituyendo los valores para  $l_1, l_2, l_3, \dots, l_S$ , se tiene:

$$Sl_1 + (S-1)d_1 + (S-2)d_2 + \dots\dots\dots + 2d_{S-2} + d_{S-1} = 1$$

Pielou (1975) recuerda que la única condición es que la suma anterior sea la unidad, así cada término tiene la misma esperanza.

$$E[Sl_1] = E[(S-1)d_1] = E[(S-2)d_2] = \dots\dots\dots = E[d_{S-1}] = \frac{1}{S}$$

De lo que sigue:

$$E[l_1] = \frac{1}{S^2} ; \quad E[d_1] = \frac{1}{S(S-1)} ; \quad E[d_2] = \frac{1}{S(S-2)} ; \quad \dots\dots\dots ; \quad E[d_i] = \frac{1}{S(S-i)}$$

Utilizando la igualdad:  $l_2 = l_1 + d_1$ , se tiene:

$$E[l_2] = E[l_1] + E[d_1] = \frac{1}{S^2} + \frac{1}{S(S-1)}$$

Como  $l_3 = l_1 + d_1 + d_2$

$$E[l_3] = E[l_1] + E[d_1] + E[d_2] = \frac{1}{S^2} + \frac{1}{S(S-1)} + \frac{1}{S(S-2)}$$

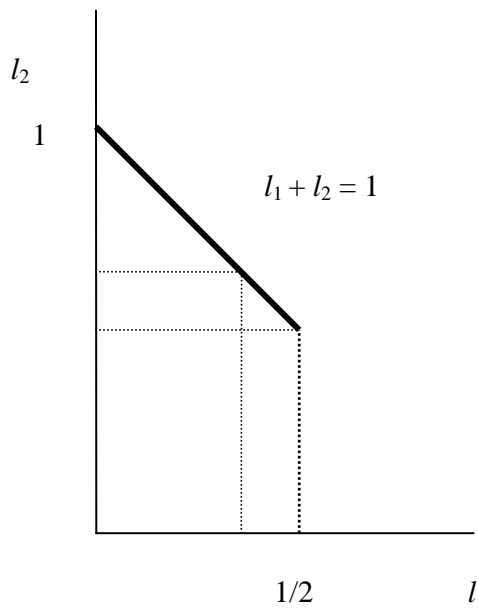
Y se llega a que, en general:

$$E[l_i] = \frac{1}{S} \sum_{j=0}^{i-1} \frac{1}{S-j}$$

**Distribución de las abundancias ordenadas**

Baczkowski (2000) representa gráficamente el caso en que  $S = 2$  con longitudes de los segmentos  $l_1, l_2$ , tales que  $0 \leq l_1 \leq l_2 \leq 1$  y  $l_1 + l_2 = 1$ .

La restricción  $l_1 \leq l_2$  obliga a que  $l_1 \leq \frac{1}{2}$ , por lo que los posibles valores del par  $(l_1, l_2)$  se encontrarían en una línea de longitud  $\frac{1}{\sqrt{2}}$  (en la Gráfica 8).



**Gráfica 8:** Línea de longitud  $\frac{1}{\sqrt{2}}$  sobre la que se encuentran los posibles valores del par  $(l_1, l_2)$ .

La distribución marginal de  $l_1$  es Uniforme  $\left(0, \frac{1}{2}\right)$ .

a)  $f(l_1) = 2$

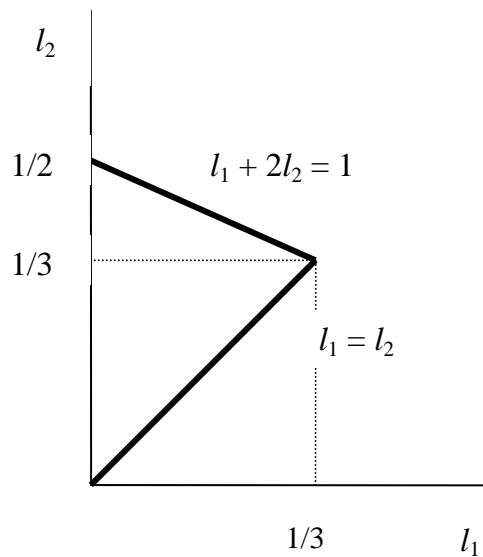
b)  $f(l_1, l_2) = f(l_1) = 2$

Para el caso en que  $S = 3$  las longitudes  $l_1, l_2, l_3$  verificarán  $0 \leq l_1 \leq l_2 \leq l_3 \leq 1$  con  $l_1 + l_2 + l_3 = 1$ .

En consecuencia, será  $l_1 \leq \frac{1}{3}$ , ya que de lo contrario  $l_1 + l_2 + l_3 > 1$ . También será  $l_2 \leq \frac{1}{2}$  ya que, de otra forma  $l_2 + l_3 > 1$ .

Con estas condiciones se obtiene una región limitada por  $l_1 = 0$ ,  $l_1 = l_2$  y  $2l_2 + l_1 = 1$ . Esta última restricción se alcanza a partir de la restricción  $l_2 \leq l_3$  y debido a que  $l_1 + l_2 + l_3 = 1$  por que:

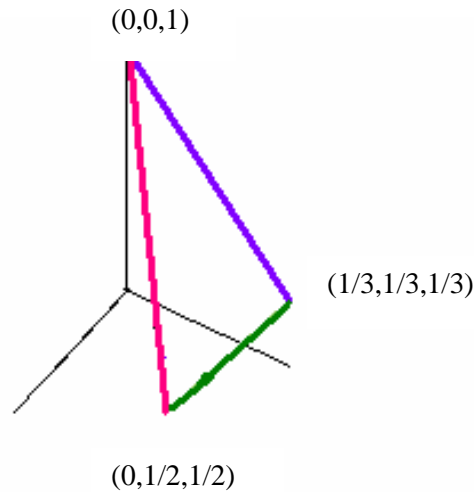
De  $l_1 + l_2 + l_3 = 1 \rightarrow l_1 + l_2 = 1 - l_3$  además como  $l_2 \leq l_3$  se tiene que  $l_1 + l_2 \leq 1 - l_2$  obteniendo así la restricción  $2l_2 + l_1 = 1$ .



Gráfica 9: Región limitada por  $l_1 = 0$ ,  $l_1 = l_2$  y  $2l_2 + l_1 = 1$ .

Será una delimitada por los puntos  $(0,0,1)$ ;  $\left(0, \frac{1}{2}, \frac{1}{2}\right)$  y  $\left(\frac{1}{3}, \frac{1}{3}, \frac{1}{3}\right)$  que corresponderá a un triángulo rectángulo de área  $\frac{1}{4\sqrt{3}}$





**Gráfica 10:** Triángulo delimitado por los puntos  $(0,0,1)$ ;  $(0, \frac{1}{2}, \frac{1}{2})$  y  $(\frac{1}{3}, \frac{1}{3}, \frac{1}{3})$

Mientras el área de la región anterior es  $\frac{1}{12}$ , por lo que  $f(l_1, l_2, l_3) = 12$ .

Con estos resultados Baczkowski corrige los presentados por Pielou (1978).

### Conexión con la distribución exponencial

Pielou (1975) probó que si las abundancias de  $S$  especies son elegidas al azar a partir de una distribución exponencial, entonces los valores esperados de la  $i$ -ésima abundancia más pequeña siguen el modelo del Bastón Roto. La demostración de Pielou era incompleta y fue concluida por Baczkowski (2000).

Supongamos que una muestra aleatoria de  $S$  valores es seleccionada a partir de una distribución con función de densidad  $f(x)$  y función de distribución  $F(x)$ , obteniéndose los valores  $x_1, x_2, \dots, x_S$  (estos valores al indicar abundancia no podrán ser negativos). Ordenados de menor a mayor se obtiene  $x_{(i)}$  ( $x_{(1)} \leq x_{(2)} \leq \dots \leq x_{(S)}$ ).

Entonces, la función de probabilidad del  $i$ -ésimo valor más pequeño  $X_{(i)}$  es:

$$f_{X_{(i)}}(x) = S \binom{S-1}{i-1} \{F(x)\}^{i-1} \{1-F(x)\}^{S-i} f(x)$$

siendo el valor esperado que corresponde,  $E[X_{(i)}]$ :

$$E[X_{(i)}] = S \binom{S-1}{i-1} \int_{x=0}^{\infty} x \{F(x)\}^{i-1} \{1-F(x)\}^{S-i} f(x) dx$$

Supongamos ahora que los valores provienen de una distribución exponencial con parámetro  $\lambda$  y cuya media será, por tanto,  $\frac{1}{\lambda}$ .

Tomando entonces:  $f(x) = \lambda e^{-\lambda x}$  y  $F(x) = 1 - e^{-\lambda x}$ , Pielou (1975) obtiene:

$$E[X_{(i)}] = \frac{S}{\lambda} \binom{S-1}{i-1} \sum_{j=0}^{i-1} (-1)^j \binom{i-1}{j} \frac{1}{(S-i+j+1)^2}$$

El siguiente paso en la demostración es debido a Baczkowski (2000), que concluye:

$$E[X_{(i)}] = \frac{1}{\lambda} \sum_{j=0}^{i-1} \frac{1}{S-j}$$

Que acaba indicando la alternativa  $\lambda = S$  en la distribución exponencial seleccionada.

### **Definición**

Consideremos  $N$  individuos en un hábitat con  $S$  especies distintas. En el modelo del Bastón Roto las especies se ordenan en orden creciente de abundancia, siendo  $N_i$  el número de individuos observados de la especie  $i$ -ésima, con  $i = 1, 2, \dots, S$ . Se tiene  $N_1 \leq N_2 \leq \dots \leq N_S$  con  $N_1 + N_2 + \dots + N_S = N$ .

El modelo del Bastón Roto asigna a la especie  $i$ , con  $i = 1, 2, \dots, S$  una cantidad de individuos esperados  $C_i$ , siendo

$$C_i = \frac{N}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \frac{1}{S-2} + \dots + \frac{1}{S-i+1} \right]$$

El modelo del Bastón Roto predice la distribución de abundancia media de especies para un cierto número de comunidades y puede, por consiguiente, conducir a error si se utiliza en un muestreo o comunidad en solitario.

Es válido utilizar el modelo del Bastón Roto como medio para exponer que la abundancia de especies en una comunidad particular es más uniforme de lo que hubiera sido en el caso de que la serie logarítmica, o incluso la normal logarítmica, hubieran producido el mejor ajuste.

Clark (1999), formulando un modelo para segmentos homocigóticos en el genoma humano, obtuvo que se puede modelar el tamaño de segmentos no modificados enfocando a un segmento autocigótico y especificando las probabilidades de sucesos modificados moviéndolos a lo largo del cromosoma. Si los sucesos modificados suceden independientemente, la probabilidad de modificación será constante. La distribución de intervalos entre sucesos modificados será exponencial:  $F(x) = 1 - e^{-\lambda x}$ , siendo  $\lambda$  un parámetro. En éste caso, el número de sucesos modificados a lo largo de un cromosoma de longitud  $t$  seguirá una distribución de Poisson:

$\Pr[N(t) = k] = \left[ (\lambda t)^k e^{-\lambda t} \right] / k!$ . Esto define un proceso de renovación de Poisson, que nos permite calcular muchos aspectos de la distribución del tamaño de segmentos no modificados (Karlin y Taylor 1975).

Para encontrar el segmento no modificado más largo dado que el cromosoma ha sido roto en  $r$  segmentos, imaginamos que colgamos los  $r-1$  sucesos modificados a lo largo de una línea de longitud la unidad. Si se identifica un segmento particular que es autocigótico, y si podemos contar el número de meiosis que han tenido lugar desde el antepasado común de la mitad de éste segmento, entonces el tamaño esperado de la región es

$$E(\text{mayorsegmento}) = \frac{1}{r} \sum_{i=1}^r \frac{1}{r-i+1}$$

siendo  $r$  el número de segmentos en los que el cromosoma se ha roto e  $i = 1, 2, \dots, r$ .

Esta fórmula es la del llamado modelo del Bastón Roto para la abundancia relativa de especies (MacArthur, 1957). Además directamente simula el proceso de distribución de sucesos modificados a lo largo de un cromosoma.

No se ha derivado un índice de diversidad específico para la distribución del Bastón Roto, ya que representa un estado altamente equitativo de acontecimientos,  $S$  (número de especies) es una medida adecuada de la diversidad.

El modelo del Bastón Roto representa el mayor grado de uniformidad, o sea la mayor igualdad en abundancia de especies encontrado en la naturaleza.

Drozd P. y Novotny V. en 1999 crearon el programa PowerNiche 1.0 software y su correspondiente manual. Es gratuito, aunque no es posible su uso sin el consentimiento de los autores. PowerNiche es un programa basado en Microsoft Excell 97 para modelos de abundancia de especies en comunidades biológicas, usando varios modelos de división de nicho.

## II.- APLICACIONES

El modelo del Bastón Roto fue propuesto por MacArthur (1957). Este modelo ha sido utilizado con éxito en algunos estudios, por ejemplo en pájaros paseriformes (MacArthur, 1960), peces de agua dulce y gasterópodos (King, 1964), insectos (Matic *et al.*, 2006) y, en general, Magurran (1989) afirma que parecen hallarse buenos ajustes al modelo principalmente en comunidades estrechamente definidas formadas por organismos taxonómicamente relacionados. También ha resultado efectivo para simular procesos de distribución de segmentos homocigóticos en el genoma humano (Clark, 1999). Grigg *et al.* (2000), en un estudio botánico realizado en Australia, obtiene resultados compatibles con el modelo. Turner (1961) estudió la abundancia relativa de especies de serpientes en donde las poblaciones de serpientes analizadas parecen ser poblaciones en equilibrio en las que la abundancia relativa de especies verifica las hipótesis de MacArthur. Delpont *et al.* (2006) mostraron un modelo probabilístico de

infección en el que la transmisión fue simulada utilizando un diseño del Bastón Roto. Recientemente, Steel *et al.* (2004) demostraron que el modelo del Bastón Roto se adapta mejor a las comunidades de briófitos (plantas embrionarias sin vasos conductores que incluyen musgos, hepáticas, y antoceros) que a las de plantas superiores (en las que el óvulo fertilizado se desarrolla en un embrión). Harris *et al.* (2007) utilizaron el modelo del Bastón Roto para ajustar los gráficos de datos individuales en un artículo sobre el sorgo (género botánico de unas veinte especies de gramíneas oriundas de las regiones tropicales y subtropicales de África Oriental).

Para analizar estos ajustes se emplea habitualmente el test  $\chi^2$  (Magurran, 1989), aunque es un procedimiento que ha sido criticado por varios autores como Hughes (1986) o Lamshead y Platt (1984), cuando se aplica a series de datos muy pequeñas.

Lloyd y Ghelardi (1964) utilizan el modelo del Bastón Roto para medir la uniformidad de la distribución del número de especies, mediante la comparación de la diversidad observada y la diversidad según el modelo del Bastón Roto.

### III.- RESULTADOS PARA LA DISTRIBUCIÓN DEL BASTÓN ROTO

El tratamiento del modelo del Bastón Roto como distribución de probabilidad es un enfoque novedoso y que hemos incorporado en este trabajo. En el *resultado 1* se prueba que es una función de probabilidad, cuestión básica para el desarrollo de los posteriores resultados. Se ha publicado en *Journal of Applied Statistics* (Almorza y García, 2008). En el mismo artículo se incluyeron algunos de los resultados que siguen y que se especificarán en el texto.

#### III. 1.- LA DISTRIBUCIÓN DEL BASTÓN ROTO COMO DISTRIBUCIÓN DE PROBABILIDAD

##### Resultado 1

Sea  $X$  una variable aleatoria que sigue la distribución de Bastón Roto, con

$$p_i = \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \dots + \frac{1}{S-i+1} \right] \text{ con } S > 1. \text{ Se verifica que:}$$

$$0 \leq p_i \leq 1, \forall i = 1, 2, \dots, S. \text{ y } \sum_{i=1}^S p_i = 1 \text{ para } p_i \leq p_j, \forall i \leq j, \text{ con } i, j = 1, 2, \dots, S.$$

##### Demostración

Para ver que efectivamente se trata de una función de probabilidad, basta demostrar que

$$\sum_{i=1}^S p_i = 1. \text{ Entonces:}$$

$$\begin{aligned} \sum_{i=1}^S p_i &= \sum_{i=1}^S \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \dots + \frac{1}{S-i+1} \right] = \frac{1}{S} \frac{1}{S} + \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} \right] + \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \frac{1}{S-2} \right] + \dots + \\ &+ \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \frac{1}{S-2} + \dots + \frac{1}{2} \right] + \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \frac{1}{S-2} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right] = \frac{S}{S^2} + \frac{(S-1)}{S(S-1)} + \\ &+ \frac{(S-2)}{S(S-2)} + \dots + \frac{2}{2 \cdot S} + \frac{1}{S} = \frac{S}{S} = 1 \end{aligned}$$

### III. 2.- FUNCIÓN DE DISTRIBUCIÓN DEL MODELO DEL BASTÓN ROTO

#### Definición

Sea  $X$  una variable aleatoria que sigue la distribución de Bastón Roto, con

$$p_i = \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \dots + \frac{1}{S-i+1} \right] \quad \text{con } S > 1 \quad \text{y} \quad i = 1, \dots, S.$$

Entonces su función de distribución es:

$$F_S(i) = \left. \begin{array}{l} 0 \\ \frac{1}{S} \frac{1}{S} \\ \frac{1}{S} \left[ \frac{2}{S} + \frac{1}{S-1} \right] \\ \frac{1}{S} \left[ \frac{3}{S} + \frac{2}{S-1} + \frac{1}{S-2} \right] \\ \dots\dots\dots \\ \frac{1}{S} \left[ \frac{S-1}{S} + \frac{S-2}{S-1} + \dots + \frac{1}{2} \right] \\ \frac{1}{S} \left[ \frac{S}{S} + \frac{S-1}{S-1} + \dots + 1 \right] = 1 \end{array} \right\} \begin{array}{l} i < 1 \\ 1 \leq i < 2 \\ 2 \leq i < 3 \\ 3 \leq i < 4 \\ \dots\dots\dots \\ S-1 \leq i < S \\ S \leq i \end{array} \quad \text{con}$$

**III. 3.- COMPARACIÓN DE LAS FUNCIONES DE DISTRIBUCIÓN PARA DOS POBLACIONES EN EL MODELO DEL BASTÓN ROTO**

**Resultado 2**

Sean  $S_1$  y  $S_2$  los tamaños de dos poblaciones con  $S_1 > S_2$ . Entonces:

$$F_{S_1}(i) \leq F_{S_2}(i) \quad \forall i = 1, 2, \dots, S_1.$$

**Demostración**

Suponemos que  $S_1$  y  $S_2 = S_1 - 1$ .

La función de distribución para  $S_1$  será:

$$F_{S_1}(i) = \left\{ \begin{array}{ll} 0 & i < 1 \\ \frac{1}{S_1} \frac{1}{S_1} & 1 \leq i < 2 \\ \frac{1}{S_1} \left[ \frac{2}{S_1} + \frac{1}{S_1 - 1} \right] & 2 \leq i < 3 \\ \frac{1}{S_1} \left[ \frac{3}{S_1} + \frac{2}{S_1 - 1} + \frac{1}{S_1 - 2} \right] & 3 \leq i < 4 \\ \dots\dots\dots & \dots\dots \\ \frac{1}{S_1} \left[ \frac{S_1 - 1}{S_1} + \frac{S_1 - 2}{S_1 - 1} + \dots + \frac{1}{2} \right] & S_1 - 1 \leq i < S_1 \\ \frac{1}{S_1} \left[ \frac{S_1}{S_1} + \frac{S_1 - 1}{S_1 - 1} + \dots + 1 \right] = 1 & S_1 \leq i \end{array} \right. \quad \text{con}$$

La función de distribución para  $S_2 = S_1 - 1$  será:

$$F_{S_2}(i) = \left\{ \begin{array}{ll} 0 & i < 1 \\ \frac{1}{S_1-1} \frac{1}{S_1-1} & 1 \leq i < 2 \\ \frac{1}{S_1-1} \left[ \frac{2}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} \right] & 2 \leq i < 3 \\ \dots\dots\dots & \dots\dots\dots \\ \frac{1}{S_1-1} \left[ \frac{S_1-2}{S_1-1} + \frac{S_1-3}{S_1-2} + \dots + \frac{1}{2} \right] & S_1-2 \leq i < S_1-1 \\ \frac{1}{S_1-1} \left[ \frac{S_1-1}{S_1-1} + \frac{S_1-2}{S_1-2} + \dots + 1 \right] = 1 & S_1-1 \leq i \\ 1 & S_1 \leq i \end{array} \right\} \text{ con}$$

Entonces:

\* Para  $i < 1 \Rightarrow F_{S_1}(i) = F_{S_2}(i)$

\* Para  $1 \leq i < 2 \Rightarrow F_{S_1}(i) < F_{S_2}(i)$

ya que:  $F_{S_1}(i) = \frac{1}{S_1} \frac{1}{S_1} < \frac{1}{S_1-1} \frac{1}{S_1-1} = F_{S_2}(i)$

En general

\* Para  $j \leq i < j+1 \Rightarrow F_{S_1}(i) < F_{S_2}(i)$

ya que:  $F_{S_1}(i) = \frac{1}{S_1} \left[ \frac{j}{S_1} + \frac{j-1}{S_1-1} + \dots \right] < \frac{1}{S_1-1} \left[ \frac{j}{S_1-1} + \frac{j-1}{S_1-2} + \dots \right] = F_{S_2}(i)$

con  $j = 1, 2, \dots, S_1 - 1$ .

\* Para  $i \geq S_1 - 1 \Rightarrow F_{S_1}(i) < F_{S_2}(i)$

ya que: 
$$F_{S_1}(i) = \frac{1}{S_1} \left[ \frac{S_1-1}{S_1} + \frac{S_1-2}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} \right] < 1 = F_{S_2}(i)$$

\* Para  $i \geq S_1 \Rightarrow F_{S_1}(i) = F_{S_2}(i)$

### III. 4.- FUNCIÓN CARACTERÍSTICA DEL MODELO DEL BASTÓN ROTO

#### Resultado 3

Sea  $X$  una variable aleatoria que sigue la distribución de Bastón Roto, con

$$p_i = \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \dots + \frac{1}{S-i+1} \right] \text{ con } S > 1 \text{ y } i = 1, \dots, S.$$

Entonces su función característica puede escribirse:

$$\varphi(t) = \frac{1}{S} \cdot \frac{1}{1-e^{it}} \sum_{r=1}^S \frac{e^{itr}}{S-r+1} - \frac{e^{(S+1)it}}{1-e^{it}}$$

#### Demostración

$$\begin{aligned} \varphi(t) &= E[e^{itX}] = \sum_{r=1}^S e^{itr} \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \dots + \frac{1}{S-r+1} \right] = \\ &= e^{it} \frac{1}{S} \cdot \frac{1}{S} + e^{2it} \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} \right] + e^{3it} \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \frac{1}{S-2} \right] + \dots + \\ &+ e^{(S-1)it} \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \dots + \frac{1}{2} \right] + e^{Sit} \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right] = \end{aligned}$$



$$\begin{aligned}
 &= \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} e^{it} + \left( \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} \right) e^{2it} + \dots + \left( \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right) e^{Sit} \right] = \\
 &= \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} e^{it} + \frac{1}{S} e^{2it} + \frac{1}{S-1} e^{2it} + \dots + \frac{1}{S} e^{(S-1)it} + \frac{1}{S-1} e^{(S-1)it} + \dots + \right. \\
 &\quad \left. + \frac{1}{2} e^{(S-1)it} + \frac{1}{S} e^{Sit} + \frac{1}{S-1} e^{Sit} + \dots + \frac{1}{2} e^{Sit} + 1 \cdot e^{Sit} \right] = \\
 &= \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} (e^{it} + e^{2it} + \dots + e^{(S-1)it} + e^{Sit}) + \frac{1}{S-1} (e^{2it} + e^{3it} + \dots + e^{(S-1)it} + e^{Sit}) + \right. \\
 &\quad \left. + \dots + \frac{1}{2} (e^{(S-1)it} + e^{Sit}) + 1 \cdot e^{Sit} \right] = \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} \sum_{r=1}^S e^{itr} + \frac{1}{S-1} \sum_{r=2}^S e^{itr} + \right. \\
 &\quad \left. + \frac{1}{S-2} \sum_{r=3}^S e^{itr} + \dots + \frac{1}{2} \sum_{r=S-1}^S e^{itr} + 1 \cdot \sum_{r=S}^S e^{itr} \right] = \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} \cdot \frac{e^{it} - e^{(S+1)it}}{1 - e^{it}} + \right. \\
 &\quad \left. + \frac{1}{S-1} \cdot \frac{e^{2it} - e^{(S+1)it}}{1 - e^{it}} + \frac{1}{S-2} \cdot \frac{e^{3it} - e^{(S+1)it}}{1 - e^{it}} + \dots + \right. \\
 &\quad \left. + \frac{1}{2} \cdot \frac{e^{(S-1)it} - e^{(S+1)it}}{1 - e^{it}} + 1 \cdot \frac{e^{Sit} - e^{(S+1)it}}{1 - e^{it}} \right] = \frac{1}{S} \cdot \frac{1}{1 - e^{it}} \left[ \frac{1}{S} (e^{it} - e^{(S+1)it}) + \right. \\
 &\quad \left. + \frac{1}{S-1} (e^{2it} - e^{(S+1)it}) + \frac{1}{S-2} (e^{3it} - e^{(S+1)it}) + \dots + \frac{1}{2} (e^{(S-1)it} - e^{(S+1)it}) + \right. \\
 &\quad \left. + 1 \cdot (e^{Sit} - e^{(S+1)it}) \right] = \frac{1}{S} \cdot \frac{1}{1 - e^{it}} \sum_{r=1}^S \frac{e^{itr} - e^{(S+1)it}}{S - r + 1} = \\
 &= \frac{1}{S} \cdot \frac{1}{1 - e^{it}} \left[ \sum_{r=1}^S \frac{1}{S - r + 1} (e^{itr} - e^{(S+1)it}) \right] =
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 &= \frac{1}{S} \cdot \frac{1}{1 - e^{it}} \sum_{r=1}^S \frac{e^{itr}}{S - r + 1} - \frac{1}{S} \cdot \frac{e^{(S+1)it}}{1 - e^{it}} \sum_{r=1}^S \frac{1}{S - r + 1} = \\
 &= \frac{1}{S} \cdot \frac{1}{1 - e^{it}} \sum_{r=1}^S \frac{e^{itr}}{S - r + 1} - \frac{1}{S} \cdot \frac{e^{(S+1)it}}{1 - e^{it}} \cdot S = \frac{1}{S} \cdot \frac{1}{1 - e^{it}} \sum_{r=1}^S \frac{e^{itr}}{S - r + 1} - \\
 &- \frac{e^{(S+1)it}}{1 - e^{it}}
 \end{aligned}$$

### III. 5.- FUNCIÓN GENERATRIZ DE MOMENTOS DEL MODELO DEL BASTÓN ROTO

#### Resultado 4

Sea  $X$  una variable aleatoria que sigue la distribución de Bastón Roto, con

$$p_i = \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \dots + \frac{1}{S-i+1} \right] \quad \text{con } S > 1 \quad \text{y } i = 1, \dots, S.$$

Entonces su función generatriz de momentos puede escribirse:

$$M_X(t) = \frac{1}{S} \cdot \frac{1}{1 - e^t} \sum_{r=1}^S \frac{e^{tr}}{S - r + 1} - \frac{e^{(S+1)t}}{1 - e^t}$$

#### Demostración

$$\begin{aligned}
 M_X(t) &= E[e^{tX}] = \sum_{r=1}^S e^{tr} \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \dots + \frac{1}{S-r+1} \right] = \\
 &= e^t \frac{1}{S} \cdot \frac{1}{S} + e^{2t} \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} \right] + e^{3t} \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \frac{1}{S-2} \right] + \dots + \\
 &+ e^{(S-1)t} \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \dots + \frac{1}{2} \right] + e^{St} \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right] = \\
 &= \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} e^t + \left( \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} \right) e^{2t} + \dots + \left( \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right) e^{St} \right] =
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 &= \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} e^t + \frac{1}{S} e^{2t} + \frac{1}{S-1} e^{2t} + \dots + \frac{1}{S} e^{(S-1)t} + \frac{1}{S-1} e^{(S-1)t} + \dots + \right. \\
 &+ \left. \frac{1}{2} e^{(S-1)t} + \frac{1}{S} e^{St} + \frac{1}{S-1} e^{St} + \frac{1}{S-2} e^{St} + \dots + \frac{1}{2} e^{St} + 1 \cdot e^{St} \right] = \\
 &= \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} (e^t + e^{2t} + \dots + e^{(S-1)t} + e^{St}) + \frac{1}{S-1} (e^{2t} + e^{3t} + \dots + e^{(S-1)t} + e^{St}) + \right. \\
 &+ \dots + \left. \frac{1}{2} (e^{(S-1)t} + e^{St}) + 1 \cdot e^{St} \right] = \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} \sum_{r=1}^S e^{tr} + \frac{1}{S-1} \sum_{r=2}^S e^{tr} + \right. \\
 &+ \left. \frac{1}{S-2} \sum_{r=3}^S e^{tr} + \dots + \frac{1}{2} \sum_{r=S-1}^S e^{tr} + 1 \cdot \sum_{r=S}^S e^{tr} \right] = \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} \cdot \frac{e^t - e^{(S+1)t}}{1 - e^t} + \right. \\
 &+ \frac{1}{S-1} \cdot \frac{e^{2t} - e^{(S+1)t}}{1 - e^t} + \frac{1}{S-2} \cdot \frac{e^{3t} - e^{(S+1)t}}{1 - e^t} + \dots + \\
 &+ \left. \frac{1}{2} \cdot \frac{e^{(S-1)t} - e^{(S+1)t}}{1 - e^t} + 1 \cdot \frac{e^{St} - e^{(S+1)t}}{1 - e^t} \right] = \frac{1}{S} \cdot \frac{1}{1 - e^t} \left[ \frac{1}{S} (e^t - e^{(S+1)t}) + \right. \\
 &+ \frac{1}{S-1} (e^{2t} - e^{(S+1)t}) + \frac{1}{S-2} (e^{3t} - e^{(S+1)t}) + \dots + \frac{1}{2} (e^{(S-1)t} - e^{(S+1)t}) + \\
 &+ \left. 1 \cdot (e^{St} - e^{(S+1)t}) \right] = \frac{1}{S} \cdot \frac{1}{1 - e^t} \sum_{r=1}^S \frac{e^{tr} - e^{(S+1)t}}{S - r + 1} = \\
 &= \frac{1}{S} \cdot \frac{1}{1 - e^t} \left[ \sum_{r=1}^S \frac{1}{S - r + 1} (e^{tr} - e^{(S+1)t}) \right] = \\
 &= \frac{1}{S} \cdot \frac{1}{1 - e^t} \sum_{r=1}^S \frac{e^{tr}}{S - r + 1} - \frac{1}{S} \cdot \frac{e^{(S+1)t}}{1 - e^t} \sum_{r=1}^S \frac{1}{S - r + 1} = \\
 &= \frac{1}{S} \cdot \frac{1}{1 - e^t} \sum_{r=1}^S \frac{e^{tr}}{S - r + 1} - \frac{1}{S} \cdot \frac{e^{(S+1)t}}{1 - e^t} \cdot S = \frac{1}{S} \cdot \frac{1}{1 - e^t} \sum_{r=1}^S \frac{e^{tr}}{S - r + 1} - \\
 &- \frac{e^{(S+1)t}}{1 - e^t}
 \end{aligned}$$

### III. 6.- MEDIDAS DEL ANÁLISIS EXPLORATORIO DE DATOS PARA LA DISTRIBUCIÓN DEL BASTÓN ROTO

#### III. 6. 1.- RESULTADOS SOBRE MEDIDAS DE POSICIÓN

##### Resultado 5

Para el modelo del Bastón Roto el percentil  $\alpha$  es:  $P_\alpha = \frac{\sqrt{\alpha} \cdot S}{10}$

##### Demostración

El percentil  $\alpha$  ( $P_\alpha$ ) será una función del número de especies. Es obvio que  $1 \leq P_\alpha \leq S$  y que  $\frac{1}{S} \left( \frac{P_\alpha}{S} + \frac{P_\alpha - 1}{S - 1} + \dots + \frac{1}{S - P_\alpha + 1} \right) \geq \frac{\alpha}{100}$ .

Tenemos que:

$$\frac{1}{S} \left( \frac{P_\alpha}{S} + \frac{P_\alpha - 1}{S - 1} + \dots + \frac{1}{S - P_\alpha + 1} \right) \leq \frac{P_\alpha^2}{S^2}$$

Por tanto: 
$$\frac{P_\alpha^2}{S^2} \geq \frac{\alpha}{100}$$

De donde: 
$$P_\alpha \geq \frac{\sqrt{\alpha} \cdot S}{10}$$

El resultado 5 junto con los corolarios 5.1, 5.2, 5.3, 5.4, 5.5, 5.6, 5.7, 5.8 y 5.9 fueron publicados en *Journal of Applied Statistics* (Almorza y García, 2008).

##### Corolario 5.1

Como casos particulares, obtenemos:

- a) Para el modelo del Bastón Roto la mediana ( $M_d$ ) es  $M_d \geq 0.707S$ .
- b) Para el modelo del Bastón Roto el tercer cuartil ( $Q_3$ ) es  $Q_3 \geq 0.866S$ .
- c) Para el modelo del Bastón Roto el centil noventa ( $C_{90}$ ) es  $C_{90} \geq 0.948S$ .
- d) Para el modelo del Bastón Roto el primer cuartil ( $Q_1$ ) es  $Q_1 \geq 0.5S$ .
- e) Para el modelo del Bastón Roto el centil diez ( $C_{10}$ ) es  $C_{10} \geq 0.316S$ .

Demostración

a) Para el modelo del Bastón Roto la mediana es  $M_d \geq 0.707S$ .

La mediana ( $M_d$ ) será una función del número de especies. Es obvio que  $1 \leq M_d \leq S$ .

Debemos encontrar cuándo se verifica que:

$$\frac{1}{S} \left( \frac{M_d}{S} + \frac{M_d - 1}{S - 1} + \dots + \frac{1}{S - M_d + 1} \right) \geq \frac{1}{2}$$

Tenemos que

$$\frac{1}{S} \left( \frac{M_d}{S} + \frac{M_d - 1}{S - 1} + \dots + \frac{1}{S - M_d + 1} \right) \leq \frac{M_d^2}{S^2}$$

Por tanto: 
$$\frac{M_d^2}{S^2} \geq 0.5$$

De donde 
$$M_d \geq 0.707S$$

b) Para el modelo del Bastón Roto el tercer cuartil ( $Q_3$ ) es  $Q_3 \geq 0.866S$ .

El tercer cuartil será una función del número de especies.

Debemos encontrar cuándo se verifica que:

$$\frac{1}{S} \left( \frac{Q_3}{S} + \frac{Q_3 - 1}{S - 1} + \dots + \frac{1}{S - Q_3 + 1} \right) \geq \frac{3}{4}$$

Tenemos que

$$\frac{1}{S} \left( \frac{Q_3}{S} + \frac{Q_3 - 1}{S - 1} + \dots + \frac{1}{S - Q_3 + 1} \right) \leq \frac{Q_3^2}{S^2}$$

Por tanto: 
$$\frac{Q_3^2}{S^2} \geq 0.75$$

De donde 
$$Q_3 \geq 0.866S$$

c) Para el modelo del Bastón Roto el centil noventa ( $C_{90}$ ) es  $C_{90} \geq 0.948S$ .

El centil noventa será una función del número de especies.

Debemos encontrar cuándo se verifica que:

$$\frac{1}{S} \left( \frac{C_{90}}{S} + \frac{C_{90}-1}{S-1} + \dots + \frac{1}{S-C_{90}+1} \right) \geq \frac{9}{10}$$

Tenemos que

$$\frac{1}{S} \left( \frac{C_{90}}{S} + \frac{C_{90}-1}{S-1} + \dots + \frac{1}{S-C_{90}+1} \right) \leq \frac{C_{90}^2}{S^2}$$

Por tanto: 
$$\frac{C_{90}^2}{S^2} \geq 0.90$$

De donde 
$$C_{90} \geq 0.948S$$

**d)** Para el modelo del Bastón Roto el primer cuartil ( $Q_1$ ) es  $Q_1 \geq 0.5S$ .

El primer cuartil ( $Q_1$ ) será una función del número de especies.

Debemos encontrar cuándo se verifica que:

$$\frac{1}{S} \left( \frac{Q_1}{S} + \frac{Q_1-1}{S-1} + \dots + \frac{1}{S-Q_1+1} \right) \geq \frac{1}{4}$$

Tenemos que

$$\frac{1}{S} \left( \frac{Q_1}{S} + \frac{Q_1-1}{S-1} + \dots + \frac{1}{S-Q_1+1} \right) \leq \frac{Q_1^2}{S^2}$$

Por tanto: 
$$\frac{Q_1^2}{S^2} \geq 0.25$$

De donde 
$$Q_1 \geq 0.5S$$

**e)** Para el modelo del Bastón Roto el centil ( $C_{10}$ ) diez es  $C_{10} \geq 0.316S$ .

El centil diez ( $C_{10}$ ) será una función del número de especies.

Debemos encontrar cuándo se verifica que:

$$\frac{1}{S} \left( \frac{C_{10}}{S} + \frac{C_{10}-1}{S-1} + \dots + \frac{1}{S-C_{10}+1} \right) \geq \frac{1}{10}$$

Tenemos que

$$\frac{1}{S} \left( \frac{C_{10}}{S} + \frac{C_{10}-1}{S-1} + \dots + \frac{1}{S-C_{10}+1} \right) \leq \frac{C_{10}^2}{S^2}$$

Por tanto:  $\frac{C_{10}^2}{S^2} \geq 0.10$

De donde  $C_{10} \geq 0.316S$

**Corolario 5.2**

Para el modelo del Bastón Roto el recorrido intercuartílico es  $R_{IQ} \leq 0.5S$

Demostración

Se tiene:  $R_{IQ} = Q_3 - Q_1 \leq S - 0.5S = 0.5S$

**Corolario 5.3**

Para el modelo del Bastón Roto el recorrido semi-intercuartílico es  $R_{SIQ} \leq \frac{1}{4}S$

Demostración

Como consecuencia del corolario anterior

$$R_{SIQ} = \frac{Q_3 - Q_1}{2} \leq \frac{S - 0.5S}{2} = \frac{1}{4}S$$

**Corolario 5.4**

Para el modelo del Bastón Roto el recorrido semi-intercuartílico respecto de la mediana es  $R_{SIQ-M_d} \leq 0.7072$ .

Demostración

Como consecuencia de los corolarios 5.1 a) y 5.2.

Tenemos que  $Q_3 - Q_1 \leq 0.5S$  y  $M_d \geq 0.707S$ , entonces:

$$R_{SIQ-M_d} = \frac{Q_3 - Q_1}{M_d} \leq \frac{S - 0.5S}{0.707S} = 0.7072$$

### III. 6. 2.- RESULTADOS SOBRE MEDIDAS DE ASIMETRÍA

Los siguientes resultados demuestran que la asimetría es negativa en el modelo del Bastón Roto.

#### Corolario 5.5

Para el modelo del Bastón Roto, el estadístico de asimetría de Yule es compatible con:

$$H_1 = \frac{Q_1 + Q_3 - 2M_d}{2M_d} < 0 \quad \text{si} \quad Q_1 < S.$$

#### Demostración

Como consecuencia de los corolarios 5.1.a), 5.1.b) y 5.1.d).

#### Corolario 5.6

Para el modelo del Bastón Roto, el estadístico de asimetría de Kelly es compatible con:

$$H_3 = \frac{C_{10} + C_{90} - 2M_d}{2M_d} < 0 \quad \text{si} \quad C_{10} < S.$$

#### Demostración

Como consecuencia de los corolarios 5.1.a), 5.1.c) y 5.1.e).

### III. 6. 3.- OTRAS MEDIDAS DEL ANÁLISIS EXPLORATORIO DE DATOS

#### Corolario 5.7

a) Para el modelo del Bastón Roto las fronteras interiores son:

**a.1)** Frontera interior inferior:  $f_{INF} = Q_1 - 1.5R_{IQ} \geq -0.25S$

**a.2)** Frontera interior superior:  $f_{SUP} = Q_3 + 1.5R_{IQ} \leq 1.75S$

b) Para el modelo del Bastón Roto las fronteras exteriores son:

**b.1)** Frontera exterior inferior:  $F_{INF} = Q_1 - 3R_{IQ} \geq -S$

**b.2)** Frontera exterior superior:  $F_{SUP} = Q_3 + 3R_{IQ} \leq 2.5S$

#### Demostración

**a.1)** La frontera interior inferior es:  $f_{INF} = Q_1 - 1.5R_{IQ} \geq -0.25S$

Tenemos que  $Q_1 \geq 0.5S$  y  $R_{IQ} \leq 0.5S$ . Por lo que  $1.5R_{IQ} \leq 0.75S$ . Entonces:

$$1.5R_{IQ} - Q_1 \leq 0.75S - 0.5S \Rightarrow 1.5R_{IQ} - Q_1 \leq 0.25S$$



Multiplicando toda la expresión por (-1), tendremos:  $Q_1 - 1.5R_{IQ} \geq -0.25S$

**a.2)** La frontera interior superior es:  $f_{SUP} = Q_3 + 1.5R_{IQ} \leq 1.75S$

Tenemos que  $Q_3 \geq 0.866S$  y  $R_{IQ} \leq 0.5S$ . Por lo que  $1.5R_{IQ} \leq 0.75S$ . Entonces:

$$Q_3 + 1.5R_{IQ} \leq S + 0.75S \Rightarrow Q_3 + 1.5R_{IQ} \leq 1.75S$$

**b.1)** La frontera exterior inferior es:  $F_{INF} = Q_1 - 3R_{IQ} \geq -S$

Tenemos que  $Q_1 \geq 0.5S$  y  $R_{IQ} \leq 0.5S$ . Por lo que  $3R_{IQ} \leq 1.5S$ . Entonces:

$$3R_{IQ} - Q_1 \leq 1.5S - 0.5S \Rightarrow 3R_{IQ} - Q_1 \leq S$$

Multiplicando toda la expresión por (-1), tendremos:  $Q_1 - 3R_{IQ} \geq -S$

**b.2)** La frontera exterior superior es:  $F_{SUP} = Q_3 + 3R_{IQ} \leq 2.5S$

Tenemos que  $Q_3 \geq 0.866S$  y  $R_{IQ} \leq 0.5S$ . Por lo que  $3R_{IQ} \leq 1.5S$ . Entonces:

$$Q_3 + 3R_{IQ} \leq S + 1.5S \Rightarrow Q_3 + 3R_{IQ} \leq 2.5S$$

### **Corolario 5.8**

Para el modelo del Bastón Roto, el promedio de cuartiles será  $\bar{Q} \geq 0.683S$ .

#### Demostración

Como consecuencia de los corolarios 5.1.b) y 5.1.d), sabemos que:  $Q_1 \geq 0.5S$  y  $Q_3 \geq 0.866S$ . Entonces:

$$Q_1 + Q_3 \geq 1.366S$$

Tendremos que  $\bar{Q} = \frac{Q_1 + Q_3}{2} \geq 0.683S$

### **Corolario 5.9**

Para el modelo del Bastón Roto, la trimedia será  $TRI \geq 0.695S$ .

#### Demostración

Como consecuencia de los corolarios 5.1.a) y 5.8, sabemos que:  $M_d \geq 0.707S$  y  $\bar{Q} \geq 0.683S$ . Entonces:

$$\bar{Q} + M_d \geq 1.39S$$

Tendremos que

$$TRI = \frac{\bar{Q} + M_d}{2} \geq 0.695S$$

## IV.-RESULTADOS PARA LAS MEDIDAS DE DIVERSIDAD EN EL AJUSTE DE LA DISTRIBUCIÓN DEL BASTÓN ROTO

### IV. 1.- ANTECEDENTES

En el modelo del Bastón Roto, al igual que en las distribuciones en serie logarítmica y normal logarítmica, se utiliza el test de bondad de ajuste  $\chi^2$  para comparar las frecuencias observadas y esperadas en las clases de abundancia.

Para la aplicación práctica del modelo, el procedimiento a seguir es:

- 1.- El primer paso es asignar las especies observadas a las clases de abundancia.
- 2.- Después, es necesario calcular el número esperado de especies que presentan un individuo, dos individuos, etc.

Se realiza usando la fórmula:

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

donde  $S(n)$  es el número de especies en la clase de abundancia que presenta  $n$  individuos.

Cuando se ha completado el número de especies esperado, se anota al lado del número de especies observado, en forma de clases de abundancia y después se realiza el test de bondad de ajuste  $\chi^2$ .

### IV. 2.- SITUACIÓN ACTUAL

► Almorza y Peinado (2001 a) presentan un estudio sobre la diversidad, calculada según el índice recíproco de Simpson,  $D'$ , en el modelo del Bastón Roto. El resultado obtenido se basa en la importancia que tiene el número de especies que intervienen en el modelo y su relación con la diversidad. Es un resultado útil, ya que facilita el cálculo de la planicidad. Además constituye un contraste que puede utilizarse para establecer si el resultado que proporciona cualquiera de los tests utilizados para evaluar la facilidad del ajuste al modelo del Bastón Roto, para dos o más poblaciones,

es correcto. Por otra parte, si el resultado obtenido es aplicado antes de realizar el ajuste, puede indicar la validez del uso del modelo del Bastón Roto.

### **Teorema 1**

La diversidad medida por el índice recíproco de Simpson en una población que se ajusta al modelo del Bastón Roto, depende sólo del número de especies y tiene la expresión:

$$D' = \frac{S^2}{2S - k}, \text{ donde } k = \ln(S) + 0.577 + \frac{0.5}{S}$$

### **Teorema 2**

Dadas dos situaciones con  $S_1$  y  $S_2$  especies respectivamente, tales que  $S_1 \leq S_2$ , en el caso de ajuste al modelo del Bastón Roto, se verifica para los índices recíprocos de Simpson,  $D'_1$  y  $D'_2$  respectivamente, que  $D'_1 \leq D'_2$ .

► Almorza *et al.* (2001 b) extienden el resultado anterior al caso del índice directo de Simpson,  $D$ , en las mismas consideraciones obteniendo el siguiente resultado.

### **Teorema 3**

La diversidad medida por el índice de Simpson en una población que se ajusta al modelo del Bastón Roto, depende de forma directa y exclusiva del número de especies.

### **Teorema 4**

Dadas dos situaciones con  $S_1$  y  $S_2$  especies respectivamente, tales que  $S_1 \leq S_2$ , en el caso de ajuste al modelo del Bastón Roto, se verifica para los índices directos de Simpson,  $D_1$  y  $D_2$  respectivamente, que  $D_1 \leq D_2$ .

► Colwell en 2000 creó el software RangeModel y el correspondiente manual. El Range Model es un uso animado, gráfico diseñado para demostrar el mecanismo entre el efecto mid-domain: el aumento de solapamientos de rangos de especies a través del centro de un dominio geográfico compartido debido a restricciones geométricas de contorno, en relación con la distribución de los tamaños de rangos de las especies y puntos medios. También se puede utilizar como herramienta analítica.

► Pisces Conservation Ltd. en 2002 creó el software Species Diversity and Richness (versión 3). Esta versión incluye, aparte de un manual, una DEMO con la que es posible trabajar durante un tiempo aunque con ciertas limitaciones.

Species Diversity and Richness está diseñado tanto para profesionales de la ecología como para estudiantes. Los métodos que se ofrecen se extienden desde lo más familiar, tal como el cálculo de varios índices de diversidad a los más recientes desarrollos.

Species Diversity and Richness versión 3, se completó en noviembre de 2002 y ofrece distintas mejoras. Entre otras, los gráficos de  $k$ -dominancia (que la DEMO no permite representar).

Species Diversity and Richness versión 4, finalizada en enero de 2006 incluye otras mejoras.

En el Anexo I se utiliza el software Species Diversity and Richness versión 4. en la resolución de ejemplos de aplicación que ilustran el trabajo teórico desarrollado (Capítulos I y II).

#### IV. 3.- RESULTADOS

Se considerará un hábitat ocupado por  $N$  individuos pertenecientes a  $S$  especies distintas. Las especies se ordenarán en orden creciente de abundancia, siendo  $N_i$  el número de individuos de la especie  $i$ -ésima,  $i = 1, 2, \dots, S$ . Se tendrá así que  $N_1 \leq N_2 \leq \dots \leq N_S$  donde  $N_1 + N_2 + \dots + N_S = N$ .

El modelo de diversidad del Bastón Roto estima los valores  $N_i$  mediante la expresión:

$$N_i = \frac{N}{S} \left( \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \frac{1}{S-2} + \dots + \frac{1}{S-i+1} \right) \quad (5)$$

para  $i = 1, 2, \dots, S$ .

Como medida de diversidad en el modelo del Bastón Roto se va a emplear el índice de Shannon, que queda definido por:

$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \quad (6)$$

En este sentido hemos obtenido los siguientes resultados:

IV. 3. 1.- RESULTADO SOBRE EL ÍNDICE DE SHANNON<sup>2</sup>

**Resultado 6**

Si  $S_1 > S_2$ , con  $S_1, S_2 \geq 1$ , entonces:

$$H_{(S_1)} > H_{(S_2)}$$

La demostración se inicia en el modelo del Bastón Roto que se establece en (5). De aquí se obtiene la probabilidad de que un individuo seleccionado al azar de una población que sigue la distribución del Bastón Roto, pertenezca a la especie  $i$ , viene dada por:

$$p_i = \frac{1}{S} \left( \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \frac{1}{S-2} + \dots + \frac{1}{S-i+1} \right) \tag{7}$$

con  $0 \leq p_i \leq 1, \forall i = 1, 2, \dots, S$ , donde  $\sum_{i=1}^S p_i = 1, p_i \leq p_j, \forall i \leq j$ , con  $i, j = 1, 2, \dots, S$ .

Para la demostración tomaremos  $S_1$  y  $S_2 = S_1 - 1$  y obtendremos las expresiones del índice de Shannon para ambos valores.

Para  $S_1$  el índice de Shannon será:

$$\begin{aligned} H_{(S_1)} &= - \sum_{i=1}^{S_1} \frac{1}{S_1} \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{S_1-i+1} \right) \ln \frac{1}{S_1} \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{S_1-i+1} \right) = \\ &= - \sum_{i=1}^{S_1} \ln \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1} \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{S_1-i+1} \right)} \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{S_1-i+1} \right)^{\frac{1}{S_1} \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{S_1-i+1} \right)} = \\ &= - \ln \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1} \frac{1}{S_1}} \cdot \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1} \frac{1}{S_1}} - \ln \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1} \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} \right)} \cdot \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} \right)^{\frac{1}{S_1} \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} \right)} - \dots \\ &= - \ln \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1} \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} \right)} \cdot \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} \right)^{\frac{1}{S_1} \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} \right)} - \\ &= - \ln \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1} \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right)} \cdot \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right)^{\frac{1}{S_1} \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right)} = \end{aligned}$$

---

<sup>2</sup> El índice de Shannon se encuentra definido en el Apartado I.2.2.2.7. del Capítulo I.

$$\begin{aligned}
 &= -\ln \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1^2}} \cdot \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1^2}} \cdot \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1} \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} \right)} \cdot \left( \frac{1}{S_1 + \frac{1}{S_1-1}} \right)^{\frac{1}{S_1} \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} \right)} \cdot \dots \cdot \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1} \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} \right)} \\
 &\cdot \left( \frac{1}{S_1 + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2}} \right)^{\frac{1}{S_1} \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} \right)} \cdot \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1} \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right)} \\
 &\cdot \left( \frac{1}{S_1 + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1} \right)^{\frac{1}{S_1} \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right)} = -\ln \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1^2}} \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1^2}} \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1^2}} \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1} \frac{1}{S_1-1}} \\
 &\left( \frac{1}{S_1 + \frac{1}{S_1-1}} \right)^{\frac{1}{S_1^2}} \left( \frac{1}{S_1 + \frac{1}{S_1-1}} \right)^{\frac{1}{S_1^2} \frac{1}{S_1-1}} \dots \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1^2}} \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1} \frac{1}{S_1-1}} \dots \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1} \frac{1}{2}} \\
 &\left( \frac{1}{S_1 + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2}} \right)^{\frac{1}{S_1^2}} \left( \frac{1}{S_1 + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2}} \right)^{\frac{1}{S_1} \frac{1}{S_1-1}} \dots \left( \frac{1}{S_1 + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2}} \right)^{\frac{1}{S_1} \frac{1}{2}} \\
 &\left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1^2}} \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1} \frac{1}{S_1-1}} \dots \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1} \frac{1}{2}} \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1} 1} \left( \frac{1}{S_1 + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1} \right)^{\frac{1}{S_1^2}} \\
 &\left( \frac{1}{S_1 + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1} \right)^{\frac{1}{S_1} \frac{1}{S_1-1}} \dots \left( \frac{1}{S_1 + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1} \right)^{\frac{1}{S_1} \frac{1}{2}} \\
 &\left( \frac{1}{S_1 + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1} \right)^{\frac{1}{S_1} 1} = -\ln \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1^2} S_1} \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1^2}} \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1} \frac{1}{S_1-1} (S_1-1)} \\
 &\left( \frac{1}{S_1 + \frac{1}{S_1-1}} \right)^{\frac{1}{S_1} \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} \right)} \dots \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1} \frac{1}{2} 2} \left( \frac{1}{S_1 + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2}} \right)^{\frac{1}{S_1} \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} \right)} \\
 &\left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1} 1} \left( \frac{1}{S_1 + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1} \right)^{\frac{1}{S_1} \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right)} = -\ln \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{S_1}{S_1}} \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1^2}} \\
 &\left( \frac{1}{S_1 + \frac{1}{S_1-1}} \right)^{\frac{1}{S_1} \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} \right)} \dots \left( \frac{1}{S_1 + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2}} \right)^{\frac{1}{S_1} \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} \right)}
 \end{aligned}$$

$$\left(\frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1 - 1} + \dots + \frac{1}{2} + 1\right)^{\frac{1}{S_1} \left(\frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1 - 1} + \dots + \frac{1}{2} + 1\right)} = -\ln \left(\frac{1}{S_1}\right)^{\frac{S_1^2 + 1}{S_1^2}} \left(\frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1 - 1}\right)^{\frac{1}{S_1} \left(\frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1 - 1}\right)} \dots$$

$$\left(\frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1 - 1} + \dots + \frac{1}{2}\right)^{\frac{1}{S_1} \left(\frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1 - 1} + \dots + \frac{1}{2}\right)} \left(\frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1 - 1} + \dots + \frac{1}{2} + 1\right)^{\frac{1}{S_1} \left(\frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1 - 1} + \dots + \frac{1}{2} + 1\right)} =$$

$$= -\ln A \tag{8}$$

Para  $S_2 = S_1 - 1$  el índice de Shannon será:

$$H_{(S_1)} = -\sum_{i=1}^{S_1} \frac{1}{S_2} \left(\frac{1}{S_2} + \frac{1}{S_2 - 1} + \dots + \frac{1}{S_2 - i + 1}\right) \ln \frac{1}{S_2} \left(\frac{1}{S_2} + \frac{1}{S_2 - 1} + \dots + \frac{1}{S_2 - i + 1}\right) =$$

$$= -\sum_{i=1}^{S_1 - 1} \ln \left(\frac{1}{S_1 - 1}\right)^{\frac{1}{S_1 - 1} \left(\frac{1}{S_1 - 1} + \frac{1}{S_1 - 2} + \dots + \frac{1}{S_1 - i}\right)} \left(\frac{1}{S_1 - 1} + \frac{1}{S_1 - 2} + \dots + \frac{1}{S_1 - i}\right)^{\frac{1}{S_1 - 1} \left(\frac{1}{S_1 - 1} + \frac{1}{S_1 - 2} + \dots + \frac{1}{S_1 - i}\right)} =$$

$$= \ln \left(\frac{1}{S_1 - 1}\right)^{\frac{(S_1 - 1)^2 + 1}{(S_1 - 1)^2}} \cdot \left(\frac{1}{S_1 - 1} + \frac{1}{S_1 - 2}\right)^{\frac{1}{S_1 - 1} \left(\frac{1}{S_1 - 1} + \frac{1}{S_1 - 2}\right)} \cdot$$

$$\left(\frac{1}{S_1 - 1} + \frac{1}{S_1 - 2} + \dots + \frac{1}{2}\right)^{\frac{1}{S_1 - 1} \left(\frac{1}{S_1 - 1} + \frac{1}{S_1 - 2} + \dots + \frac{1}{2}\right)} \cdot$$

$$\left(\frac{1}{S_1 - 1} + \frac{1}{S_1 - 2} + \dots + \frac{1}{2} + 1\right)^{\frac{1}{S_1 - 1} \left(\frac{1}{S_1 - 1} + \frac{1}{S_1 - 2} + \dots + \frac{1}{2} + 1\right)} = -\ln B \tag{9}$$

Tenemos que:

- $S_1 > S_1 - 1 > S_1 - 2 > \dots > 2 > 1$
- $\frac{1}{S_1} < \frac{1}{S_1 - 1} < \frac{1}{S_1 - 2} < \dots < \frac{1}{2} < 1$
- $\frac{1}{S_1^2} < \frac{1}{(S_1 - 1)^2} < \frac{1}{(S_1 - 2)^2} < \dots < \frac{1}{2^2} < 1$

Comparando, entonces, los factores semejantes de  $A$  y de  $B$ , tendremos:

$$\blacklozenge \left(\frac{1}{S_1}\right)^{\frac{S_1^2 + 1}{S_1^2}} < \left(\frac{1}{S_1 - 1}\right)^{\frac{(S_1 - 1)^2 + 1}{(S_1 - 1)^2}}$$

$$\diamond \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1 - 1} \right)^{\frac{1}{S_1} \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1 - 1} \right)} < \left( \frac{1}{S_1 - 1} + \frac{1}{S_1 - 2} \right)^{\frac{1}{S_1 - 1} \left( \frac{1}{S_1 - 1} + \frac{1}{S_1 - 2} \right)}$$

De igual forma con cada uno de los factores, tenemos que también el último guarda la misma relación, por tanto será:

$$\diamond \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1 - 1} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right)^{\frac{1}{S_1} \left( \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1 - 1} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right)} < \left( \frac{1}{S_1 - 1} + \frac{1}{S_1 - 2} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right)^{\frac{1}{S_1 - 1} \left( \frac{1}{S_1 - 1} + \frac{1}{S_1 - 2} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right)}$$

Por tanto, llegamos a la conclusión de que  $A$  es menor que  $B$ .

Como consecuencia y teniendo en cuenta las propiedades de los logaritmos, tendremos que la expresión (8) es mayor que la (9) y así queda probado que  $H_{(S_1)} > H_{(S_2)}$ .

### **IMPORTANCIA DEL RESULTADO**

Este resultado se vincula con los obtenidos por Almorza y Peinado (2001 a) sobre el índice recíproco de Simpson, y Almorza (2001 b) sobre el índice de Simpson.

De esta forma, dadas dos situaciones con  $S_1$  y  $S_2$  especies respectivamente, tales que  $S_1 \leq S_2$ , en el caso de ajuste al modelo de Bastón Roto, se verifica que  $D'_1 \leq D'_2$ ;  $D_1 \leq D_2$  y  $H_1 \leq H_2$  (para el índice recíproco de Simpson, índice de Simpson e índice de Shannon, respectivamente).

El trabajo inicial, Almorza y Peinado (2001 a) fue publicado por la revista *Información Tecnológica*.

### **IV.3. 2.- RESULTADO SOBRE EL ÍNDICE EXPONENCIAL DE SHANNON<sup>3</sup>**

#### **Resultado 7**

Sean  $S_1, S_2$  con  $S_1 > S_2$ . Entonces:  $e^{H_{(S_1)}} > e^{H_{(S_2)}}$

#### **Demostración**

Se demostró en el resultado 6 que  $H_{(S_1)} > H_{(S_2)}$ . Por tanto basta con tener en cuenta las propiedades de la función exponencial para obtener:  $e^{H_{(S_1)}} > e^{H_{(S_2)}}$

---

<sup>3</sup> El índice exponencial de Shannon se encuentra definido en el Apartado I.2.2.2.7. del Capítulo I.



### IV. 3. 3.- RESULTADO SOBRE EL ÍNDICE DE MARGALEF<sup>4</sup>

#### Resultado 8

Sean  $S_1, S_2$  con  $S_1 > S_2$ . Entonces:  $D_{mg}(S_1) > D_{mg}(S_2)$

#### Demostración

Teniendo en cuenta que  $S_1 > S_2$ . Se verificará que  $S_1 - 1 > S_2 - 1$ .

Dividiendo en ambos miembros de la desigualdad por  $\ln N$ , tendremos:

$$\frac{S_1 - 1}{\ln N} > \frac{S_2 - 1}{\ln N}$$

### IV. 3. 4.- RESULTADOS SOBRE EL ESTADÍSTICO Q<sup>5</sup>

#### Resultado 9

El valor del índice  $Q$  en el modelo del Bastón Roto es:

$$Q \geq \frac{0.5S}{\log 2}$$

#### Demostración

Teniendo en cuenta que  $Q_3 - Q_1 \leq S - 0.5S$  como se demostró en el corolario 5.2 y por tanto  $\log Q_3 - \log Q_1 \leq \log S - \log 0.5S$ .

Tenemos que  $\log \frac{Q_3}{Q_1} \leq \log \frac{S}{0.5S}$  por lo que  $\log \frac{Q_3}{Q_1} \leq \log 2$

Entonces  $Q \geq \frac{0.5S}{\log 2}$

---

<sup>4</sup> El índice de Margalef se encuentra definido en el Apartado I.2.2.2.2. del Capítulo I.

<sup>5</sup> El estadístico  $Q$  se encuentra definido en el Apartado I.2.2.2.6. del Capítulo I.

#### IV. 3. 5.- RESULTADOS SOBRE EL ESTADÍSTICO Q MODIFICADO<sup>6</sup>

##### Resultado 10

El valor del estadístico  $Q$  modificado en el modelo del Bastón Roto es:

$$Q' \geq \frac{0.5S}{\log 3.164}$$

##### Demostración

Teniendo en cuenta que  $C_{90} - C_{10} \leq S - 0.316S$  como se demostró en el corolario 5.1. c) y el corolario 5.1.d) y por tanto  $\log C_{90} - \log C_{10} \leq \log S - \log 0.316S$ .

Tenemos que  $\log \frac{C_{90}}{C_{10}} \leq \log \frac{S}{0.316S}$  por lo que  $\log \frac{C_{90}}{C_{10}} \leq \log 3.164$

Entonces  $Q' \geq \frac{0.5S}{\log 3.164}$

---

<sup>6</sup> El estadístico  $Q$  modificado se encuentra definido en el Apartado I.2.2.2.6. del Capítulo I.

**CAPÍTULO III.  
LA DISTRIBUCIÓN DE PIELOU**



## I.- INTRODUCCIÓN

A partir del modelo de Pielou se obtiene la distribución de Pielou como una distribución de probabilidad. Los resultados son homólogos a los obtenidos para la distribución del Bastón Roto se incorporan en este capítulo para la distribución de Pielou.

### Definición

En el modelo de Pielou la probabilidad de encontrar un individuo de la especie  $i$  en el hábitat de estudio es  $p_i = \frac{1}{S} \sum_{k=0}^{S-i} \frac{1}{S-k}$  donde  $0 \leq p_i \leq 1$ ,  $\forall i = 1, 2, \dots, S$  y  $\sum_{i=1}^S p_i = 1$ ,  $p_i \geq p_j$ ,  $\forall i \leq j$ , con  $i, j = 1, 2, \dots, S$ .

En el Apartado II de este Capítulo determinaremos la distribución del modelo de Pielou como distribución de probabilidad, asimismo obtendremos la función de distribución y se compararán las funciones de distribución para dos poblaciones en este modelo.

La diversidad medida por el índice de Shannon en una población que se ajuste al modelo de Pielou, depende sólo del número de especies, por lo que dados dos hábitats con  $S_1$  y  $S_2$  especies respectivamente, tales que  $S_1 > S_2$ , en el caso del ajuste al modelo de Pielou, se verifica para los índices de Shannon que  $H_{(S_1)} > H_{(S_2)}$ .

Haciendo uso de este resultado, demostraremos, de igual manera y bajo las mismas condiciones para el índice exponencial de Shannon, que se verifica que  $e^{H_{(S_1)}} > e^{H_{(S_2)}}$ .

De esta misma manera determinaremos resultados similares para el índice recíproco, el índice directo de Simpson y el índice de Margalef en dos poblaciones que se ajustan al modelo de Pielou.

El Capítulo incluye algunos resultados sobre medidas del análisis exploratorio de datos para la distribución de Pielou.

## II.- LA DISTRIBUCIÓN DE PIELOU

El tratamiento del modelo de Pielou como distribución de probabilidad es un enfoque novedoso y que hemos incorporado en este trabajo. En el resultado 11 se prueba que es una función de probabilidad, cuestión básica para el desarrollo de los posteriores resultados. Se ha publicado en *Transactions on Ecology and the Environment* (Almorza y García, 2005). En el mismo artículo se incluyeron algunos de los resultados que siguen y que se especificarán en el texto.

**II. 1.- EL MODELO DE PIELOU COMO DISTRIBUCIÓN DE PROBABILIDAD**

**Resultado 11**

Sea  $X$  una variable aleatoria que sigue la distribución del modelo de Pielou, con  $p_i = \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \dots + \frac{1}{i} \right]$  con  $S > 1$ . Se verifica que:

$$0 \leq p_i \leq 1, \quad \forall i = 1, 2, \dots, S \quad \text{y} \quad p_i \geq p_j, \quad \forall i \leq j, \quad \text{con } i, j = 1, 2, \dots, S.$$

**Demostración**

Para ver que efectivamente se trata de una función de probabilidad, basta demostrar que  $\sum_{i=1}^S p_i = 1$ . Entonces:

$$\begin{aligned} \sum_{i=1}^S p_i &= \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \dots + 1 \right] + \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \dots + \frac{1}{2} \right] + \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \dots + \frac{1}{3} \right] + \dots + \\ &+ \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} \right] + \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} \right] = \frac{1}{S} \left[ \frac{S}{S} + \frac{S-1}{S-1} + \frac{S-2}{S-2} + \dots + \frac{2}{2} + 1 \right] = \frac{1}{S} \cdot S = 1 \end{aligned}$$

**II. 2.- FUNCIÓN DE DISTRIBUCIÓN DEL MODELO DE PIELOU**

**Definición**

Sea  $X$  una variable aleatoria que sigue la distribución del modelo de Pielou, con  $p_i = \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \dots + \frac{1}{i} \right]$  con  $S > 1$  y  $i = 1, \dots, S$ .

Entonces su función de distribución es:

$$F_S(i) = \left. \begin{array}{l} 0 \\ \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right] \\ \frac{1}{S} \left[ \frac{2}{S} + \frac{2}{S-1} + \dots + \frac{2}{3} + 1 + 1 \right] \\ \frac{1}{S} \left[ \frac{3}{S} + \frac{3}{S-1} + \dots + \frac{3}{4} + 1 + 1 + 1 \right] \\ \dots \\ \frac{1}{S} \left[ \frac{S-2}{S} + \frac{S-2}{S-1} + (S-2) \right] \\ \frac{1}{S} \left[ \frac{S-1}{S} + (S-1) \right] \\ \frac{1}{S} [S] = 1 \end{array} \right\} \begin{array}{l} i \leq 1 \\ 1 \leq i < 2 \\ 2 \leq i < 3 \\ 3 \leq i < 4 \\ \dots \\ S-2 \leq i < S-1 \\ S-1 \leq i < S \\ S \leq i \end{array} \text{ con}$$

**II. 3.- COMPARACIÓN DE LAS FUNCIONES DE DISTRIBUCIÓN PARA DOS POBLACIONES EN EL MODELO DE PIELOU**

El resultado 12 se ha publicado en *Transactions on Ecology and the Environment* (Almorza y García, 2005).

**Resultado 12**

Sean  $S_1$  y  $S_2$  los tamaños de dos poblaciones con  $S_1 > S_2$ , en el caso del modelo de Pielou, se verifica que:

$$F_{S_1}(i) \leq F_{S_2}(i) \quad \forall i = 1, 2, \dots, S_1.$$

**Demostración**

Suponemos que  $S_1$  y  $S_2 = S_1 - 1$ . El resultado será probado por inducción.

Si  $i < 1$  entonces  $F_{S_1}(i) = F_{S_2}(i)$

Si  $1 \leq i < 2 \Rightarrow F_{S_1}(i) < F_{S_2}(i)$  ya que:

$$F_{S_1}(i) = \frac{1}{S_1} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right] < \frac{1}{S_1-1} \left[ \frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right] = F_{S_2}(i)$$

En general, si  $j \leq i < j+1$  entonces  $F_{S_1}(i) < F_{S_2}(i)$  con  $j = 1, 2, \dots, S_1 - 1$ , ya que:

$$F_{S_1}(i) = \frac{1}{S_1} \left[ \frac{j}{S_1} + \frac{j}{S_1-1} + \dots + \frac{j}{j+1} + j \right]$$

$$F_{S_2}(i) = \frac{1}{S_1-1} \left[ \frac{j}{S_1-1} + \frac{j}{S_1-2} + \dots + \frac{j}{j+1} + j \right]$$

Si  $i \geq S_1 - 1$  entonces  $F_{S_1}(i) < F_{S_2}(i)$  ya que:

$$F_{S_1}(i) = \frac{1}{S_1} \left[ \frac{S_1-1}{S_1} + (S_1-1) \right] \quad \text{y} \quad F_{S_2}(i) = 1$$

Si  $i \geq S_1$  entonces  $F_{S_1}(i) = F_{S_2}(i)$

## II. 4.- MEDIDAS DEL ANÁLISIS EXPLORATORIO DE DATOS PARA EL MODELO DE PIELOU

### II. 4. 1.- RESULTADOS SOBRE MEDIDAS DE POSICIÓN

#### Resultado 13

Para el modelo de Pielou el percentil  $\alpha$  es:  $P_\alpha \geq \frac{(3+S) - \sqrt{(3+S)^2 - \frac{\alpha S}{25}}}{2}$

#### Demostración

El percentil  $\alpha$  ( $P_\alpha$ ) será una función del número de especies. Es obvio que  $1 \leq P_\alpha \leq S$

y que  $\frac{1}{S} \left[ \frac{P_\alpha}{S} + \frac{P_\alpha}{S-1} + \frac{P_\alpha}{S-2} + \dots + \frac{P_\alpha}{S-P_\alpha+1} + P_\alpha \right] \geq \frac{\alpha}{100}$ .

Tenemos que:

$$\frac{1}{S} \left[ \frac{P_\alpha}{S} + \frac{P_\alpha}{S-1} + \frac{P_\alpha}{S-2} + \dots + \frac{P_\alpha}{S-P_\alpha+1} + P_\alpha \right] \leq \frac{P_\alpha}{S} (S - P_\alpha + 3)$$

Por tanto:

$$-P_\alpha^2 + (3+S)P_\alpha - \frac{\alpha}{100}S \geq 0$$

Resolviendo la inecuación, la raíz que nos sirve es:



$$P_\alpha \geq \frac{(3+S) - \sqrt{(3+S)^2 - \frac{\alpha S}{25}}}{2}$$

Los corolarios 13.1, 13.2, 13.3, 13.4, 13.5, 13.6 y 13.7 fueron publicados en *Transactions on Ecology and the Environment* (Almorza y García, 2005).

### **Corolario 13.1**

Como casos particulares, obtenemos:

a) Para el modelo de Pielou la mediana es  $M_d \geq \frac{(3+S) - \sqrt{S^2 + 4S + 9}}{2}$ .

b) Para el modelo de Pielou el tercer cuartil ( $Q_3$ ) es  $Q_3 \geq \frac{(3+S) - \sqrt{S^2 + 3S + 9}}{2}$ .

c) Para el modelo de Pielou el centil noventa ( $C_{90}$ ) es  $C_{90} \geq \frac{(3+S) - \sqrt{S^2 + 2.4S + 9}}{2}$ .

d) Para el modelo de Pielou el primer cuartil ( $Q_1$ ) es  $Q_1 \geq \frac{(3+S) - \sqrt{S^2 + 5S + 9}}{2}$ .

e) Para el modelo de Pielou el centil diez ( $C_{10}$ ) es  $C_{10} \geq \frac{(3+S) - \sqrt{S^2 + 5.6S + 9}}{2}$ .

### **Demostración**

a) Para el modelo de Pielou la mediana es  $M_d \geq \frac{(3+S) - \sqrt{S^2 + 4S + 9}}{2}$ .

La mediana será una función del número de especies. Es obvio que  $1 \leq M_d \leq S$ .

Debemos encontrar cuándo se verifica que:

$$\frac{1}{S} \left[ \frac{M_d}{S} + \frac{M_d}{S-1} + \frac{M_d}{S-2} + \dots + \frac{M_d}{S-M_d+1} + M_d \right] \geq 0.5$$

Tenemos que

$$\frac{1}{S} \left[ \frac{M_d}{S} + \frac{M_d}{S-1} + \frac{M_d}{S-2} + \dots + \frac{M_d}{S-M_d+1} + M_d \right] \leq \frac{M_d}{S} (S - M_d + 3)$$

Por tanto

$$-M_d^2 + (3+S)M_d - 0.5S \geq 0$$

Resolviendo la inecuación, la raíz que nos sirve es:

$$M_d \geq \frac{(3+S) - \sqrt{S^2 + 4S + 9}}{2}$$

b) El tercer cuartil ( $Q_3$ ), para el modelo de Pielou, es  $Q_3 \geq \frac{(3+S) - \sqrt{S^2 + 3S + 9}}{2}$

El tercer cuartil será una función del número de especies. Debemos encontrar cuándo se verifica que:

$$\frac{1}{S} \left[ \frac{Q_3}{S} + \frac{Q_3}{S-1} + \frac{Q_3}{S-2} + \dots + \frac{Q_3}{S-Q_3+1} + Q_3 \right] \geq 0.75$$

Tenemos que:

$$\frac{1}{S} \left[ \frac{Q_3}{S} + \frac{Q_3}{S-1} + \frac{Q_3}{S-2} + \dots + \frac{Q_3}{S-Q_3+1} + Q_3 \right] \leq \frac{Q_3}{S} (S - Q_3 + 3)$$

Por tanto:

$$-Q_3^2 + (3+S)Q_3 - 0.75S \geq 0$$

Resolviendo la inecuación, la raíz que nos sirve es:

$$Q_3 \geq \frac{(3+S) - \sqrt{S^2 + 3S + 9}}{2}$$

c) Para el modelo de Pielou el centil noventa ( $C_{90}$ ) es:  $C_{90} \geq \frac{(3+S) - \sqrt{S^2 + 2.4S + 9}}{2}$

El centil noventa será una función del número de especies. Debemos encontrar cuándo se verifica que:

$$\frac{1}{S} \left[ \frac{C_{90}}{S} + \frac{C_{90}}{S-1} + \frac{C_{90}}{S-2} + \dots + \frac{C_{90}}{S-C_{90}+1} + C_{90} \right] \geq 0.9$$

Tenemos que:

$$\frac{1}{S} \left[ \frac{C_{90}}{S} + \frac{C_{90}}{S-1} + \frac{C_{90}}{S-2} + \dots + \frac{C_{90}}{S-C_{90}+1} + C_{90} \right] \leq \frac{C_{90}}{S} (S - C_{90} + 3)$$

Por tanto:

$$-C_{90}^2 + (3+S)C_{90} - 0.9S \geq 0$$

Resolviendo la inecuación, la raíz que nos sirve es:

$$C_{90} \geq \frac{(3+S) - \sqrt{S^2 + 2.4S + 9}}{2}$$

d) El primer cuartil ( $Q_1$ ), para el modelo de Pielou, es:  $Q_1 \geq \frac{(3+S) - \sqrt{S^2 + 5S + 9}}{2}$

El primer cuartil será una función del número de especies. Debemos encontrar cuándo se verifica que:

$$\frac{1}{S} \left[ \frac{Q_1}{S} + \frac{Q_1}{S-1} + \frac{Q_1}{S-2} + \dots + \frac{Q_1}{S-Q_1+1} + Q_1 \right] \geq 0.25$$

Tenemos que:

$$\frac{1}{S} \left[ \frac{Q_1}{S} + \frac{Q_1}{S-1} + \frac{Q_1}{S-2} + \dots + \frac{Q_1}{S-Q_1+1} + Q_1 \right] \leq \frac{Q_1}{S} (S - Q_1 + 3)$$

Por tanto:

$$-Q_1^2 + (3+S)Q_1 - 0.25S \geq 0$$

Resolviendo la inecuación, la raíz que nos sirve es:

$$Q_1 \geq \frac{(3+S) - \sqrt{S^2 + 5S + 9}}{2}$$

e) El centil diez ( $C_{10}$ ), para el modelo de Pielou, es:  $C_{10} \geq \frac{(3+S) - \sqrt{S^2 + 5.6S + 9}}{2}$

El centil diez será una función del número de especies. Debemos encontrar cuándo se verifica que:

$$\frac{1}{S} \left[ \frac{C_{10}}{S} + \frac{C_{10}}{S-1} + \frac{C_{10}}{S-2} + \dots + \frac{C_{10}}{S-C_{10}+1} + C_{10} \right] \geq 0.1$$

Tenemos que

$$\frac{1}{S} \left[ \frac{C_{10}}{S} + \frac{C_{10}}{S-1} + \frac{C_{10}}{S-2} + \dots + \frac{C_{10}}{S-C_{10}+1} + C_{10} \right] \leq \frac{C_{10}}{S} (S - C_{10} + 3)$$

Por tanto:

$$-C_{10}^2 + (3+S)C_{10} - 0.1S \geq 0$$

Resolviendo la inecuación, la raíz que nos sirve es:

$$C_{10} \geq \frac{(3+S) - \sqrt{S^2 + 5.6S + 9}}{2}$$

**Corolario 13.2**

Para el modelo de Pielou, el recorrido intercuartílico es:  $R_{IQ} \leq \frac{(S-3) + \sqrt{S^2 + 5S + 9}}{2}$

Demostración

Es trivial desde:

$$R_{IQ} \leq S - \frac{(3+S) - \sqrt{S^2 + 5S + 9}}{2} = \frac{(S-3) + \sqrt{S^2 + 5S + 9}}{2}$$

**Corolario 13.3**

Para el modelo de Pielou, el recorrido semi-intercuartílico es

$$R_{SIQ} \leq \frac{(S-3) + \sqrt{S^2 + 5S + 9}}{4}$$

Demostración

Como consecuencia del resultado anterior.

**Corolario 13.4**

Para el modelo de Pielou, el recorrido semi-intercuartílico respecto a la mediana es:

$$R_{SIQ-M_d} \leq \frac{(S-3) + \sqrt{S^2 + 5S + 9}}{(S+3) - \sqrt{S^2 + 4S + 9}}$$

Demostración

Como secuencia de los corolarios 13.1.a) y 13.2:

$$R_{IQ} \leq \frac{(S-3) + \sqrt{S^2 + 5S + 9}}{2} \quad \text{y} \quad M_d \geq \frac{(3+S) - \sqrt{S^2 + 4S + 9}}{2}, \text{ entonces:}$$

$$R_{SIQ-M_d} = \frac{Q_3 - Q_1}{M_d} \leq \frac{(S-3) + \sqrt{S^2 + 5S + 9}}{(S+3) - \sqrt{S^2 + 4S + 9}}$$

**II. 4. 2.- OTRAS MEDIDAS DEL ANÁLISIS EXPLORATORIO DE DATOS**

**Corolario 13.5**

a) Para el modelo de Pielou las fronteras interiores son:

$$\mathbf{a.1)} \text{ Frontera interior inferior: } f_{INF} = Q_1 - 1.5R_{IQ} \geq -\frac{(S-15) + 5\sqrt{S^2 + 5S + 9}}{4}$$

$$\mathbf{a.2)} \text{ Frontera interior superior: } f_{SUP} = Q_3 + 1.5R_{IQ} \leq \frac{7S - 9 + 3\sqrt{S^2 + 5S + 9}}{4}$$

**b)** Para el modelo de Pielou las fronteras exteriores son:

$$\mathbf{b.1)} \text{ Frontera exterior inferior: } F_{INF} = Q_1 - 3R_{IQ} \geq -\frac{2S - 12 + 4\sqrt{S^2 + 5S + 9}}{2}$$

$$\mathbf{b.2)} \text{ Frontera exterior superior: } F_{SUP} = Q_3 + 3R_{IQ} \leq \frac{5S - 9 + 3\sqrt{S^2 + 5S + 9}}{2}$$

Demostración

$$\mathbf{a.1)} \text{ La frontera interior inferior es: } f_{INF} = Q_1 - 1.5R_{IQ} \geq -\frac{(S-15) + 5\sqrt{S^2 + 5S + 9}}{4}$$

$$\text{Sabemos que: } Q_1 \geq \frac{(3+S) - \sqrt{S^2 + 5S + 9}}{2} \text{ y } 1.5R_{IQ} \leq \frac{3}{2} \cdot \frac{(S-3) + \sqrt{S^2 + 5S + 9}}{2}$$

$$\text{Entonces: } 1.5R_{IQ} - Q_1 \leq \frac{(S-15) + 5\sqrt{S^2 + 5S + 9}}{4}$$

$$\mathbf{a.2)} \text{ La frontera interior superior es: } f_{SUP} = Q_3 + 1.5R_{IQ} \leq \frac{7S - 9 + 3\sqrt{S^2 + 5S + 9}}{4}$$

$$\text{Sabemos que: } 1.5R_{IQ} \leq \frac{3}{2} \cdot \frac{(S-3) + \sqrt{S^2 + 5S + 9}}{2}$$

$$\text{Entonces: } Q_3 + 1.5R_{IQ} \leq S + \frac{3}{2} \cdot \frac{(S-3) + \sqrt{S^2 + 5S + 9}}{2}$$

$$\mathbf{b.1)} \text{ La frontera exterior inferior es: } F_{INF} = Q_1 - 3R_{IQ} \geq -\frac{2S - 12 + 4\sqrt{S^2 + 5S + 9}}{2}$$

$$\text{Sabemos que: } Q_1 \geq \frac{(3+S) - \sqrt{S^2 + 5S + 9}}{2} \text{ y } 3R_{IQ} \leq \frac{3S - 9 + 3\sqrt{S^2 + 5S + 9}}{2}$$

$$\text{Entonces: } 3R_{IQ} - Q_1 \leq \frac{3S - 9 + 3\sqrt{S^2 + 5S + 9}}{2} - \frac{S + 3 - \sqrt{S^2 + 5S + 9}}{2}$$

$$\mathbf{b.2)} \text{ La frontera exterior superior es: } F_{SUP} = Q_3 + 3R_{IQ} \leq \frac{5S - 9 + 3\sqrt{S^2 + 5S + 9}}{2}$$

$$\text{Sabemos que: } 3R_{IQ} \leq \frac{3S - 9 + 3\sqrt{S^2 + 5S + 9}}{2}$$

$$\text{Entonces: } F_{SUP} \leq \frac{5S - 9 + 3\sqrt{S^2 + 5S + 9}}{2}$$

**Corolario 13.6**

Para el modelo de Pielou, el promedio de cuartiles es:

$$\bar{Q} \geq \frac{2(S+3) - \sqrt{S^2 + 5S + 9} - \sqrt{S^2 + 3S + 9}}{4}$$

**Demostración**

Como consecuencia de los corolarios 13.1.b) y 13.1.d), sabemos que:

$$Q_1 \geq \frac{(3+S) - \sqrt{S^2 + 5S + 9}}{2} \quad \text{y} \quad Q_3 \geq \frac{(3+S) - \sqrt{S^2 + 3S + 9}}{2}. \text{ Entonces:}$$

$$Q_1 + Q_3 \geq \frac{(3+S) - \sqrt{S^2 + 5S + 9}}{2} + \frac{(3+S) - \sqrt{S^2 + 3S + 9}}{2}$$

$$\text{Así: } \bar{Q} = \frac{Q_1 + Q_3}{2} \geq \frac{2(S+3) - \sqrt{S^2 + 5S + 9} - \sqrt{S^2 + 3S + 9}}{4}$$

**Corolario 13.7**

Para el modelo de Pielou, la trimedia es:

$$TRIM \geq \frac{4(S+3) - \sqrt{S^2 + 5S + 9} - \sqrt{S^2 + 3S + 9} - 2\sqrt{S^2 + 4S + 9}}{8}$$

**Demostración**

Como consecuencia de los corolarios 13.1.a), 13.1.b) y 13.1.d).

$$TRIM = \frac{\bar{Q} + M_d}{2} \geq \frac{4(S+3) - \sqrt{S^2 + 5S + 9} - \sqrt{S^2 + 3S + 9} - 2\sqrt{S^2 + 4S + 9}}{8}$$

**II. 5.- RESULTADO SOBRE EL ÍNDICE DE SHANNON EN DOS POBLACIONES QUE SE AJUSTAN AL MODELO DE PIELOU**

**Resultado 14**

Dadas dos situaciones con  $S_1$  y  $S_2$  especies respectivamente, tales que  $S_1 > S_2$ , en el caso de ajuste al modelo de Pielou, se verifica para los índices de Shannon,  $H_{(S_1)}$  y  $H_{(S_2)}$  respectivamente, que  $H_{(S_1)} > H_{(S_2)}$ .

Demostración

Para la demostración tomaremos  $S_1$  y  $S_2 = S_1 - 1$  y obtendremos las expresiones del índice de Shannon para ambos valores.

Para  $S_1$  el índice de Shannon será:

$$\begin{aligned}
 H_{(S_1)} &= -\sum_{i=1}^{S_1} \frac{1}{S_1} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{i} \right] \ln \frac{1}{S_1} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{i} \right] = \\
 &= -\sum_{i=1}^{S_1} \ln \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{i} \right]} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{i} \right]^{\frac{1}{S_1} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{i} \right]} = \\
 &= -\ln \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right]} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right]^{\frac{1}{S_1} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right]} - \\
 &= -\ln \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} \right]} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} \right]^{\frac{1}{S_1} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} \right]} - \dots - \\
 &= -\ln \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} \right]} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} \right]^{\frac{1}{S_1} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} \right]} - \ln \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1} \left[ \frac{1}{S_1} \right]} \left[ \frac{1}{S_1} \right]^{\frac{1}{S_1} \left[ \frac{1}{S_1} \right]} = \\
 &= -\ln \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1^2}} \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1(S_1-1)}} \dots \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1 \cdot 2}} \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1}} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right]^{\frac{1}{S_1} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right]} \cdot \\
 &\cdot \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1^2}} \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1(S_1-1)}} \dots \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1 \cdot 2}} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} \right]^{\frac{1}{S_1} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} \right]} \cdot \dots \\
 &\dots \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1^2}} \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1(S_1-1)}} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} \right]^{\frac{1}{S_1} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} \right]} \cdot \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1^2}} \left[ \frac{1}{S_1} \right]^{\frac{1}{S_1} \left[ \frac{1}{S_1} \right]} = \\
 &= -\ln \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1^2} \cdot S_1} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right]^{\frac{1}{S_1} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right]} \cdot \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1(S_1-1)} \cdot (S_1-1)} \cdot \\
 &\cdot \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} \right]^{\frac{1}{S_1} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} \right]} \cdot \dots \cdot \left( \frac{1}{S_1} \right)^{\frac{1}{S_1 \cdot 2}} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} \right]^{\frac{1}{S_1} \left[ \frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} \right]} \cdot
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 & \cdot \left(\frac{1}{S_1}\right)^{\frac{1}{S_1}-1} \left[\frac{1}{S_1}\right]^{\frac{1}{S_1}\left[\frac{1}{S_1}\right]} = -\ln\left(\frac{1}{S_1}\right)^{\frac{S_1}{S_1}} \left[\frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1\right]^{\frac{1}{S_1}\left[\frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1\right]} \\
 & \cdot \left[\frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2}\right]^{\frac{1}{S_1}\left[\frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2}\right]} \cdot \dots \cdot \left[\frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1}\right]^{\frac{1}{S_1}\left[\frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1}\right]} \cdot \left[\frac{1}{S_1}\right]^{\frac{1}{S_1}\left[\frac{1}{S_1}\right]} = \\
 & = -\ln\left(\frac{1}{S_1}\right)^{\frac{S_1^2+1}{S_1^2}} \left[\frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1\right]^{\frac{1}{S_1}\left[\frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2} + 1\right]} \\
 & \cdot \left[\frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2}\right]^{\frac{1}{S_1}\left[\frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1} + \dots + \frac{1}{2}\right]} \cdot \dots \cdot \left[\frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1}\right]^{\frac{1}{S_1}\left[\frac{1}{S_1} + \frac{1}{S_1-1}\right]} = -\ln A \tag{10}
 \end{aligned}$$

Para  $S_2 = S_1 - 1$  el índice de Shannon será:

$$\begin{aligned}
 H_{(S_2)} &= -\sum_{i=1}^{S_2} \frac{1}{S_2} \left(\frac{1}{S_2} + \frac{1}{S_2-1} + \dots + \frac{1}{i}\right) \ln \frac{1}{S_2} \left(\frac{1}{S_2} + \frac{1}{S_2-1} + \dots + \frac{1}{i}\right) = \\
 &= -\sum_{i=1}^{S_1-1} \ln\left(\frac{1}{S_1-1}\right)^{\frac{1}{S_1-1}\left(\frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} + \dots + \frac{1}{i}\right)} \left(\frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} + \dots + \frac{1}{i}\right)^{\frac{1}{S_1-1}\left(\frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} + \dots + \frac{1}{i}\right)} = \\
 &= -\ln\left(\frac{1}{S_1-1}\right)^{\frac{1}{S_1-1}\left(\frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} + \dots + \frac{1}{2} + 1\right)} \left[\frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} + \dots + \frac{1}{2} + 1\right]^{\frac{1}{S_1-1}\left(\frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} + \dots + \frac{1}{2} + 1\right)} - \\
 & -\ln\left(\frac{1}{S_1-1}\right)^{\frac{1}{S_1-1}\left(\frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} + \dots + \frac{1}{2}\right)} \left[\frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} + \dots + \frac{1}{2}\right]^{\frac{1}{S_1-1}\left(\frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} + \dots + \frac{1}{2}\right)} - \dots \\
 & \dots - \ln\left(\frac{1}{S_1-1}\right)^{\frac{1}{S_1-1}\left(\frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2}\right)} \left[\frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2}\right]^{\frac{1}{S_1-1}\left(\frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2}\right)} - \\
 & -\ln\left(\frac{1}{S_1-1}\right)^{\frac{1}{S_1-1}\left(\frac{1}{S_1-1}\right)} \left[\frac{1}{S_1-1}\right]^{\frac{1}{S_1-1}\left(\frac{1}{S_1-1}\right)} = -\ln\left(\frac{1}{S_1-1}\right)^{\frac{1}{(S_1-1)^2}} \left(\frac{1}{S_1-1}\right)^{\frac{1}{(S_1-1)(S_1-2)}} \cdot \dots
 \end{aligned}$$



$$\begin{aligned}
 & \cdot \left(\frac{1}{S_1-1}\right)^{\frac{1}{S_1-1} \frac{1}{2}} \left(\frac{1}{S_1-1}\right)^{\frac{1}{S_1-1}} \left[ \frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right]^{\frac{1}{S_1-1} \left( \frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right)} \\
 & \cdot \left(\frac{1}{S_1-1}\right)^{\frac{1}{(S_1-1)^2}} \left(\frac{1}{S_1-1}\right)^{\frac{1}{(S_1-1)(S_1-2)}} \dots \left(\frac{1}{S_1-1}\right)^{\frac{1}{S_1-1} \frac{1}{2}} \\
 & \cdot \left[ \frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} + \dots + \frac{1}{2} \right]^{\frac{1}{S_1-1} \left( \frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} + \dots + \frac{1}{2} \right)} \dots \left(\frac{1}{S_1-1}\right)^{\frac{1}{(S_1-1)^2}} \left(\frac{1}{S_1-1}\right)^{\frac{1}{(S_1-1)(S_1-2)}} \\
 & \cdot \left[ \frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} \right]^{\frac{1}{S_1-1} \left( \frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} \right)} \left(\frac{1}{S_1-1}\right)^{\frac{1}{(S_1-1)^2}} \cdot \left[ \frac{1}{S_1-1} \right]^{\frac{1}{S_1-1} \left( \frac{1}{S_1-1} \right)} = \\
 & = -\ln \left(\frac{1}{S_1-1}\right)^{\frac{1}{S_1-1} (S_1-1)} \left[ \frac{1}{S_1-1} \right]^{\left( \frac{1}{S_1-1} \right)^2} \left[ \frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right]^{\frac{1}{S_1-1} \left( \frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right)} \\
 & \cdot \left[ \frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} + \dots + \frac{1}{2} \right]^{\frac{1}{S_1-1} \left( \frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} + \dots + \frac{1}{2} \right)} \dots \left( \frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} \right)^{\frac{1}{S_1-1} \left( \frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} \right)} = \\
 & = -\ln \left(\frac{1}{S_1-1}\right)^{\frac{(S_1-1)^2+1}{(S_1-1)^2}} \left[ \frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right]^{\frac{1}{S_1-1} \left( \frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} + \dots + \frac{1}{2} + 1 \right)} \\
 & \cdot \left[ \frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} + \dots + \frac{1}{2} \right]^{\frac{1}{S_1-1} \left( \frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} + \dots + \frac{1}{2} \right)} \dots \left( \frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} \right)^{\frac{1}{S_1-1} \left( \frac{1}{S_1-1} + \frac{1}{S_1-2} \right)} = \\
 & = -\ln B \tag{11}
 \end{aligned}$$

Por tanto, llegamos a la conclusión de que  $A$  es menor que  $B$ .

Como consecuencia y teniendo en cuenta las propiedades de los logaritmos, tendremos que la expresión (10) es mayor que la (11) y así queda probado que  $H_{(S_1)} > H_{(S_2)}$ .

**II. 6.- RESULTADO SOBRE EL ÍNDICE EXPONENCIAL DE SHANNON EN DOS POBLACIONES QUE SE AJUSTAN AL MODELO DE PIELOU**

**Resultado 15**

Dadas dos situaciones con  $S_1$  y  $S_2$  especies respectivamente, tales que  $S_1 > S_2$ , en el caso de ajuste al modelo de Pielou, se verifica para los índices exponenciales de Shannon,  $e^{H(s_1)}$  y  $e^{H(s_2)}$  respectivamente, que  $e^{H(s_1)} > e^{H(s_2)}$ .

**Demostración**

Como consecuencia del resultado 14,  $H_{(S_1)} > H_{(S_2)}$ , obtenemos que  $e^{H(s_1)} > e^{H(s_2)}$ .

**II. 7.- RESULTADO SOBRE EL ÍNDICE RECÍPROCO DE SIMPSON EN UNA POBLACIÓN QUE SE AJUSTA AL MODELO DE PIELOU**

**Resultado 16**

La diversidad medida por el índice recíproco de Simpson en una población que se ajuste al modelo de Pielou, depende sólo del número de especies y tiene la expresión:

$$D' = \frac{S^2}{2S - k}, \text{ donde } k = \ln(S) + 0.577 + \frac{0.5}{S}$$

**Demostración**

Estamos en una situación con  $N$  individuos en un hábitat con  $S$  especies distintas. Las especies se ordenan en orden decreciente de abundancia.

De aquí se obtiene que la probabilidad de que un individuo seleccionado al azar de una población que sigue el modelo de Pielou, pertenezca a la especie  $i$ , viene dada por:

$$p_i = \frac{1}{S} \left[ \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \frac{1}{S-2} + \dots + \frac{1}{i} \right] \text{ con } 0 \leq p_i \leq 1, \forall i = 1, 2, \dots, S.$$

y  $\sum_{i=1}^S p_i = 1, \quad p_i \geq p_j, \quad \forall i \leq j, \text{ con } i, j = 1, 2, \dots, S.$

El índice recíproco de Simpson viene definido por:

$$D' = 1 / \sum_{i=1}^S p_i^2$$

En el caso de que el hábitat esté ocupado por una sólo especie,  $S = 1$ , la diversidad será mínima y  $D' = 1$ . El máximo valor que puede tomar este índice ocurre cuando todas las especies tienen el mismo número de individuos, y entonces  $D' = S$ .

Para la demostración del Resultado 16 se comprueba primero que:

$$\begin{aligned} \xi &= \sum_{i=1}^S p_i^2 = \frac{1}{S^2} \left[ 2S - \sum_{i=1}^S \frac{1}{i} \right] = \frac{1}{S^2} \left( \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \dots + 1 \right)^2 + \\ &+ \frac{1}{S^2} \left( \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \dots + \frac{1}{2} \right)^2 + \dots + \frac{1}{S^2} \left( \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} \right)^2 + \frac{1}{S^2} \left( \frac{1}{S} \right)^2 \end{aligned} \tag{12}$$

A continuación se va a desarrollar la expresión (12) dejando a un lado, por comodidad, el término  $\frac{1}{S^2}$  que es factor común de todos los sumandos.

Efectuando los cuadrados de cada uno de los sumandos y ordenando los términos, resulta:

$$\begin{aligned} &= \frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \frac{1}{S-2} + \dots + \frac{1}{S-i+1} + \dots + \frac{1}{2} + 1 + \\ &+ \frac{2}{S} + \\ &+ \frac{2}{S} + \frac{2}{S-1} + \\ &+ \frac{2}{S} + \frac{2}{S-1} + \frac{2}{S-2} + \\ &+ \dots + \\ &+ \frac{2}{S} + \frac{2}{S-1} + \frac{2}{S-2} + \dots + \frac{2}{S-i-2} + \\ &+ \dots + \\ &+ \frac{2}{S} + \frac{2}{S-1} + \frac{2}{S-2} + \dots + \frac{2}{S-i-2} + \dots + \frac{2}{2} = \\ &= \sum_{i=1}^S \frac{2(i-1)+1}{i} = \sum_{i=1}^S \frac{2i-1}{i} = 2S - \sum_{i=1}^S \frac{1}{i} \end{aligned} \tag{13}$$

Teniendo en cuenta ahora el factor  $\frac{1}{S^2}$ , se tiene probada la expresión (12).

Ahora bien,  $\sum_{i=1}^S \frac{1}{i}$  está relacionada con la constante  $C = 0.577218$ , obtenida por Euler en 1734, de la siguiente forma:

$$\sum_{i=1}^S \frac{1}{i} = \ln S + C + o\left(\frac{1}{n}\right),$$

y se puede comprobar que:

$$\sum_{i=1}^S \frac{1}{i} \approx \ln S + C + \frac{0.5}{n}$$

por lo tanto:

$$\xi = \frac{1}{S^2} \left[ 2S - \ln S - 0.577 - \frac{0.5}{n} \right],$$

obteniéndose así que:

$$D' = \frac{S^2}{2S - k}$$

siendo:

$$k = \ln S + 0.577 + \frac{0.5}{S}$$

## II. 8.- RESULTADO SOBRE EL ÍNDICE RECÍPROCO DE SIMPSON EN DOS POBLACIONES QUE SE AJUSTAN AL MODELO DE PIELOU

El resultado 17 fue publicado en *Transactions on Ecology and the Environment* (Almorza y García, 2005).

### Resultado 17

Dadas dos situaciones con  $S_1$  y  $S_2$  especies respectivamente, tales que  $S_1 \leq S_2$ , en el caso de ajuste al modelo de Pielou, se verifica para los índices recíprocos de Simpson,  $D'_1$  y  $D'_2$  respectivamente, que  $D'_1 \leq D'_2$ .

### Demostración

Tomemos  $S_1 = S_2 - 1$  y  $S_2$ . Teniendo en cuenta el resultado 16, tendremos:

$$D'_{S_1} = \frac{S_1^2}{2S_1 - k_1} = \frac{(S_2 - 1)^2}{2(S_2 - 1) - k_1} \quad \text{y} \quad D'_{S_2} = \frac{S_2^2}{2S_2 - k_2}$$

siendo:

$$k_1 = \ln S_1 + 0.577 + \frac{0.5}{S_1} = \ln(S_2 - 1) + 0.577 + \frac{0.5}{(S_2 - 1)}$$

$$k_2 = \ln S_2 + 0.577 + \frac{0.5}{S_2}$$

Tenemos que:

- \*  $(S_2 - 1)^2 < S_2^2$
- \*  $2(S_2 - 1) < 2S_2$
- \* consideramos que  $k_1 \cong k_2$

Entonces:  $\frac{(S_2 - 1)^2}{2(S_2 - 1)} < \frac{S_2^2}{2S_2}$ . Y por tanto:

$$\frac{(S_2 - 1)^2}{2(S_2 - 1) - k_1} < \frac{S_2^2}{2S_2 - k_2}$$

Dándose  $D'_1 = D'_2$  cuando  $S_1 = S_2$ .

## II. 9.- RESULTADO SOBRE EL ÍNDICE DIRECTO DE SIMPSON EN UNA POBLACIÓN QUE SE AJUSTA AL MODELO DE PIELOU

### Resultado 18

“La diversidad medida por el índice de Simpson en una población que se ajusta al modelo de Pielou, depende de forma directa y exclusiva del número de especies”.

### Demostración

Para su demostración se parte del resultado anterior (Almorza y Peinado, 2001 a), de donde se tiene que

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2 = 1 - \frac{1}{D'} = \frac{D' - 1}{D'} = \frac{\frac{S^2}{2S - k} - 1}{\frac{S^2}{2S - k}} = \frac{S^2 - 2S + k}{S^2}$$

## II. 10.- RESULTADO SOBRE EL ÍNDICE DIRECTO DE SIMPSON EN DOS POBLACIONES QUE SE AJUSTAN AL MODELO DE PIELOU

El resultado 19 fue publicado en *Transactions on Ecology and the Environment* (Almorza y García, 2005).

**Resultado 19**

Dadas dos situaciones con  $S_1$  y  $S_2$  especies respectivamente, tales que  $S_1 \leq S_2$ , en el caso de ajuste al modelo de Pielou, se verifica para los índices directos de Simpson,  $D_1$  y  $D_2$  respectivamente, que  $D_1 \leq D_2$ .

**Demostración**

A partir del resultado de Almorza y Peinado (2001 a), se tiene que en las condiciones del enunciado se verificará que  $D'_1 \leq D'_2$ ; y considerando la relación  $D = 1 - \frac{1}{D'}$ , se tiene el resultado.

**II. 11.- RESULTADO SOBRE EL ÍNDICE DE MARGALEF**

**Resultado 20**

Dadas dos situaciones con  $S_1$  y  $S_2$  especies respectivamente, tales que  $S_1 > S_2$ , en el caso de ajuste al modelo de Pielou, se verifica para los índices de Margalef,  $D_{mg}(S_1)$  y  $D_{mg}(S_2)$  respectivamente, que:  $D_{mg}(S_1) > D_{mg}(S_2)$

**Demostración**

Teniendo en cuenta que  $S_1 > S_2$ . Se verificará que  $S_1 - 1 > S_2 - 1$ .

Dividiendo en ambos miembros de la desigualdad por  $\ln N$ , tendremos:

$$\frac{S_1 - 1}{\ln N} > \frac{S_2 - 1}{\ln N}$$

con lo que queda probada la desigualdad.

**ANEXO I.  
EJEMPLOS DE APLICACIÓN**





## I.- EJEMPLOS DE APLICACIÓN

### I.1.- PRIMER CASO

En este apartado obtendremos mediante tres colecciones de datos de distinto número de especies ( $S_1 = 32$ ,  $S_2 = 24$  y  $S_3 = 15$ ) las medidas de diversidad, la uniformidad y el SHE análisis. Para las tres colecciones de datos se verificó el ajuste de los datos al modelo del Bastón Roto.

El acopio de datos de la primera colección ( $S_1 = 32$ ) se realizó de enero a marzo de 1989, en el ejido “X-Hazil y anexos”, que forma parte del municipio Felipe Carrillo Puerto en el estado de Quintana Roo (México). Dicho ejido tiene una dotación de 55,295 ha. Estos datos están publicados en: Regeneración natural de especies arbóreas en una selva mediana subperennifolia perturbada por extracción forestal (Macario *et al.*, 1995).

La segunda colección de datos ( $S_2 = 24$ ) se obtiene mediante simulación de datos para el modelo del Bastón Roto utilizando esta posibilidad del software Species Diversity and Richness versión 4.0.

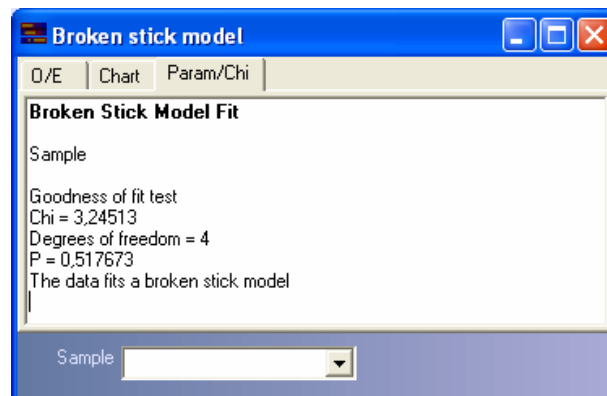
Los datos de la tercera colección ( $S_3 = 15$ ) se recogen en una finca comercial ubicada en la región nororiental del Estado Guárico, en el municipio Las Mercedes del Distrito Infante, situada aproximadamente entre los paralelos  $8^{\circ} 52'$  y  $9^{\circ} 15'$  de latitud norte y los meridianos  $66^{\circ} 20'$  y  $66^{\circ} 40'$  de longitud oeste (Venezuela) (MARNR, 1979). Se determinó la abundancia relativa de las especies existentes en el bosque, en un transecto (recorrido lineal imaginario sobre una parcela o terreno, sobre el cual se realiza un muestreo de algún organismo) de 200 m x 2 m (Müeller-Dumbois y Elleberg, 1974), contando el número de individuos de cada especie arbórea presente en el área del transecto. Las especies encontradas fueron identificadas *a posteriori* en el Herbario del Departamento de Botánica de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela. Estos datos están publicados en: Evaluación del bosque deciduo como recurso alimenticio para bovinos en los llanos centrales de Venezuela (Casado *et al.*, 2001).

El apartado finaliza con la comprobación de los resultados teóricos desarrollados en los capítulos anteriores para las tres colecciones de datos.

El programa que se ha utilizado para la obtención de los resúmenes para las tres poblaciones es el software Species Diversity and Richness versión 4.0.

Espece	Individuos por hectárea
<i>Bursera simaruba</i>	53
<i>Manilkara zapota</i>	46
<i>Metopium brownei</i>	24
<i>Brosimum alicastrum</i>	15
<i>Pouteria unilocularis</i>	14
<i>Lysiloma latisiliqua</i>	13
<i>Pseudobombax ellipticum</i>	12
<i>Caesalpinia gaumeri</i>	12
<i>Vitex gaumeri</i>	12
<i>Gymnanthes lucida</i>	11
<i>Coccoloba spicata</i>	11
<i>Gliricidia sepium</i>	10
<i>Ceiba aesculifolia</i>	9
<i>Simira salvadorensis</i>	8
<i>Swietenia macrophylla</i>	7
<i>Psidium sartorianum</i>	6
<i>Pouteria campechiana</i>	6
<i>Swartzia cubensis</i>	5
<i>Dendropanax arboreus</i>	5
<i>Piscidia piscipula</i>	5
<i>Simarouba glauca</i>	4
<i>Alseis yucatanensis</i>	4
<i>Zuelania guidonia</i>	3
<i>Guettarda combsii</i>	3
<i>Talisia olivaeformis</i>	2
<i>Myrcianthes fragrans</i>	2
<i>Protium copal</i>	2
<i>Cordia dodecandra</i>	1
<i>Lonchocarpus rugosus</i>	1
<i>Ficus sp.</i>	1
<i>Luehea speciosa</i>	1
<i>Lonchocarpus xuul</i>	1

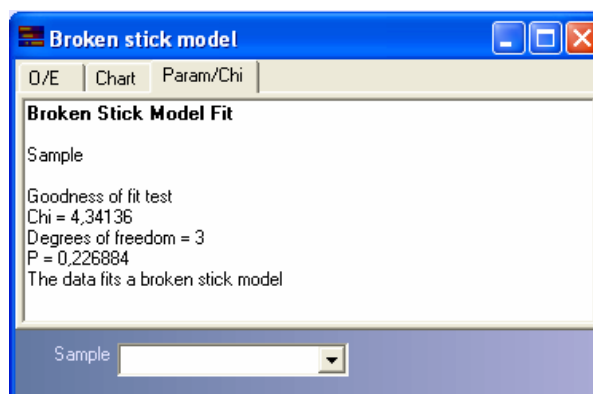
**Tabla 13.** Lista florística y número de individuos por hectárea en la selva estudiada del ejido “X-Hazil y Anexos” Quintana Roo (México).



**Salida 1.** Ajuste al modelo del Bastón Roto para los datos de México.

<b>Especie</b>	<b>Individuos</b>
<i>Especie A</i>	46
<i>Especie B</i>	31
<i>Especie C</i>	33
<i>Especie D</i>	18
<i>Especie E</i>	17
<i>Especie F</i>	29
<i>Especie G</i>	20
<i>Especie H</i>	19
<i>Especie I</i>	12
<i>Especie J</i>	14
<i>Especie K</i>	8
<i>Especie L</i>	7
<i>Especie M</i>	5
<i>Especie N</i>	8
<i>Especie O</i>	1
<i>Especie P</i>	5
<i>Especie Q</i>	8
<i>Especie R</i>	2
<i>Especie S</i>	8
<i>Especie T</i>	2
<i>Especie U</i>	1
<i>Especie V</i>	2
<i>Especie W</i>	2
<i>Especie X</i>	2

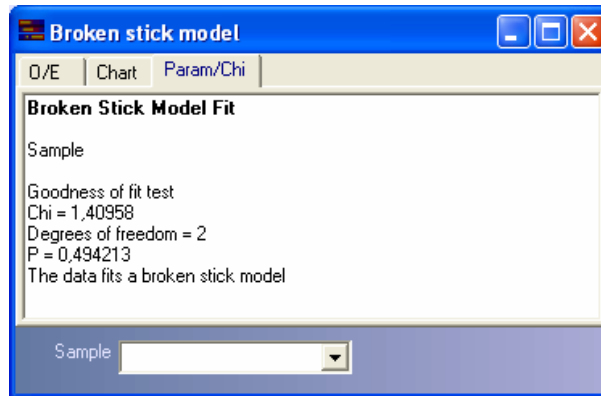
**Tabla 14.** Datos obtenidos mediante simulación utilizando el software Species Diversity and Richness versión 4.0



**Salida 2.** Ajuste al modelo del Bastón Roto para los datos simulados.

Especie	Individuos
<i>Acacia macracantha</i>	86
<i>Choroleucon mangense</i>	50
<i>Caesalpinia coriaria</i>	36
<i>Mimosa tenuiflora</i>	33
<i>Copernicia tectorum</i>	22
<i>Senna atomaria</i>	11
<i>Aspidosperma cuspa</i>	12
<i>Pithecelloviun unguis-cati</i>	10
<i>Guasuma tomentosa</i>	7
<i>Prosopis juliflora</i>	5
<i>Enterolobium cyclocarpun</i>	6
<i>Acacia glomerosa</i>	2
<i>Hematoxylon campechiano</i>	3
<i>Albizia pistaciifolia</i>	2
<i>Capparis flexuosa</i>	2

**Tabla 15.** Abundancia de las especies existentes en el bosque deciduo en la localidad de Las Mercedes, Estado Guárico (Venezuela).



**Salida 3.** Ajuste al modelo del Bastón Roto para los datos de Venezuela.

**I.1.A.-RESUMEN DE LOS RESULTADOS OBTENIDOS**

**▣ DIVERSIDAD ALFA**

Los valores de las medidas de diversidad para las tres colecciones de datos descritas en el Apartado I.1. del Anexo I.

	$S_1 = 32$	$S_2 = 24$	$S_3 = 15$
Índice de Shannon	2.962	2.765	2.14
Índice exponencial de Shannon	19.33	15.88	8.497
Índice recíproco de Simpson	13.67	13.2	6.327
Índice de Margalef	5.407	4.032	2.474
Estadístico $Q$	11.18	6.219	3.336
Índice de Menhinick	1.82	1.386	0.8854

**Tabla 16.** Valores de las medidas de diversidad.

- **Índice de Shannon**

Observamos que los valores del índice de Shannon disminuyen a medida que el número de especies en las poblaciones disminuye ( $H_{(S_1)} > H_{(S_2)} > H_{(S_3)}$ ). (En consonancia con el Resultado 6 obtenido en el Capítulo II).

Todos los valores obtenidos para este índice están dentro de los valores usuales para datos ecológicos (1.5; 3.5)<sup>7</sup>.

El índice indica una mayor diversidad de especies en la población ( $S_1=32$ ) y la de menor diversidad es  $S_3$  ( $S_3=15$ ).

El máximo valor del índice de Shannon para la población  $S_1$  es  $H_{m\acute{a}x}(S_1) = 3.465$ , para la población  $S_2$  es  $H_{m\acute{a}x}(S_2) = 2.995$  y para la población  $S_3$  es  $H_{m\acute{a}x}(S_3) = 2.708$ . Por tanto las tres poblaciones tienen alta diversidad debido a que el índice de Shannon considera a todas las especies por igual. Este índice da mucha importancia a las especies raras por lo que se obtiene que el sumando de las especies raras alcanzan un valor muy elevado dentro de la suma total, para cada una de las poblaciones.

- **Índice exponencial de Shannon**

Igual que ocurre con el índice de Shannon, los valores del índice exponencial de Shannon disminuyen a medida que el número de especies en las poblaciones disminuye ( $e^{H_{(S_1)}} > e^{H_{(S_2)}} > e^{H_{(S_3)}}$ ). (En consonancia con el Resultado 7 obtenido en el Capítulo II).

Todos los valores también están dentro de los márgenes esperados ya que el máximo en cada población se situaría en el número de especies de cada una de ellas<sup>8</sup>.

El valor del índice exponencial de Shannon viene condicionado por el valor del índice de Shannon. Debido a la expresión del índice exponencial de Shannon también considera a todas las especies por igual, en cada población, y se tiene que las especies raras adoptan mucha importancia. Se obtiene que para cada población la diversidad es alta.

- **Índice recíproco de Simpson**

Los valores del índice recíproco de Simpson disminuyen a medida que el número de especies en las poblaciones disminuye ( $D'(S_1) > D'(S_2) > D'(S_3)$ ). (En consonancia con el Teorema 2 presentado en el Capítulo II).

---

<sup>7</sup> El valor del índice de diversidad de Shannon suele estar entre 1.5 y 3.5 y raramente sobrepasa 4.5 (Margalef, 1972).

<sup>8</sup> El índice exponencial de Shannon,  $I_{ex}=e^H$  alcanza el máximo cuando  $H = \ln S$  y el mínimo en  $H = 0$ . Así, será  $I_{ex\ max}=e^{\log S} = S$  y  $I_{ex\ min}=1$ .

Cuanto mayor sea este índice habrá mayor diversidad y la probabilidad de que dos individuos pertenezcan a la misma especie será menor. Observamos que hay mayor diversidad cuantas más especies tiene la población.

La máxima diversidad ocurre cuando el valor del índice es igual al número de especies. Entonces podemos decir que la diversidad es media-alta para cada una de las poblaciones.

El índice de Simpson considera a todas las especies por igual. Este índice da mucha importancia a las especies raras.

- **Índice de Margalef**

Los valores del índice de Margalef disminuyen a medida que el número de especies en las poblaciones disminuye ( $D_{mg}(S_1) > D_{mg}(S_2) > D_{mg}(S_3)$ ). (En consonancia con el Resultado 8 obtenido en el Capítulo II).

La máxima diversidad ocurre cuando el número de especies es igual al número de individuos ( $S = N$ ), entonces el valor máximo que tomará el índice de Margalef es  $D_{mg} = \frac{N-1}{\ln N}$ . Cuanto mayor sea el valor del índice, mayor será la riqueza y diversidad de especies.

El máximo valor del índice de Margalef para la población  $S_1$  es  $D_{mg \text{ máx}}(S_1) = 53.72$ , para la población  $S_2$  es  $D_{mg \text{ máx}}(S_2) = 52.42$  y para la población  $S_3$  es  $D_{mg \text{ máx}}(S_3) = 50.53$ . Según esto podemos concluir que la riqueza y diversidad es muy baja en todas las poblaciones.

- **Estadístico  $Q$**

El estadístico  $Q$  proporciona un índice de la diversidad de la comunidad sin considerar ni a las especies muy abundantes ni a las muy raras. Los valores del estadístico  $Q$  variarán de 0 (no habrá diversidad) a  $S$  (la diversidad será máxima).

En nuestro caso se trata de una diversidad intermedia en cada una de las poblaciones. El estadístico  $Q$  no considera ni las especies abundantes ni las especies raras, por lo que es razonable que la diversidad medida por este estadístico sea intermedia en cada una de las poblaciones.

- **Índice de Menhinick**

El valor máximo que tomará este índice es  $D_{Mh} = \sqrt{N}$ . Como este índice es un indicador de la riqueza de especies, del resultado se desprende que la diversidad es baja en cada una de las poblaciones. Los valores del índice de Menhinick disminuyen a medida que el número de especies en las poblaciones disminuye ( $D_{Mh}(S_1) > D_{Mh}(S_2) > D_{Mh}(S_3)$ ).

El máximo valor del índice de Menhinck para la población  $S_1$  es  $D_{Mh\ máx}(S_1) = 17.58$ , para la población  $S_2$  es  $D_{Mh\ máx}(S_2) = 17.32$  y para la población  $S_3$  es  $D_{Mh\ máx}(S_3) = 16.94$ .

La diversidad de especies sería mayor, en cada población, si fuera menor el número de individuos por especie (mayor número de especies).

Kempton (1979) afirma que diferentes índices de diversidad pueden dar ordenaciones inconsistentes de un grupo de comunidades. Como se observa en este ejemplo para los distintos índices obtenemos distintos valores de diversidad.



▣ **RIQUEZA DE ESPECIES**

Species Diversity and Richness ofrece una variedad de métodos para la estimación de la riqueza de especies. Los métodos más fiables son el Jackknife y Chao. Los resultados obtenidos con el método Chao de presencia/ausencia son casi tan buenos como los obtenidos con datos cuantitativos.

Una estimación del número máximo de especies también es útil cuando se evalúa si la información que puede obtenerse de la continuación de muestreo justifica el costo.

El programa también ofrece procedimientos de rarefacción para tener en cuenta diferencias en esfuerzo del muestreo al comparar el complemento de la especie de diversas muestras.

	$S_1 = 32$	$S_2 = 24$	$S_3 = 15$
<b>Estimador Chao cuantitativo</b>	36.17	24.4	15
<b>Estimador Chao de presencia/ausencia</b>	0	0	0
<b>Estimador de cobertura ACE</b>	32.53	24.16	15
<b>Estimador de cobertura ICE</b>	32.53	24.16	15
<b>Estadístico Jackknife de primer orden</b>	32	24	15
<b>Estadístico Jackknife de segundo orden</b>	0	0	0
<b>Estimador Bootstrap</b>	0	0	0
<b>Rarefacción asociada (versión finita)</b>	31.98	23.99	15
<b>Rarefacción asociada (versión infinita)</b>	29.6	22.58	14.54

**Tabla 17.** Valores de los estimadores de riqueza de especies y para la rarefacción de las tres colecciones de datos descritas en el Apartado I.1. del Anexo I.

	Chao 1	Chao 2	ACE	ICE	Jacknife primer orden	Jacknife segundo orden	Bootstrap
Sesgo	0.1303	-1	0.0165	0.0165	0	-1	-1
Exactitud	0.0169	1	0.0002	0.0002	0	1	1

Tabla 18. Valores del sesgo y la exactitud de los estimadores para los datos de la colección  $S_1$ .

	Chao 1	Chao 2	ACE	ICE	Jacknife primer orden	Jacknife segundo orden	Bootstrap
Sesgo	0.0166	-1	0.0066	0.0066	0	-1	-1
Exactitud	0.0002	1	0.00004	0.00004	0	1	1

Tabla 19. Valores del sesgo y la exactitud de los estimadores para los datos de la colección  $S_2$ .

	Chao 1	Chao 2	ACE	ICE	Jacknife primer orden	Jacknife segundo orden	Bootstrap
Sesgo	0	-1	0	0	0	-1	0
Exactitud	0	1	0	0	0	1	0

Tabla 20. Valores del sesgo y la exactitud de los estimadores para los datos de la colección  $S_3$ .

- **Estimador Chao cuantitativo (Chao 1)**

El índice Chao 1 está basado en la abundancia, por lo que los datos que requiere se refieren a la abundancia de individuos que pertenecen a una determinada clase de muestra.

Sabemos que el estimador de riqueza de especies de Chao 1 es una función del cociente de singletons<sup>9</sup> y doubletons<sup>10</sup> y superará a la riqueza de especies observada cuando la frecuencia relativa de singletons aumente.

En la población  $S_1$  ( $S_1=32$ ) el número de singletons es 5 y el de doubletons es 3. En la población  $S_2$  ( $S_2=24$ ) el número de singletons es 2 y el de doubletons es 5. En la población  $S_3$  ( $S_3=15$ ) el número de singletons es 0 y el de doubletons es 2.

Observamos, entonces que el valor del índice supera a la riqueza de especies en el caso de las poblaciones  $S_1$  y  $S_2$  que es donde la frecuencia de singletons es mayor.

En las poblaciones  $S_1$  y  $S_2$  obtenemos que el Sesgo y la Exactitud para este estimador toman valores cercanos a cero. Para la población  $S_3$  obtenemos que el Sesgo y la Exactitud para este estimador toman valor cero. Esto nos indica que este estimador para cada una de las poblaciones es bastante eficaz en términos de sesgo y exactitud ya que los valores próximos a cero son los que indican la cercanía de la riqueza estimada a la riqueza verdadera.

- **Estimador Chao de presencia/ausencia (Chao 2)**

El índice Chao 2 está basado en la incidencia, es decir, sólo si está la especie y cuántas veces está esa especie en el conjunto de todas las muestras. En este caso es necesario conocer el número de especies encontradas en una muestra y el número de especies encontradas exactamente en dos muestras.

Observamos que el valor del estimador para cada una de las poblaciones es cero ya que el estimador Chao 2 tiene sentido cuando en la población se han obtenido al menos dos muestras y nosotros sólo tenemos una muestra para cada población, en consecuencia para cada una de las poblaciones obtenemos que el Sesgo toma valor -1 y la Exactitud toma valor 1, lo que nos indica una subestimación de la riqueza.

Por tanto, al disponer tan sólo de una muestra, el estimador para esta colección de datos no es eficaz en términos de sesgo ni de exactitud y no tiene sentido tratarle en este caso.

- **Estimador de cobertura ACE**

El estimador ACE es la proporción de todos los individuos de especies raras que no son singletons. El estimador de cobertura basado en abundancias, ACE, cuantifica la rareza.

---

<sup>9</sup> Número de especies que están representadas por un único individuo en la muestra.

<sup>10</sup> Número de especies representadas por exactamente dos individuos en la muestra.

Tenemos que el valor de este estimador es algo superior con respecto al observado para  $S_1$  y  $S_2$ . El valor del estimador es igual al valor observado para  $S_3$ .

En las poblaciones  $S_1$  y  $S_2$  obtenemos que el Sesgo y la Exactitud para este estimador toman valores cercanos a cero. Para la población  $S_3$  obtenemos que el Sesgo y la Exactitud para este estimador toman valor cero. Esto nos indica que este estimador para cada una de las poblaciones es bastante eficaz en términos de sesgo y exactitud ya que los valores cercanos a cero son los que indican la cercanía de la riqueza estimada a la riqueza verdadera.

- **Estimador de cobertura ICE**

El estimador de cobertura ICE es la proporción de todos los individuos en las especies infrecuentes que no son únicas.

Tenemos que el valor de este estimador es algo superior con respecto al observado para  $S_1$  y  $S_2$ . El valor del estimador es igual al valor observado para  $S_3$ .

En las poblaciones  $S_1$  y  $S_2$  obtenemos que el Sesgo y la Exactitud para este estimador toman valores cercanos a cero. Para la población  $S_3$  obtenemos que el Sesgo y la Exactitud para este estimador toman valor cero. Esto nos indica que este estimador para cada una de las poblaciones es bastante eficaz en términos de sesgo y exactitud ya que los valores próximos a cero son los que indican la cercanía de la riqueza estimada a la riqueza verdadera.

- **Estadístico Jacknife de primer orden**

Se basa en el número de especies que ocurren solamente en una muestra. El estadístico jacknife de primer orden está basado en incidencia, es decir, se basa en presencia y ausencia para cuantificar la rareza.

Como para cada una de nuestras poblaciones se ha tomado una sola muestra, será  $m = 1$ . Por tanto el segundo sumando de la expresión de estadístico será nulo. De esta manera el valor del estadístico en cada caso corresponderá al número de especies observado en la muestra para cada una de las poblaciones.

En las poblaciones  $S_1$ ,  $S_2$  y  $S_3$  obtenemos que el Sesgo y la Exactitud para este estimador toman valor cero. Esto nos indica que este estimador para cada una de las poblaciones es eficaz en términos de sesgo y exactitud ya que los valores próximos a cero son los que indican la cercanía de la riqueza estimada a la riqueza verdadera.

- **Estadístico Jacknife de segundo orden**

Se basa en el número de especies que ocurren sólo en una muestra y el número de especies que ocurren exactamente en dos muestras.

Como para cada una de nuestras poblaciones se ha tomado una sola muestra, será  $m = 1$ . Por otra parte tenemos que  $S_{obs} = L$  en nuestro caso. El valor de  $M$  será cero ya que no tenemos dos muestras. De esta manera el factor  $(2m - 3)$  nos dará en todos nuestros casos el valor -1 y así el primer y segundo sumando de la expresión del

estadístico se anularán, dando como valor del estadístico cero para cada una de nuestras poblaciones.

Observamos que el valor del estimador para cada una de las poblaciones es cero ya que el estimador Jackknife de segundo orden tienen sentido cuando en la población se han obtenido al menos dos muestras y nosotros sólo tenemos una muestra para cada población, en consecuencia para cada una de las poblaciones obtenemos que el Sesgo toma valor -1 y la Exactitud toma valor 1, lo que nos indica una subestimación de la riqueza.

Por tanto, al disponer tan sólo de una muestra, el estimador para esta colección de datos no es eficaz en términos de sesgo ni de exactitud y no tiene sentido tratarle en este caso.

- **Bootstrap**

Este estimador de la riqueza de especies se basa en la proporción de unidades de muestreo que contiene a la especie  $i, p_i$ . El estimador bootstrap está basado en incidencia, es decir, se basa en presencia y ausencia para cuantificar la rareza.

Observamos que el valor del estimador para cada una de las poblaciones es cero ya que el estimador Jackknife de segundo orden tienen sentido cuando en la población se han obtenido al menos dos muestras y nosotros sólo tenemos una muestra para cada población, en consecuencia para cada una de las poblaciones obtenemos que el Sesgo toma valor -1 y la Exactitud toma valor 1, lo que nos indica una subestimación de la riqueza.

Por tanto, al disponer tan sólo de una muestra, el estimador para esta colección de datos no es eficaz en términos de sesgo ni de exactitud y no tiene sentido tratarle en este caso.

- **Rarefacción**

Este método estima cómo el número de especies en una muestra cambia con el número de individuos. Llega un momento en que si aumentamos el número de individuos de la muestra estandarizada ( $n$ ), el número de especies esperado  $E(S)$  no aumenta. Este valor de ( $n$ ) sería el valor límite.

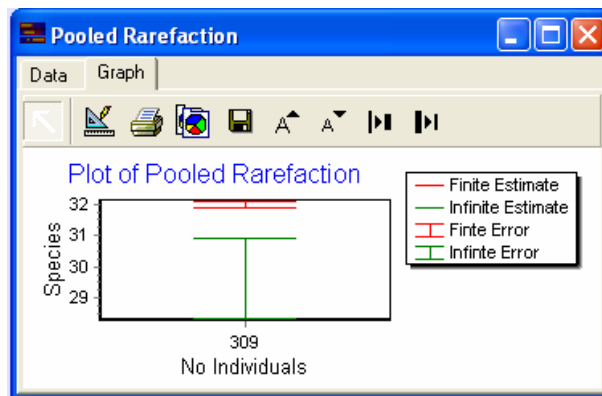
Primero todas las muestras se suman para formar una única muestra. Entonces se calcula el número medio de individuos en una sola muestra. El método exige que todas las muestras seleccionadas provengan de la misma población. El método, tanto para la versión finita (sin reemplazamiento) como para la infinita (con reemplazamiento), se utiliza para calcular el número de especies y también el número de aumentos de individuos.

En la población  $S_1$  ( $S_1=32$ ):

El número de especies estimado en una muestra aleatoria extraída sin reemplazo (versión finita) de 309 individuos distribuidos entre las 32 especies será de 31.98 con un

error estandar de 0.1271. Es decir el intervalo al 95% será de  $(31.98 - 0.1271; 31.98 + 0.1271) = (31.8529; 32.1071)$ .

El número de especies estimado en una muestra aleatoria extraída con reemplazo (versión infinita) de 309 individuos distribuidos entre las 32 especies será de 29.6 con un error estandar de 1.289. Es decir el intervalo al 95% será de  $(29.6 - 1.289; 29.6 + 1.289) = (28.311; 30.889)$ .

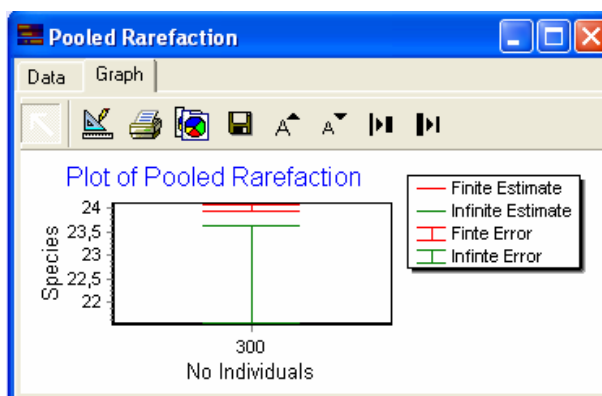


**Salida 4.** Amplitud de los intervalos para la toma de muestra sin y con reemplazamiento en  $S_1$ .

En la población  $S_2$  ( $S_2=24$ ):

El número de especies estimado en una muestra aleatoria extraída sin reemplazo (versión finita) de 300 individuos distribuidos entre las 24 especies será de 23.99 con un error estandar de 0.08186. Es decir el intervalo al 95% será de  $(23.99 - 0.08186; 23.99 + 0.08186) = (23.90814; 24.07186)$ .

El número de especies estimado en una muestra aleatoria extraída con reemplazo (versión infinita) de 300 individuos distribuidos entre las 24 especies será de 22.58 con un error estandar de 1.03. Es decir el intervalo al 95% será de  $(22.58 - 1.03; 22.58 + 1.03) = (21.55; 23.61)$ .

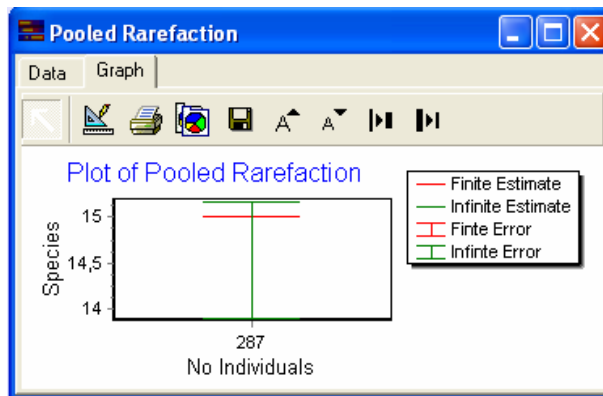


**Salida 5.** Amplitud de los intervalos para la toma de muestra sin y con reemplazamiento en  $S_2$ .

En la población  $S_3$  ( $S_3=15$ ):

El número de especies estimado en una muestra aleatoria extraída sin reemplazo (versión finita) de 287 individuos distribuidos entre las 15 especies será de 15 con un error estándar de 0.006049. Es decir el intervalo al 95% será de  $(15 - 0.006049; 15 + 0.006049) = (14.993951; 15.006049)$ .

El número de especies estimado en una muestra aleatoria extraída con reemplazo (versión infinita) de 287 individuos distribuidos entre las 15 especies será de 14.54 con un error estándar de 0.6361. Es decir el intervalo al 95% será de  $(14.54 - 0.6361; 14.54 + 0.6361) = (13.9039; 15.1761)$ .



**Salida 6.** Amplitud de los intervalos para la toma de muestra sin y con reemplazamiento en  $S_3$ .

▣ UNIFORMIDAD

La uniformidad explica en qué medida las especies son abundantes por igual. Describe la variabilidad en abundancia de especies. Una comunidad en la que todas las especies tienen aproximadamente el mismo número de individuos sería considerada uniforme. El valor de la uniformidad es pequeño y se acerca a 0 ( $E = 0$ ) cuando una especie domina sobre todas las demás en la comunidad y toma el valor 1 ( $E = 1$ ) cuando todas las especies comparten abundancias similares (perfecta uniformidad).

	$S_1 = 32$	$S_2 = 24$	$S_3 = 15$
<b>Equidad de Pielou</b>	0.8545	0.8701	0.7901
<b>El índice de McIntosh</b>	0.8795	0.9036	0.8072
<b>El índice de Brillouin</b>	0.854	0.8699	0.7876
<b>El índice de Heip</b>	0.5912	0.647	0.5355
<b>El índice recíproco de Simpson</b>	0.4271	0.5498	0.4218
<b>El índice de NHC</b>	0.1639	0.1573	0.1504
<b>El índice de Camargo</b>	0.4744	0.5264	0.4286
<b>El índice de Smith y Wilson (<math>E_{var}</math>)</b>	0.4575	0.4255	0.3944
<b>El índice de Smith y Wilson (1-D)</b>	0.9536	0.9612	0.8989
<b>El índice de Smith y Wilson (-Ln D)</b>	0.7429	0.7992	0.6744

**Tabla 21.** Valores de las medidas de uniformidad para las tres colecciones de datos descritas en el Apartado I.1. del Anexo I.

Puede ser difícil saber qué índice de uniformidad es mejor en cada contexto. Smith y Wilson (1996) encontraron que diversos índices produjeron resultados diversos por lo que llevaron a cabo una extensa serie de evaluaciones de las medidas disponibles utilizando una serie de criterios. Incluyeron cuatro exigencias (atributos esenciales) y diez rasgos deseables de medidas.

Sin embargo, algunas medidas resultaron significativamente mejores. Que la medida sea independiente de la riqueza de especies era el criterio primario de Smith y Wilson (1996).



- **Equidad de Pielou**

La uniformidad entre las especies es bastante alta para cada una de las tres poblaciones, es decir, las especies comparten abundancias similares en cada una de nuestras tres poblaciones de estudio.

- **El índice de McIntosh**

La uniformidad entre las especies es bastante alta para cada una de las tres poblaciones, es decir, las especies comparten abundancias similares en cada una de nuestras tres poblaciones de estudio.

- **El índice de Brillouin**

La uniformidad entre las especies es bastante alta para cada una de las tres poblaciones, es decir, las especies comparten abundancias similares en cada una de nuestras tres poblaciones de estudio.

- **El índice de Heip**

El índice de uniformidad de Heip satisface la expectativa de lograr un valor bajo cuando la uniformidad sea baja. La uniformidad entre las especies es intermedia para cada una de las tres poblaciones de estudio. Habrá especies que compartan abundancias similares y otras especies no las compartan.

- **El índice recíproco de Simpson**

La uniformidad entre las especies es intermedia para cada una de las tres poblaciones de estudio. Habrá especies que compartan abundancias similares y otras especies no las compartan.

- **El índice de NHC**

En nuestro caso existe muy poca uniformidad para cada una de las tres poblaciones en estudio, es decir, parece que alguna especie domina sobre las demás en cada una de las tres poblaciones de estudio.

- **El índice de Camargo**

La uniformidad entre las especies es intermedia para cada una de las tres poblaciones de estudio. Habrá especies que compartan abundancias similares y otras especies no las compartan.

- **El índice de Smith y Wilson ( $E_{var}$ )**

La uniformidad entre las especies es intermedia para cada una de las tres poblaciones de estudio. Habrá especies que compartan abundancias similares y otras especies no las compartan.

- **El índice de Smith y Wilson (1-D)**

La uniformidad entre las especies es bastante alta para cada una de las tres poblaciones, es decir, las especies comparten abundancias similares en cada una de nuestras tres poblaciones de estudio.

- **El índice de Smith y Wilson (-Ln D)**

La uniformidad entre las especies es intermedia para cada una de las tres poblaciones de estudio. Habrá especies que compartan abundancias similares y otras especies no las comparten.

Se obtiene que los diferentes índices presentan resultados diversos. Encontramos que para algunos índices la uniformidad es alta mientras que para otros la uniformidad es intermedia. Que la medida sea independiente de la riqueza de especies era un criterio primario de Smith y Wilson (1996), y es satisfecho por la medida de uniformidad de Simpson recíproco. También cumplen el criterio de riqueza de especies y otras propiedades deseables el índice de Camargo y el índice  $E_{var}$ .

Según esto concluimos que la uniformidad es intermedia ya que la uniformidad para los índices de Simpson recíproco, Camargo y el índice  $E_{var}$  así lo indica.

▣ SHE ANÁLISIS

El SHE análisis examina la relación entre la  $S$  (la riqueza de especie),  $H$  (el índice de diversidad de Shannon-Wiener) y  $E$  (la uniformidad utilizando el índice de uniformidad de Shannon-Wiener) en las muestras.

El SHE análisis es útil para identificar los ecotones (regiones donde diversas comunidades ecológicas se intersectan) (Hayek y Buzas, 1997). Es también un método útil para probar si los datos se aproximan más al modelo normal logarítmico, a la serie logarítmica o al modelo del Bastón Roto de MacArthur.

Magurran (2004) muestra cómo el SHE Análisis puede utilizarse para identificar el ajuste al modelo del Bastón Roto de MacArthur, el modelo normal logarítmico o a la serie logarítmica. Cada modelo presenta una respuesta diferente en uniformidad y en riqueza de especies con mayor muestreo.

	$S_1 = 32$	$S_2 = 24$	$S_3 = 15$
$H$	2.962	2.765	2.14
$J = \ln E$	- 0.5042	- 0.413	- 0.5683
$\ln E / \ln S$	- 0.1455	- 0.1299	- 0.2099

Tabla 22. SHE análisis (relación entre  $S$ ,  $H$  y  $E$ ) para las poblaciones  $S_1$ ,  $S_2$  y  $S_3$

► Para la población  $S_1$  ( $S_1=32$ ):

La salida muestra una hoja de cálculo de manera que:

- $H = 2.962$  es el valor obtenido para el índice de diversidad de Shannon.
- Tenemos que  $E = \frac{e^H}{S} = \frac{19.33}{32} = 0.6040625$ , siendo  $e^H$  el índice exponencial de Shannon. Tomando logaritmos  $\ln E = \ln 0.6040625 = -0.5042$ .
- La última casilla se refiere al cociente  $\frac{\ln E}{\ln S} = \frac{-0.5042}{3.4657} = -0.1455$ .

► Para la población  $S_2$  ( $S_2=24$ ):

La salida muestra una hoja de cálculo de manera que:

- $H = 2.765$  es el valor obtenido para el índice de diversidad de Shannon.
- Tenemos que  $E = \frac{e^H}{S} = \frac{15.88}{24} = 0.66166$ , siendo  $e^H$  el índice exponencial de Shannon. Tomando logaritmos  $\ln E = \ln 0.66166 = -0.4130$ .
- La última casilla se refiere al cociente  $\frac{\ln E}{\ln S} = \frac{-0.4130}{3.1780} = -0.1299$ .

► Para la población  $S_3$  ( $S_3=15$ ):

La salida muestra una hoja de cálculo de manera que:

- $H = 2.14$  es el valor obtenido para el índice de diversidad de Shannon.
- Tenemos que  $E = \frac{e^H}{S} = \frac{8.497}{15} = 0.56646$ , siendo  $e^H$  el índice exponencial de Shannon. Tomando logaritmos  $\ln E = \ln 0.56646 = -0.5683$ .
- La última casilla se refiere al cociente  $\frac{\ln E}{\ln S} = \frac{-0.5683}{2.7080} = -0.2099$ .

Al disponer de una sola muestra no podemos concluir si hay ajuste al modelo del Bastón Roto, se necesitaría tener varias muestras con distintos números de especies, para comprobar que se trata del modelo del Bastón Roto, el valor de  $\ln E$  debería mantenerse constante a lo largo de todas las muestras mientras que los valores de  $S$  y  $H$  cambiarían compensándose el uno con el otro.

### I.1.B.-COMPROBACIÓN

A partir del ejemplo que se propone en el Apartado I.1. de este Anexo, y dado que se verifica la hipótesis de ajustarse al modelo del Bastón Roto, se van a comprobar los siguientes resultados obtenidos e incorporados en este trabajo:

#### 1.- Resultado (Resultado 6)

Si  $S_1 > S_2 > S_3$ , con  $S_1, S_2, S_3 \geq 1$ , entonces:

$$H_{(S_1)} > H_{(S_2)} > H_{(S_3)}$$

#### Comprobación

En el ejemplo se comprueba que  $H_{(S_1)} = 2.962$ ;  $H_{(S_2)} = 2.765$ ;  $H_{(S_3)} = 2.14$  y como  $S_1 > S_2 > S_3$ , se satisface el resultado ya que  $H_{(S_1)} > H_{(S_2)} > H_{(S_3)}$ .

#### 2.- Resultado (Resultado 7)

Si  $S_1 > S_2 > S_3$ , con  $S_1, S_2, S_3 \geq 1$ , entonces:

$$e^{H_{(S_1)}} > e^{H_{(S_2)}} > e^{H_{(S_3)}}$$

#### Comprobación

En el ejemplo se comprueba que  $e^{H_{(S_1)}} = 19.3366$ ;  $e^{H_{(S_2)}} = 15.879$ ;  $e^{H_{(S_3)}} = 8.4994$  y como  $S_1 > S_2 > S_3$ , se satisface el resultado ya que  $e^{H_{(S_1)}} > e^{H_{(S_2)}} > e^{H_{(S_3)}}$ .

#### 3.- Resultado (Resultado 8)

Si  $S_1 > S_2 > S_3$ , con  $S_1, S_2, S_3 \geq 1$ , entonces:

$$D_{mg}(S_1) > D_{mg}(S_2) > D_{mg}(S_3)$$

#### Comprobación

En el ejemplo se comprueba que  $D_{mg}(S_1) = 5.407$ ;  $D_{mg}(S_2) = 4.032$ ;  $D_{mg}(S_3) = 2.474$  y como  $S_1 > S_2 > S_3$ , se satisface el resultado ya que  $D_{mg}(S_1) > D_{mg}(S_2) > D_{mg}(S_3)$ .

#### 4.- Resultado (Teorema 2)

Si  $S_1 > S_2 > S_3$ , con  $S_1, S_2, S_3 \geq 1$ , entonces:

$$D'(S_1) > D'(S_2) > D'(S_3)$$

Comprobación

En el ejemplo se comprueba que  $D'(S_1)=13.67$ ;  $D'(S_2)=13.2$ ;  $D'(S_3)=6.327$  y como  $S_1 > S_2 > S_3$ , se satisface el resultado ya que  $D'(S_1) > D'(S_2) > D'(S_3)$ .

## I.2.- SEGUNDO CASO

En este apartado obtendremos mediante dos colecciones de datos de distinto número de especies ( $S_1 = 30$ ,  $S_2 = 20$ ) las medidas de diversidad, la uniformidad y el SHE análisis. Para las dos colecciones de datos se verificó el ajuste de los datos al modelo del Bastón Roto.

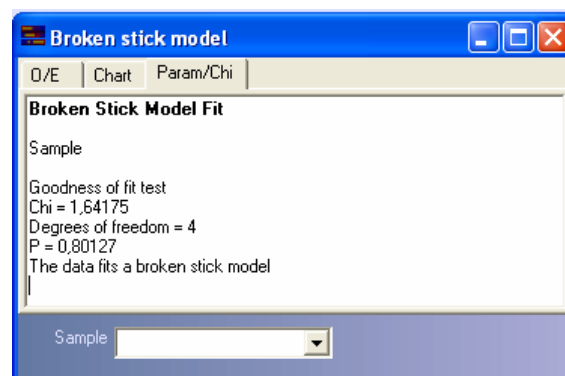
Las colecciones de datos se han obtenido mediante simulación de datos para el modelo del Bastón Roto utilizando esta posibilidad del software Species Diversity and Richness versión 4.0. Se ha establecido que el número de muestras fuera 12 para cada una de las poblaciones y también se fijó el número de especies ( $S_1 = 30$ ,  $S_2 = 20$ ).

El apartado finaliza con la comprobación de los resultados teóricos desarrollados en los capítulos anteriores para las dos colecciones de datos.

El programa que se ha utilizado para la obtención de los resúmenes para las dos poblaciones es el software Species Diversity and Richness versión 4.0.

	q1	q2	q3	q4	q5	q6	q7	q8	q9	q10	q11	q12
s1	31	22	30	33	24	41	39	30	32	30	23	39
s2	26	19	27	25	32	21	19	29	23	26	22	30
s3	11	25	18	24	23	21	25	24	22	21	20	26
s4	21	16	23	21	17	13	19	14	23	13	17	13
s5	9	22	12	16	20	17	16	19	15	19	23	10
s6	12	11	15	11	14	13	15	11	13	17	19	14
s7	15	15	12	9	11	13	9	12	12	9	6	13
s8	12	12	7	14	11	10	15	11	7	13	10	13
s9	15	13	9	11	7	10	12	6	10	12	21	7
s10	10	7	6	13	9	15	11	9	10	12	7	5
s11	12	12	10	10	15	8	9	8	13	7	17	11
s12	10	12	8	9	5	9	9	14	9	10	8	14
s13	5	10	7	6	9	9	3	10	8	8	8	8
s14	7	10	10	2	4	4	7	8	7	4	8	5
s15	5	6	6	3	5	7	4	3	3	8	7	8
s16	5	8	9	4	5	9	4	4	5	5	5	5
s17	3	2	5	8	5	5	8	6	5	10	3	6
s18	10	2	5	4	3	1	2	3	7	3	3	4
s19	3	1	5	6	8	6	4	2	5	1	3	2
s20	3	4	3	5	7	4	2	3	3	4	4	5
s21	5	6	1	4	3	2	2	8	4	4	4	3
s22	2	2	6	3	2	3	5	0	3	3	1	1
s23	5	3	3	3	2	7	2	4	4	2	2	3
s24	2	3	5	2	3	1	2	0	1	1	4	1
s25	1	1	1	0	3	1	3	2	1	4	1	0
s26	3	1	4	1	1	0	1	1	2	0	0	2
s27	3	2	1	2	1	0	0	4	1	2	1	0
s28	1	0	1	0	1	0	0	2	2	1	1	1
s29	2	1	1	1	0	0	2	2	0	1	2	1
s30	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0

**Tabla 23.** Datos obtenidos mediante simulación utilizando el software Species Diversity and Richness versión 4.0 para la población  $S_1=30$ .

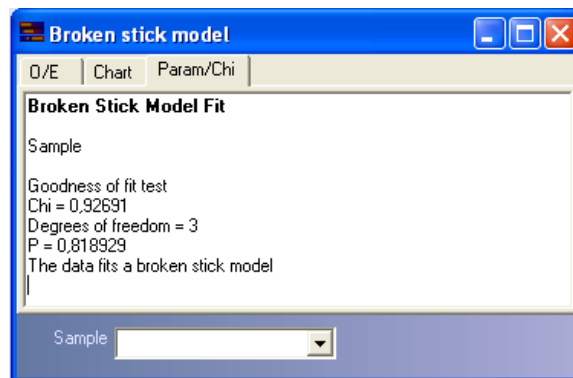


**Salida 7.** Ajuste al modelo del Bastón Roto para los datos simulados.



Edit your dataset												
	q1	q2	q3	q4	q5	q6	q7	q8	q9	q10	q11	q12
s1	31	38	32	35	29	38	40	31	39	34	35	47
s2	36	27	27	24	20	22	17	30	28	29	23	20
s3	25	20	32	24	29	21	22	24	17	22	23	16
s4	22	18	13	19	24	16	28	15	23	14	15	19
s5	13	8	22	13	16	14	19	11	19	18	20	15
s6	14	16	13	15	13	10	8	11	13	12	16	14
s7	11	11	12	9	7	13	11	18	13	12	14	14
s8	9	11	11	11	5	13	11	8	8	5	10	8
s9	5	11	8	11	10	6	12	12	9	6	9	9
s10	6	8	3	1	15	9	5	10	6	8	8	5
s11	7	5	4	6	8	9	7	6	5	11	5	8
s12	5	9	5	6	5	8	8	5	2	6	4	5
s13	4	6	2	2	5	5	1	4	4	8	1	3
s14	1	2	7	8	4	6	1	5	3	2	5	3
s15	4	1	3	5	2	5	3	4	5	4	0	4
s16	5	5	0	5	4	1	3	2	1	3	2	4
s17	0	1	3	3	1	1	1	4	4	2	3	2
s18	2	1	2	0	2	1	1	0	1	2	3	2
s19	0	2	0	2	0	0	2	0	0	1	2	2
s20	0	0	1	1	1	2	0	0	0	1	2	0

**Tabla 24.** Datos obtenidos mediante simulación utilizando el software Species Diversity and Richness versión 4.0 para la población  $S_2=20$ .



**Salida 8.** Ajuste al modelo del Bastón Roto para los datos simulados.

## I.2.A.-RESUMEN DE LOS RESULTADOS OBTENIDOS

### ▣ DIVERSIDAD ALFA

Taylor (1978); Kempton (1979) y Magurran (2004) realizan comparaciones sobre las ventajas relativas de los índices descritos debajo. El programa ofrece una selección de once medidas de diversidad alfa. A continuación se muestran sólo aquellas de las que hemos obtenido algún resultado teórico.

	$S_1 = 30$	$S_2 = 20$
<b>Índice de Shannon</b>	3.029	2.607
<b>Índice recíproco de Simpson</b>	16.56	10.85
<b>Índice de Margalef</b>	3.622	2.441
<b>Estadístico <math>Q</math></b>	10.2	6.462
<b>Índice de Menhinick</b>	0.5477	0.4082

**Tabla 25.** Valores de las medidas de diversidad para las dos colecciones de datos descritas en el Apartado I.2. del Anexo I.

- **Índice de Shannon**

Observamos que los valores del índice de Shannon disminuyen a medida que el número de especies en las poblaciones disminuye ( $H_{(S_1)} > H_{(S_2)}$ ) (En consonancia con el Resultado 6 obtenido en el Capítulo II).

Todos los valores obtenidos para este índice están dentro de los valores usuales para datos ecológicos (1.5; 3.5).

El índice indica una mayor diversidad de especies en la población  $S_1$  ( $S_1=30$ ) y la de menor diversidad es  $S_2$  ( $S_2=20$ ).

El máximo valor del índice de Shannon para la población  $S_1$  es  $H_{m\acute{a}x}(S_1) = 3.4$  y para la población  $S_2$  es  $H_{m\acute{a}x}(S_2) = 2.99$ . Por tanto ambas poblaciones tienen alta diversidad debido a que el índice de Shannon considera a todas las especies por igual. Este índice da mucha importancia a las especies raras por lo que se obtiene que el sumando de las especies raras alcanza un valor muy elevado dentro de la suma total, para cada una de las poblaciones.

- **Índice exponencial de Shannon**

Los valores del índice de Shannon exponencial no se recogen en la tabla debido a que el software utilizado no nos da un valor del índice para todas las muestras conjuntamente sino para cada una de las muestras.

Igual que ocurre con el índice de Shannon, los valores del índice exponencial de Shannon disminuyen a medida que el número de especies en las poblaciones disminuye ( $e^{H(S_1)} > e^{H(S_2)}$ ) (En consonancia con el Resultado 7 obtenido en el Capítulo II), para cada una de las muestras.

Todos los valores también están dentro de los márgenes esperados ya que el máximo en cada población se situaría en el número de especies de cada una de ellas.

El valor del índice exponencial de Shannon viene condicionado por el valor del índice de Shannon. Debido a la expresión del índice exponencial de Shannon también considera a todas las especies por igual, en cada población, y se tiene que las especies raras adoptan mucha importancia. Se obtiene que para cada muestra en cada una de las poblaciones la diversidad es alta.

- **Índice recíproco de Simpson**

Los valores del índice recíproco de Simpson disminuyen a medida que el número de especies en las poblaciones disminuye ( $D'(S_1) > D'(S_2)$ ) (En consonancia con el Teorema 2 presentado en el Capítulo II).

Cuanto mayor sea este índice habrá mayor diversidad y la probabilidad de que dos individuos pertenezcan a la misma especie será menor. Observamos que hay mayor diversidad cuantas más especies tiene la población.

La máxima diversidad ocurre cuando el valor del índice es igual al número de especies. Entonces podemos decir que la diversidad es intermedia para cada una de las poblaciones.

El índice de Simpson considera a todas las especies por igual. Este índice da mucha importancia a las especies raras.

- **Índice de Margalef**

Los valores del índice de Margalef disminuyen a medida que el número de especies en las poblaciones disminuye ( $D_{mg}(S_1) > D_{mg}(S_2)$ ) (En consonancia con el Resultado 8 obtenido en el Capítulo II).

La máxima diversidad ocurre cuando el número de especies es igual al número de individuos ( $S = N$ ), entonces el valor máximo que tomará el índice de Margalef es  $D_{mg} = \frac{N-1}{\ln N}$ . Cuanto mayor sea el valor del índice, mayor será la riqueza y diversidad de especies.

El máximo valor del índice de Margalef para la población  $S_1$  es  $D_{mg \text{ máx}}(S_1) = 45.09$  y para la población  $S_2$  es  $D_{mg \text{ máx}}(S_2) = 37.56$ . Según esto podemos concluir que la riqueza y diversidad es muy baja en ambas poblaciones.

- **Estadístico Q**

El estadístico  $Q$  proporciona un índice de la diversidad de la comunidad sin considerar ni a las especies muy abundantes ni a las muy raras. Los valores del estadístico  $Q$  variarán de 0 (no habrá diversidad) a  $S$  (la diversidad será máxima).

En nuestro caso se trata de una diversidad intermedia en cada una de las poblaciones. El estadístico  $Q$  no considera ni las especies abundantes ni las especies raras, por lo que es razonable que la diversidad medida por este estadístico sea intermedia en cada una de las poblaciones.

- **Índice de Menhinick**

El valor máximo que tomará este índice es  $D_{Mh} = \sqrt{N}$ . Como este índice es un indicador de la riqueza de especies, del resultado se desprende que la diversidad es baja en cada una de las poblaciones. Los valores del índice de Menhinick disminuyen a medida que el número de especies en las poblaciones disminuye ( $D_{Mh}(S_1) > D_{Mh}(S_2)$ ).

El máximo valor del índice de Menhinick para la población  $S_1$  es  $D_{Mh \text{ máx}}(S_1) = 15.81$ , para la población  $S_2$  es  $D_{Mh \text{ máx}}(S_2) = 14.14$ , para cada una de las muestras.

Observamos que los valores del índice para ambas poblaciones son próximos a cero, esto indica que el número de individuos es grande ( $N_1 = 3000$  y  $N_2 = 2400$ ).

La diversidad de especies sería mayor, en cada población, si fuera menor el número de individuos por especie (mayor número de especies).

▣ **RIQUEZA DE ESPECIES**

Species Diversity and Richness ofrece una variedad de métodos para la estimación de la riqueza de especies. Los métodos más usados son el Jacknife y Chao. Los resultados obtenidos con el método Chao de presencia/ausencia son casi tan buenos como los obtenidos con datos cuantitativos.

Una estimación del número máximo de especies también es útil cuando se evalúa si la información que puede obtenerse de la continuación de muestreo justifica el costo.

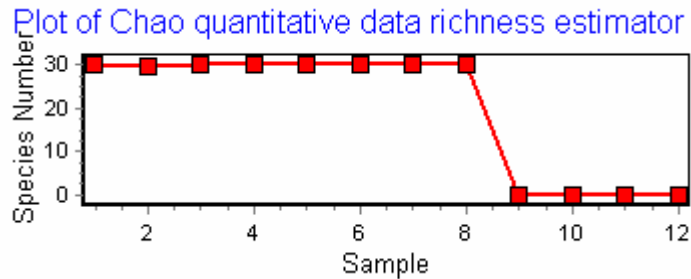
El programa también ofrece procedimientos de rarefacción para tener en cuenta diferencias en esfuerzo del muestreo al comparar el complemento de la especie de diversas muestras.

	$S_1 = 30$	$S_2 = 20$
<b>Estimador Chao cuantitativo</b>	0	0
<b>Estimador Chao de presencia/ausencia</b>	0	0
<b>Estimador de cobertura ACE</b>	30	20
<b>Estimador de cobertura ICE</b>	30	20
<b>Estadístico Jacknife de primer orden</b>	30	20
<b>Estadístico Jacknife de segundo orden</b>	30	20
<b>Estimador Bootstrap</b>	30.01	20
<b>Rarefacción asociada (versión finita)</b>	30	20
<b>Rarefacción asociada (versión infinita)</b>	29.99	20

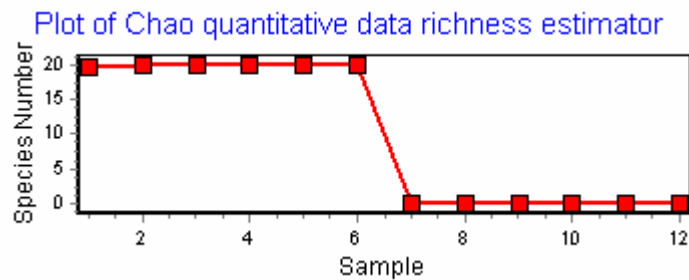
**Tabla 26.** Valores de los estimadores de riqueza de especies y para la rarefacción de las dos colecciones de datos descritas en el Apartado I.2. del Anexo I.

- **Estimador Chao cuantitativo (Chao 1)**

El índice Chao 1 está basado en la abundancia, por lo que los datos que requiere se refieren a la abundancia de individuos que pertenecen a una determinada clase de muestra.



Salida 9. Gráfica del estimador Chao1 para la población  $S_1$  ( $S_1 = 30$ ).



Salida 10. Gráfica del estimador Chao1 para la población  $S_2$  ( $S_2 = 20$ ).

Sabemos que el estimador de riqueza de especies de Chao 1 es una función del cociente de singletons y doubletons y superará a la riqueza de especies observada cuando la frecuencia relativa de singletons aumente.

En la gráfica de la Salida 9 se observa que el estimador Chao 1 alcanza valores próximos a 30 hasta la muestra octava y a partir de la novena muestra toma valor cero.

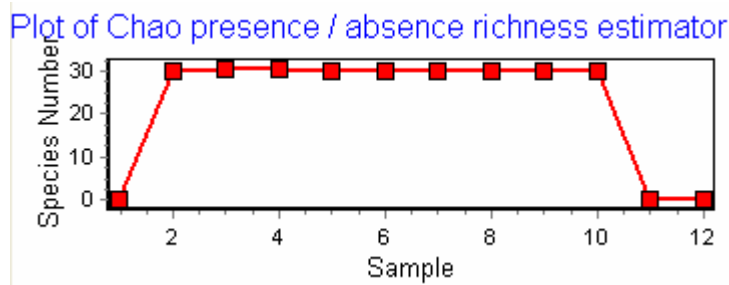
En la población  $S_1$  obtenemos que el Sesgo y la Exactitud para este estimador toman valores cercanos a cero hasta la muestra octava. Esto nos indica que este estimador para esta colección de datos es bastante eficaz en términos de sesgo y exactitud ya que los valores cercanos a cero son los que indican la cercanía de la riqueza estimada a la riqueza verdadera. A partir de la novena muestra, el valor del Sesgo es -1 y el valor de la Exactitud es 1 en ambas poblaciones, lo que nos indica una subestimación de la riqueza. Concluiremos, entonces, que para estabilizar la estimación es suficiente con tomar ocho muestras.

En la gráfica de la Salida 10 se observa que el estimador Chao 1 alcanza valores próximos a 20 hasta la muestra sexta y a partir de la séptima muestra toma valor cero.

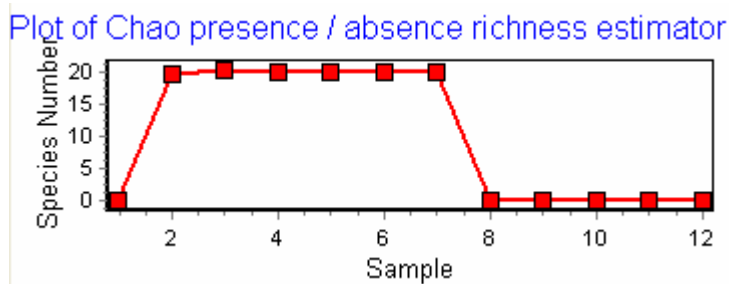
En la población  $S_2$  obtenemos que el Sesgo y la Exactitud para este estimador toman valores cercanos a cero hasta la muestra sexta. Esto nos indica que este estimador para esta colección de datos es bastante eficaz en términos de sesgo y exactitud ya que los valores cercanos a cero son los que indican la cercanía de la riqueza estimada a la riqueza verdadera. A partir de la séptima muestra, el valor del Sesgo es -1 y el valor de la Exactitud es 1 en ambas poblaciones, lo que nos indica una subestimación de la riqueza. Concluiremos, entonces, que para estabilizar la estimación es suficiente con tomar seis muestras.

- **Estimador Chao de presencia/ausencia (Chao 2)**

El índice Chao 2 está basado en la incidencia, es decir, sólo si está la especie y cuántas veces está esa especie en el conjunto de todas las muestras. En este caso es necesario conocer el número de especies encontradas en una muestra y el número de especies encontradas exactamente en dos muestras.



Salida 11. Gráfica del estimador Chao2 para la población  $S_1$  ( $S_1 = 30$ ).



Salida 12. Gráfica del estimador Chao2 para la población  $S_2$  ( $S_2 = 20$ ).

En la gráfica de la Salida 11 se observa que el estimador Chao 2 alcanza valores próximos a 30 desde la segunda hasta la muestra décima, a partir de la décimo primera muestra toma valor cero al igual que en la primera muestra.

En la población  $S_1$  obtenemos que el Sesgo y la Exactitud para este estimador toman valores cercanos a cero desde la muestra segunda a la muestra décima. Esto nos indica que este estimador para esta colección de datos es bastante eficaz en términos de sesgo y exactitud ya que los valores cercanos a cero son los que indican la cercanía de la

riqueza estimada a la riqueza verdadera. Para los otros casos el valor del Sesgo es -1 y el valor de la Exactitud es 1 en ambas poblaciones, lo que nos indica una subestimación de la riqueza.

Este estimador resulta útil cuando se dispone de varios muestreos, por lo que es lógico que para una sólo muestra el estimador tome valor cero. Por otra parte, que el estimador tome valor cero para las dos últimas muestras indica que para estabilizar la estimación es suficiente con tomar diez muestras.

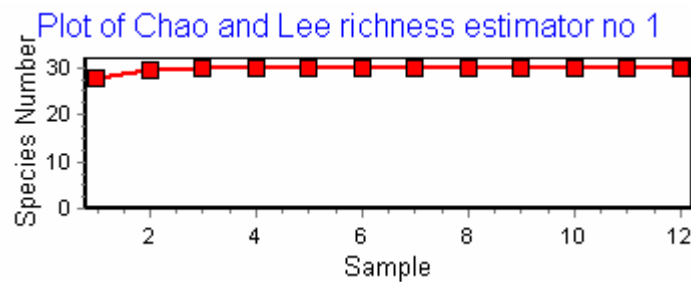
En la gráfica de la Salida 12 se observa que el estimador Chao 2 alcanza valores próximos a 20 desde la segunda hasta la muestra séptima, a partir de la octava muestra toma valor cero al igual que en la primera muestra.

En la población  $S_2$  obtenemos que el Sesgo y la Exactitud para este estimador toman valores cercanos a cero desde la muestra segunda a la muestra séptima. Esto nos indica que este estimador para esta colección de datos es bastante eficaz en términos de sesgo y exactitud ya que los valores cercanos a cero son los que indican la cercanía de la riqueza estimada a la riqueza verdadera. Para los otros casos el valor del Sesgo es -1 y el valor de la Exactitud es 1 en ambas poblaciones, lo que nos indica una subestimación de la riqueza.

Este estimador resulta útil cuando se dispone de varios muestreos, por lo que es lógico que para una sólo muestra el estimador tome valor cero. Por otra parte, que el estimador tome valor cero a partir de la muestra octava indica que para estabilizar la estimación es suficiente con tomar siete muestras.

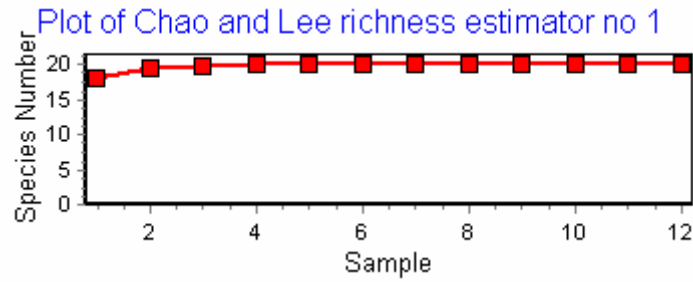
- **Estimador de cobertura ACE**

El estimador ACE es la proporción de todos los individuos de especies raras que no son singletons. El estimador de cobertura basado en abundancias, ACE, cuantifica la rareza.



Salida 13. Gráfica del estimador ACE para la población  $S_1$  ( $S_1 = 30$ ).





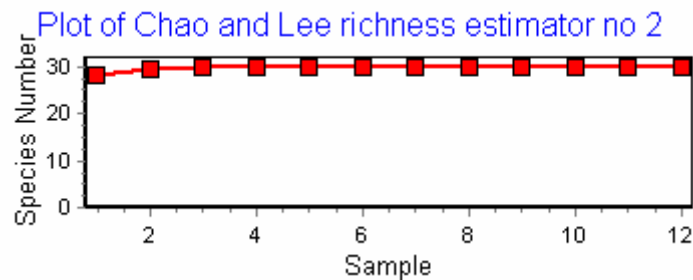
Salida 14. Gráfica del estimador ACE para la población  $S_2$  ( $S_2 = 20$ ).

El estimador ACE, para la población  $S_1$ , toma valores próximos al número de especies en cada una de las muestras. También el valor del estimador ACE es próximo al número de especies en cada una de las muestras de la población  $S_2$ .

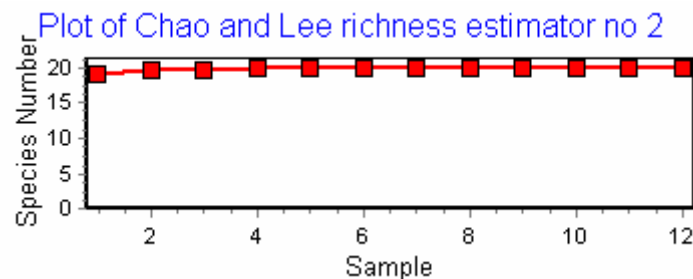
Tanto en la población  $S_1$  como en la  $S_2$  obtenemos que el Sesgo y la Exactitud para este estimador toman valores cercanos a cero para cada una de las muestras. Esto nos indica que este estimador para estas colecciones de datos es bastante eficaz en términos de sesgo y exactitud ya que los valores cercanos a cero son los que indican la cercanía de la riqueza estimada a la riqueza verdadera. Concluiremos, entonces, que disponemos de suficientes muestras para estabilizar la estimación.

- **Estimador de cobertura ICE**

El estimador de cobertura ICE es la proporción de todos los individuos en las especies infrecuentes que no son únicas.



Salida 15. Gráfica del estimador ICE para la población  $S_1$  ( $S_1 = 30$ ).



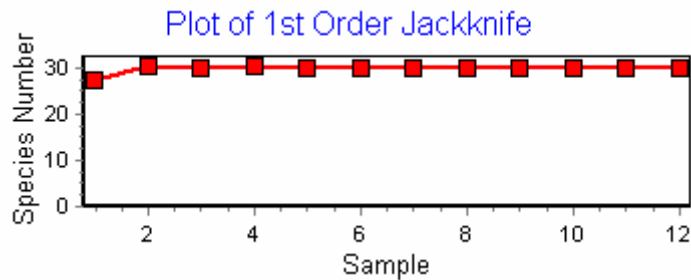
Salida 16. Gráfica del estimador ICE para la población  $S_2$  ( $S_2 = 20$ ).

El estimador ICE, para la población  $S_1$ , toma valores próximos al número de especies en cada una de las muestras. También el valor del estimador ICE es próximo al número de especies en cada una de las muestras de la población  $S_2$ .

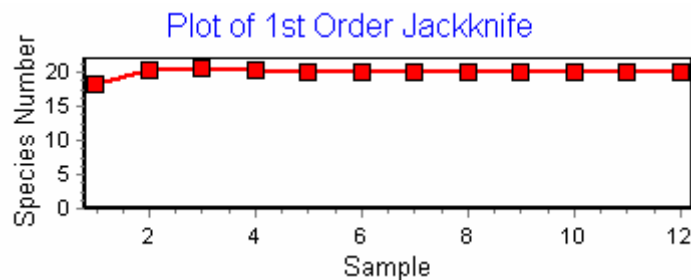
Tanto en la población  $S_1$  como en la  $S_2$  obtenemos que el Sesgo y la Exactitud para este estimador toman valores cercanos a cero para cada una de las muestras. Esto nos indica que este estimador para estas colecciones de datos es bastante eficaz en términos de sesgo y exactitud ya que los valores cercanos a cero son los que indican la cercanía de la riqueza estimada a la riqueza verdadera. Concluiremos, entonces, que disponemos de suficientes muestras para estabilizar la estimación.

- **Estadístico Jacknife de primer orden**

Se basa en el número de especies que ocurren solamente en una muestra. El estadístico jacknife de primer orden está basado en incidencia, es decir, se basa en presencia y ausencia para cuantificar la rareza.



Salida 17. Gráfica del estimador Jacknife de primer orden para la población  $S_1$  ( $S_1 = 30$ ).



Salida 18. Gráfica del estimador Jacknife de primer orden para la población  $S_2$  ( $S_2 = 20$ ).

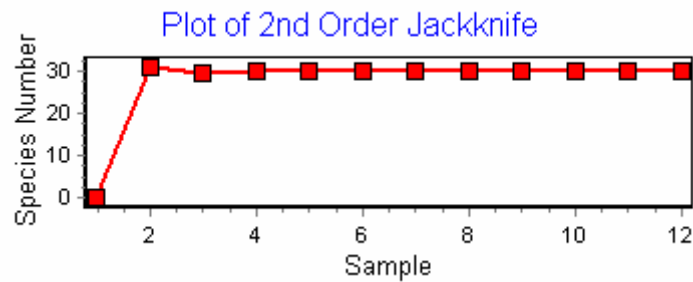
El estimador Jacknife de primer orden, para la población  $S_1$ , toma valores próximos al número de especies en cada una de las muestras. También el valor del estimador Jacknife de primer orden es próximo al número de especies en cada una de las muestras de la población  $S_2$ .

Tanto en la población  $S_1$  como en la  $S_2$  obtenemos que el Sesgo y la Exactitud para este estimador toman valores cercanos a cero para cada una de las muestras. Esto nos indica que este estimador para estas colecciones de datos es bastante eficaz en

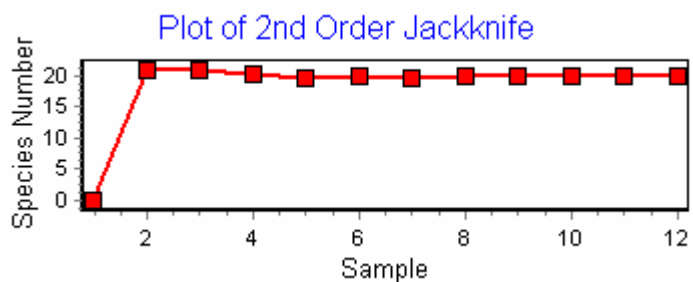
términos de sesgo y exactitud ya que los valores cercanos a cero son los que indican la cercanía de la riqueza estimada a la riqueza verdadera. Concluiremos, entonces, que disponemos de suficientes muestras para estabilizar la estimación.

- **Estadístico Jacknife de segundo orden**

Se basa en el número de especies que ocurren sólo en una muestra y el número de especies que ocurren exactamente en dos muestras.



Salida 19. Gráfica del estimador Jacknife de segundo orden para la población  $S_1$  ( $S_1 = 30$ ).



Salida 20. Gráfica del estimador Jacknife de segundo orden para la población  $S_2$  ( $S_2 = 20$ ).

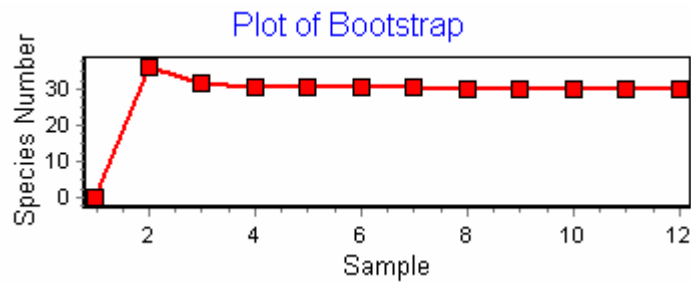
El estimador Jacknife de segundo orden, para la población  $S_1$ , toma valores próximos al número de especies en cada una de las muestras excepto para la primera que toma el valor cero. También el valor del estimador Jacknife de segundo orden es próximo al número de especies en cada una de las muestras de la población  $S_2$  excepto para la primera que toma el valor cero.

Tanto en la población  $S_1$  como en la  $S_2$  obtenemos que el Sesgo y la Exactitud para este estimador toman valores cercanos a cero para cada una de las muestras. Esto nos indica que este estimador para estas colecciones de datos es bastante eficaz en términos de sesgo y exactitud ya que los valores cercanos a cero son los que indican la cercanía de la riqueza estimada a la riqueza verdadera. Para la primera muestra el valor del Sesgo es -1 y el valor de la Exactitud es 1 en ambas poblaciones, lo que nos indica, en este caso, una subestimación de la riqueza.

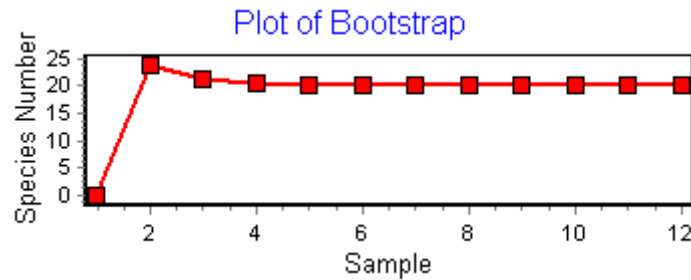
Este estimador resulta útil cuando se dispone de varios muestreos, por lo que es lógico que para una sólo muestra el estimador tome valor cero. Concluiremos, entonces, que disponemos de suficientes muestras para estabilizar la estimación.

- **Bootstrap**

Este estimador de la riqueza de especies se basa en la proporción de unidades de muestreo que contiene a la especie  $i$ ,  $p_i$ . El estimador bootstrap está basado en incidencia, es decir, se basa en presencia y ausencia para cuantificar la rareza.



Salida 21. Gráfica del estimador Bootstrap para la población  $S_1$  ( $S_1 = 30$ ).



Salida 22. Gráfica del estimador Bootstrap para la población  $S_2$  ( $S_2 = 20$ ).

El estimador bootstrap, para la población  $S_1$ , toma valores próximos al número de especies en cada una de las muestras excepto para la primera que toma el valor cero. También el valor del estimador bootstrap es próximo al número de especies en cada una de las muestras de la población  $S_2$  excepto para la primera que toma el valor cero.

Tanto en la población  $S_1$  como en la  $S_2$  obtenemos que el Sesgo y la Exactitud para este estimador toman valores cercanos a cero para cada una de las muestras. Esto nos indica que este estimador para estas colecciones de datos es bastante eficaz en términos de sesgo y exactitud ya que los valores cercanos a cero son los que indican la cercanía de la riqueza estimada a la riqueza verdadera. Para la primera muestra el valor del Sesgo es -1 y el valor de la Exactitud es 1 en ambas poblaciones, lo que nos indica, en este caso, una subestimación de la riqueza.

Este estimador resulta útil cuando se dispone de varios muestreos, por lo que es lógico que para una sólo muestra el estimador tome valor cero. Concluiremos, entonces, que disponemos de suficientes muestras para estabilizar la estimación.

- **Rarefacción**

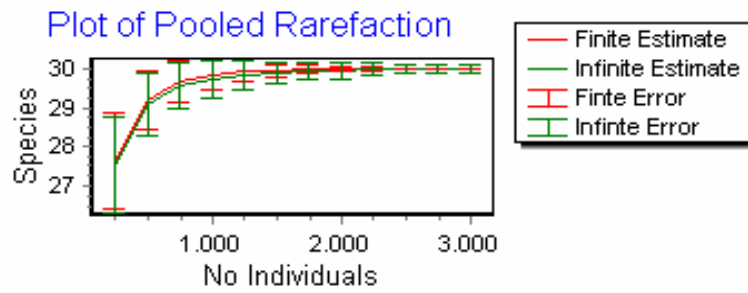
Este método estima cómo el número de especies en una muestra cambia con el número de individuos. Llega un momento en que si aumentamos el número de individuos de la muestra estandarizada ( $n$ ), el número de especies esperado  $E(S)$  no aumenta. Este valor de ( $n$ ) sería el valor límite.

Primero todas las muestras se suman para formar una única muestra. Entonces se calcula el número medio de individuos en una sola muestra. El método exige que todas las muestras seleccionadas provengan de la misma población. El método, tanto para la versión finita (sin reemplazamiento) como para la infinita (con reemplazamiento), se utiliza para calcular el número de especies y también el número de aumentos de individuos.

► En la población  $S_1$  ( $S_1=30$ ):

Número de Individuos	Número de especies estimado	Error Estandar	Intervalo al 95%
250	27.64	1.1216	(26.5184;28.7616)
500	29.19	0.7765	(28.4135;29.9665)
750	29.66	0.5291	(28.4135;29.9665)
1000	29.84	0.3731	(29.4669;30.2131)
1250	29.93	0.2617	(29.6683;30.1917)
1500	29.97	0.1768	(29.7932;30.1468)
1750	29.99	0.1118	(29.8782;30.1018)
2000	30	0.06392	(29.93608;30.06392)
2250	30	0.03108	(29.96892;30.03108)
2500	30	0.01124	(29.98876;30.01124)
2750	30	0.001967	(29.998033;30.001967)
3000	30	$2.031 \cdot 10^{-9}$	$\cong (30;30)$

**Tabla 25.** Valores mediante el método de rarefacción del número de especies estimado según el número de individuos y los intervalos para la toma de muestras sin reemplazamiento (versión finita) al 95% en la población  $S_1$  ( $S_1= 30$ ).



Salida 23. Amplitud de los intervalos para la toma de muestras sin y con reemplazo para la población  $S_1$  ( $S_1 = 30$ ).

Número de Individuos	Número de especies estimado	Error Estandar	Intervalo al 95%
250	27.52	1.243	(26.277;28.763)
500	29.06	0.8298	(28.2302;29.8898)
750	29.55	0.601	(28.94;30.151)
1000	29.75	0.4592	(29.2908;30.2092)
1250	29.85	0.362	(29.488;30.212)
1500	29.91	0.2898	(29.6202;30.1998)
1750	29.94	0.2337	(29.7063;30.1737)
2000	29.96	0.1891	(29.7709;30.1491)
2250	29.98	0.1533	(29.8267;30.1333)
2500	29.98	0.1244	(29.8556;30.1044)
2750	29.99	0.1009	(29.8891;30.0909)
3000	29.99	0.08193	(29.90807;30.07193)

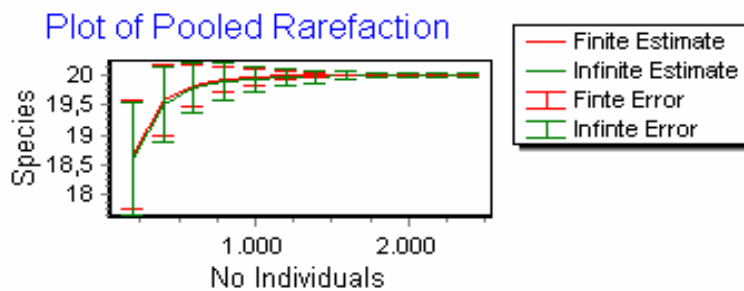
Tabla 26. Valores mediante el método de rarefacción del número de especies estimado según el número de individuos y los intervalos para la toma de muestras con reemplazamiento (versión infinita) al 95% en la población  $S_1$  ( $S_1 = 30$ ).

Se observa que si aumentamos el número de individuos de la muestra, el número de especies esperado no aumenta.

► En la población  $S_2$  ( $S_2=20$ ):

Número de Individuos	Número de especies estimado	Error Estandar	Intervalo al 95%
200	18.66	0.9324	(17.7276;19.5924)
400	19.58	0.5907	(18.9893;20.1707)
600	19.85	0.3713	(19.4787;20.2213)
800	19.95	0.2227	(19.7273;20.1727)
1000	19.98	0.1258	(19.8542;20.1058)
1200	20	0.06579	(19.93421;20.06579)
1400	20	0.03094	(19.96906;20.03094)
1600	20	0.01242	(19.98758;20.01242)
1800	20	0.003868	(19.996132;20.003868)
2000	20	0.000751	(19.999249;20.000751)
2200	20	$4.521 \cdot 10^{-5}$	$\cong (20;20)$
2400	20	$3.032 \cdot 10^{-14}$	$\cong (20;20)$

**Tabla 27.** Valores mediante el método de rarefacción del número de especies estimado según el número de individuos y los intervalos para la toma de muestras sin reemplazamiento (versión finita) al 95% en la población  $S_2$  ( $S_2=20$ ).



**Salida 24.** Amplitud de los intervalos para la toma de muestras sin y con reemplazo para la población  $S_2$  ( $S_2 = 20$ ).

Número de Individuos	Número de especies estimado	Error Estandar	Intervalo al 95%
200	18.59	0.9531	(17.6369;19.5431)
400	19.5	0.634	(18.866;20.134)
600	19.79	0.4382	(19.3518;20.2282)
800	19.9	0.3044	(19.5956;20.2044)
1000	19.95	0.2123	(19.7377;20.1623)
1200	19.98	0.1486	(19.8314;20.1286)
1400	19.99	0.1044	(19.8856;20.0944)
1600	19.99	0.07359	(19.91641;20.06359)
1800	20	0.05203	(19.94797;20.05203)
2000	20	0.03688	(19.96312;20.03688)
2200	20	0.02619	(19.97381;20.02619)
2400	20	0.01863	(19.98137;20.01863)

**Tabla 28.** Valores mediante el método de rarefacción del número de especies estimado según el número de individuos y los intervalos para la toma de muestras con reemplazamiento (versión infinita) al 95% en la población  $S_2$  ( $S_2=20$ ).

Observamos que si aumentamos el número de individuos de la muestra, el número de especies esperado no aumenta.



☐ UNIFORMIDAD para:

La uniformidad se refiere al modelo de distribución de los individuos entre las especies. El valor máximo para la Uniformidad ( $E = 1$ ) resultaría cuando el cociente entre el valor del índice de diversidad observado y el valor máximo que pueda alcanzar ese índice en la comunidad estudiada.

	$S_1 = 30$	$S_2 = 20$
<b>Equidad de Pielou</b>	0.8905	0.8703
<b>El índice de McIntosh</b>	0.922	0.8962
<b>El índice de Brillouin</b>	0.8902	0.8698
<b>El índice de Heip</b>	0.6784	0.661
<b>El índice recíproco de Simpson</b>	0.5521	0.5424
<b>El índice de NHC</b>	0.1656	0.1632
<b>El índice de Camargo</b>	0.5264	0.5146
<b>El índice de Smith y Wilson</b>	0.4614	0.4481
<b>El índice de Smith y Wilson (1-D)</b>	0.9717	0.9552
<b>El índice de Smith y Wilson (-Ln D)</b>	0.8238	0.7945

**Tabla 29.** Valores de las medidas de uniformidad para las dos colecciones de datos descritas en el Apartado I.2. del Anexo I.

- **Equidad de Pielou**

La uniformidad entre las especies es bastante alta para cada una de las dos poblaciones, es decir, las especies comparten abundancias similares en cada una de nuestras dos poblaciones de estudio.

- **El índice de McIntosh**

La uniformidad entre las especies es bastante alta para cada una de las dos poblaciones, es decir, las especies comparten abundancias similares en cada una de nuestras dos poblaciones de estudio.

- **El índice de Brillouin**

La uniformidad entre las especies es bastante alta para cada una de las dos poblaciones, es decir, las especies comparten abundancias similares en cada una de nuestras dos poblaciones de estudio.

- **El índice de Heip**

El índice de uniformidad de Heip satisface la expectativa de lograr un valor bajo cuando la uniformidad sea baja. La uniformidad entre las especies es intermedia para cada una de las dos poblaciones de estudio. Habrá especies que compartan abundancias similares y otras especies no las compartan.

- **El índice recíproco de Simpson**

La uniformidad entre las especies es intermedia para cada una de las dos poblaciones de estudio. Habrá especies que compartan abundancias similares y otras especies no las compartan.

- **El índice de NHC**

En nuestro caso existe muy poca uniformidad para cada una de las dos poblaciones en estudio, es decir, parece que alguna especie domina sobre las demás en cada una de las dos poblaciones de estudio.

- **El índice de Camargo**

La uniformidad entre las especies es intermedia para cada una de las dos poblaciones de estudio. Habrá especies que compartan abundancias similares y otras especies no las compartan.

- **El índice de Smith y Wilson**

La uniformidad entre las especies es intermedia para cada una de las dos poblaciones de estudio. Habrá especies que compartan abundancias similares y otras especies no las compartan.

- **El índice de Smith y Wilson (1-D)**

La uniformidad entre las especies es bastante alta para cada una de las dos poblaciones, es decir, las especies comparten abundancias similares en cada una de nuestras dos poblaciones de estudio.

- **El índice de Smith y Wilson (-Ln D)**

La uniformidad entre las especies es bastante alta para cada una de las dos poblaciones, es decir, las especies comparten abundancias similares en cada una de nuestras dos poblaciones de estudio.

Se obtiene que los diferentes índices producen resultados diversos. Para algunos índices la uniformidad será alta mientras que para otros la uniformidad será intermedia. Según hemos explicado en el Capítulo I, la independencia de la riqueza de especies era un criterio primario de Smith y Wilson (1996), y este criterio es satisfecho por la medida de uniformidad de Simpson recíproco. También cumplen el criterio de riqueza de especies y otras propiedades deseables el índice de Camargo y el índice  $E_{var}$ .

Según esto concluimos que la uniformidad es intermedia ya que la uniformidad para todos estos índices así lo indica.

▣ SHE ANÁLISIS

El SHE análisis examina la relación entre la  $S$  (la riqueza de especie),  $H$  (el índice de diversidad de Shannon-Wiener) y  $E$  (la uniformidad utilizando el índice de uniformidad de Shannon-Wiener) en las muestras. Por lo tanto un acercamiento para mirar la contribución del número de especies y la uniformidad a los cambios en diversidad.

El SHE análisis es útil para identificar los ecotones (regiones donde diversas comunidades ecológicas se intersectan) (Hayek y Buzas, 1997). Es también un método útil para probar si los datos se aproximan más al modelo normal logarítmico, a la serie logarítmica o al modelo del Bastón Roto de MacArthur.

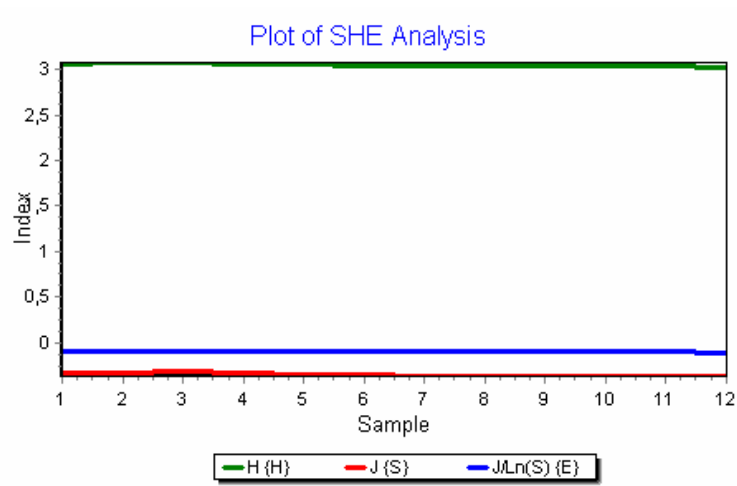
Magurran (2004) muestra cómo el SHE Análisis puede utilizarse para identificar el ajuste al modelo del Bastón Roto de MacArthur, el modelo normal logarítmico o a la serie logarítmica. Cada modelo presenta una respuesta diferente en uniformidad y en riqueza de especies con mayor muestreo.

- SHE análisis en la población  $S_1$

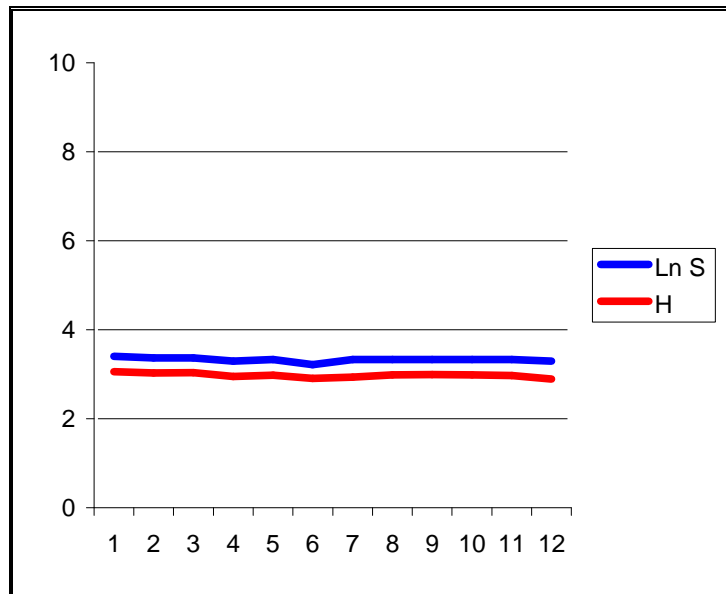
El software nos proporciona la salida en forma de una hoja de cálculo y la gráfica de los valores entre  $S$ ,  $H$  y  $E$  para los datos de la población  $S_1$ . A partir de estos valores podemos identificar la distribución de generación.

	H (H)	J (S)	J/Ln(S) (E)
Using 1 samples	3,059	-0,3418	-0,1005
Using 2 samples	3,073	-0,3279	-0,09642
Using 3 samples	3,077	-0,3239	-0,09524
Using 4 samples	3,06	-0,3414	-0,1004
Using 5 samples	3,055	-0,346	-0,1017
Using 6 samples	3,043	-0,3586	-0,1054
Using 7 samples	3,035	-0,3664	-0,1077
Using 8 samples	3,037	-0,3639	-0,107
Using 9 samples	3,036	-0,3656	-0,1075
Using 10 samples	3,036	-0,3655	-0,1075
Using 11 samples	3,036	-0,365	-0,1073
Using 12 samples	3,029	-0,3724	-0,1095

**Salida 25.** SHE análisis (relación entre  $S$ ,  $H$  y  $E$ ) empleando distinto número de muestras para la población  $S_1$ .



Salida 26. Gráfica del SHE análisis (relación entre  $S$ ,  $H$  y  $E$ ) empleando distinto número de muestras para la población  $S_1$ .



Gráfica 11. Gráfica de  $\ln S$  y  $H$  como una función de  $N$  para la población  $S_1$

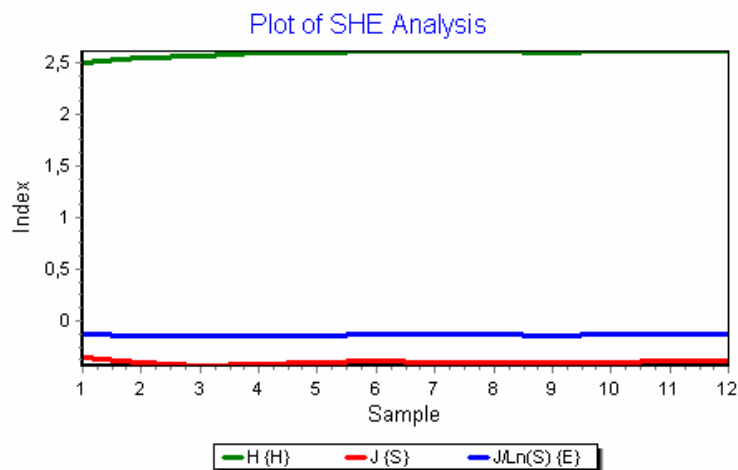
En los datos de la población  $S_1$  podemos observar que  $\ln S$  y  $H$  son casi paralelos al aumentar  $N$  de modo que  $\ln E$  de la ecuación  $H = \ln S + \ln E$  es casi constante. Así se identifica el modelo del Bastón Roto y coincide con el resultado de la Salida 7.

• SHE análisis en la población  $S_2$

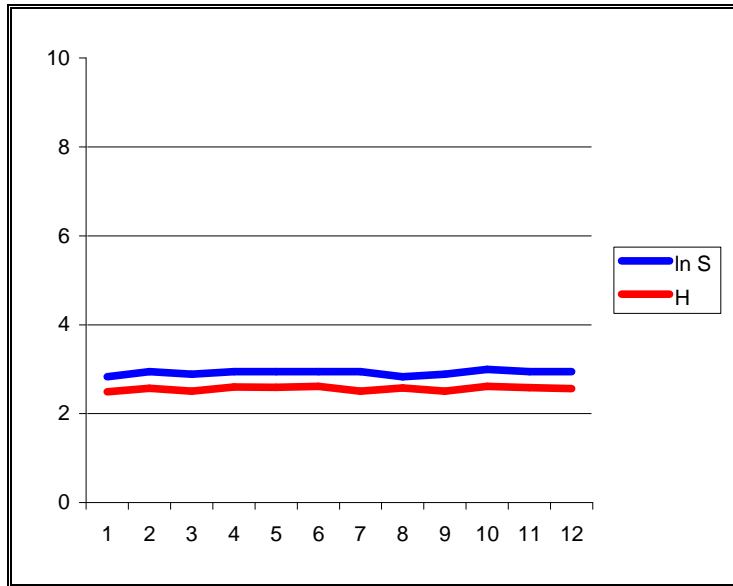
El software nos proporciona la salida en forma de una hoja de cálculo y la gráfica de los valores entre  $S$ ,  $H$  y  $E$  para los datos de la población  $S_2$ . A partir de estos valores podemos identificar la distribución de generación.

	H {H}	J {S}	J/Ln(S) {E}
Using 1 samples	2,491	-0,3417	-0,1206
Using 2 samples	2,551	-0,3931	-0,1335
Using 3 samples	2,567	-0,4289	-0,1432
Using 4 samples	2,587	-0,4089	-0,1365
Using 5 samples	2,601	-0,3952	-0,1319
Using 6 samples	2,61	-0,3858	-0,1288
Using 7 samples	2,603	-0,3923	-0,131
Using 8 samples	2,606	-0,3899	-0,1301
Using 9 samples	2,6	-0,3961	-0,1322
Using 10 samples	2,605	-0,3907	-0,1304
Using 11 samples	2,608	-0,3877	-0,1294
Using 12 samples	2,607	-0,3887	-0,1297

Salida 27. SHE análisis (relación entre  $S$ ,  $H$  y  $E$ ) empleando distinto número de muestras para la población  $S_2$ .



Salida 28. Gráfica del SHE análisis (relación entre  $S$ ,  $H$  y  $E$ ) empleando distinto número de muestras para la población  $S_2$ .



**Gráfica 12.** Gráfica de  $\ln S$  y  $H$  como una función de  $N$  para la población  $S_2$

En los datos de la población  $S_2$  podemos observar que  $\ln S$  y  $H$  son casi paralelos al aumentar  $N$  de modo que  $\ln E$  de la ecuación  $H = \ln S + \ln E$  es casi constante. Así se identifica el modelo del Bastón Roto y coincide con el resultado de la Salida 8.

## I.2.B.-COMPROBACIÓN

A partir del ejemplo que se propone en el Apartado I.2. de este Anexo, y dado que se verifica la hipótesis de ajustarse al modelo del Bastón Roto, se van a comprobar los siguientes resultados:

### 1.- Resultado (Resultado 6)

Si  $S_1 > S_2$ , con  $S_1, S_2 \geq 1$ , entonces:

$$H_{(S_1)} > H_{(S_2)}$$

#### Demostración

En el ejemplo se comprueba que  $H_{(S_1)} = 3.059$ ;  $H_{(S_2)} = 2.491$  y como  $S_1 > S_2$ , se satisface el resultado ya que  $H_{(S_1)} > H_{(S_2)}$ .

### 2.- Resultado (Resultado 7)

Si  $S_1 > S_2$ , con  $S_1, S_2 \geq 1$ , entonces:

$$e^{H_{(S_1)}} > e^{H_{(S_2)}}$$

#### Demostración

En el ejemplo se comprueba que  $e^{H_{(S_1)}} = 21.31$ ;  $e^{H_{(S_2)}} = 12.07$  y como  $S_1 > S_2$ , se satisface el resultado ya que  $e^{H_{(S_1)}} > e^{H_{(S_2)}}$ .

### 3.- Resultado (Resultado 8)

Si  $S_1 > S_2$ , con  $S_1, S_2 \geq 1$ , entonces:

$$D_{mg}(S_1) > D_{mg}(S_2)$$

#### Demostración

En el ejemplo se comprueba que  $D_{mg}(S_1) = 3.622$ ;  $D_{mg}(S_2) = 2.441$  y como  $S_1 > S_2$ , se satisface el resultado ya que  $D_{mg}(S_1) > D_{mg}(S_2)$ .

### 4.- Resultado (Teorema 2)

Si  $S_1 > S_2$ , con  $S_1, S_2 \geq 1$ , entonces:



$$D'(S_1) > D'(S_2)$$

Demostración

En el ejemplo se comprueba que  $D'(S_1)=16.56$ ;  $D'(S_2)=10.85$  y como  $S_1 > S_2$ , se satisface el resultado ya que  $D'(S_1) > D'(S_2)$ .

**5.- Conjetura (Conjetura 1)**

Si  $S_1 > S_2$ , con  $S_1, S_2 \geq 1$ , entonces:

$$Q(S_1) > Q(S_2)$$

Demostración

En el ejemplo se comprueba que  $Q(S_1)= 10.2$ ;  $Q(S_2)= 6.462$  y como  $S_1 > S_2$ , se satisface el resultado ya que  $Q(S_1) > Q(S_2)$ .

**I.3.- TERCER CASO**

La prueba  $\chi^2$  es la más utilizada para medir la bondad de ajuste del modelo del Bastón Roto (Magurran, 1988). Este método ha sido criticado de varias maneras por diferentes autores, entre ellos Hughes (1986) y Lamshead y Platt (1984), entre otros.

Consideramos tres hábitat con  $S_1 = 8$ ,  $S_2 = 8$  y  $S_3 = 7$ , tal y como se muestra en la Tabla 30.

<b>Hábitat 1</b>	<b>S = 8</b>	<b>Hábitat 2</b>	<b>S = 8</b>	<b>Hábitat 3</b>	<b>S = 7</b>
Especies	Individuos	Especies	Individuos	Especies	Individuos
1	5	1	2	1	7
2	10	2	3	2	24
3	16	3	4	3	45
4	24	4	14	4	49
5	33	5	21	5	53
6	46	6	36	6	57
7	64	7	77	7	65
8	102	8	143	–	–

**Tabla 30.** Tres hábitats con diferentes especies

Utilizando el test  $\chi^2$ , nos encontramos con que todos los casos son compatibles con el modelo del Bastón Roto.

Hemos demostrado en el Capítulo II que la asimetría es negativa en el modelo del Bastón Roto, como ocurre en el caso del hábitat 1. Sin embargo, la asimetría de Yule resulta ser  $H_1 = 0$  en el hábitat 2. El problema es que el hábitat 2 se ha obtenido a partir de una simulación de un modelo geométrico, y la prueba  $\chi^2$  no puede encontrar diferencias significativas entre este modelo y el modelo del Bastón Roto. El hábitat 1 se ha obtenido de una simulación del modelo del Bastón Roto y confirma los resultados presentados aquí.

El hábitat 3 es diferente, y  $H_1 = 0$ , pero en este caso  $C_{10}$ ,  $Q_1$  y  $Q_3$  no está de acuerdo con el corolario 5.1, ya que este hábitat se obtuvo a partir de una simulación y la prueba  $\chi^2$  no puede encontrar diferencias significativas entre este modelo y el modelo del Bastón Roto.

Nuestros resultados son útiles para las pruebas de bondad de ajuste del modelo del Bastón Roto en estudios ecológicos, ya que estos resultados son útiles para detectar las desviaciones del modelo que no pueden ser detectadas por los test de bondad de ajustes tradicionales.

### I.4.- CUARTO CASO

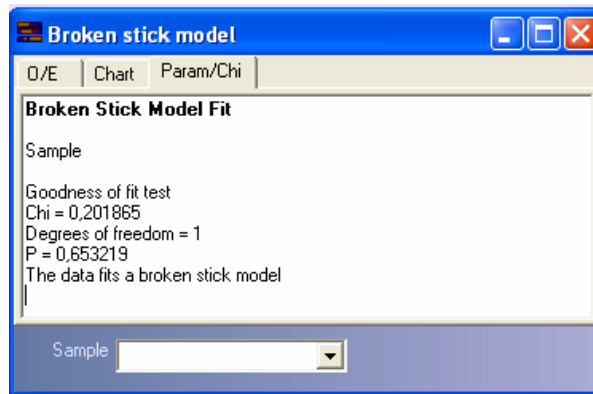
Como ejemplo de aplicación de la importancia de estos resultados en el ajuste a la distribución del Bastón Roto, se ha desarrollado el siguiente ejemplo. Los datos son artificiales pero son útiles para ilustrar los resultados teóricos.

En el ajuste a la distribución del Bastón Roto, el test habitualmente utilizado es el contraste  $\chi^2$ , cuyos problemas de aplicación ya han sido ampliamente referidos.

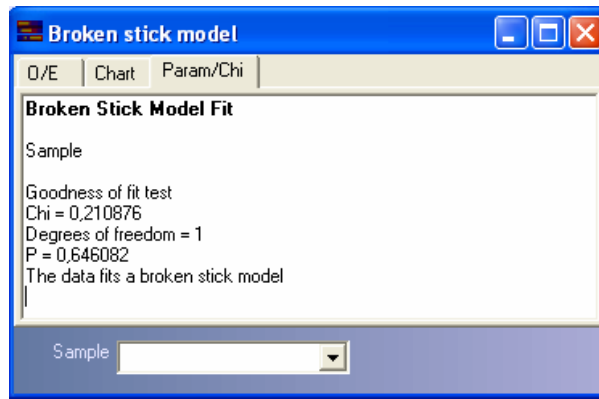
Dos colecciones de datos: colecciones 1 y 2 en la Tabla 31 adjunta, ofrecen buenos ajustes a la distribución del Bastón Roto según el contraste  $\chi^2$ .

COLECCIÓN 1		COLECCIÓN 2	
Especie 1	143	Especie 1	107
Especie 2	77	Especie 2	69
Especie 3	36	Especie 3	43
Especie 4	21	Especie 4	39
Especie 5	14	Especie 5	24
Especie 6	4	Especie 6	13
Especie 7	3	Especie 7	5
Especie 8	2		

**Tabla 31.** Datos para el contraste de ajuste a la distribución del Bastón Roto en dos poblaciones



**Salida 29.** Ajuste al modelo del Bastón Roto para los datos de la Colección 1.



Salida 30. Ajuste al modelo del Bastón Roto para los datos de la Colección 2.

No obstante, la colección 1 ha sido generada a partir de la distribución geométrica mientras que la colección 2 ha sido generada a partir de la distribución del Bastón Roto. (En ambos casos se ha empleado el software Species Diversity and Richness versión 4.0).

Este aspecto, que no ha sido detectado por el contraste  $\chi^2$ , si se pone de manifiesto como vemos con la aplicación de los resultados y lo que aquí se presenta así como del resultado obtenido por Almorza y Peinado (2001 a).

Obtenemos para la colección 1 y para la colección 2 que:

	<b>Colección 1</b>	<b>Colección 2</b>
<b>Número de especies</b>	$S_1 = 8$	$S_2 = 7$
<b>Índice de Shannon</b>	$H_1 = 1.423$	$H_2 = 1.656$
<b>Índice recíproco de Simpson</b>	$D'_1 = 3.199$	$D'_2 = 4.474$
<b>Estadístico <math>Q</math></b>	$Q_1 = 1.352$	$Q_2 = 2.396$

Tabla 32. Valores de las medidas de diversidad para las dos colecciones de datos.

En los casos de los índices de Shannon, recíproco de Simpson y estadístico  $Q$  se verifica que:

$$H_2 > H_1 \ ; \ D'_2 > D'_1 \ \text{ y } \ Q_2 > Q_1$$

Pero ocurre que  $S_1 > S_2$ , lo que nos indica (por los resultados anteriores) que hay un fallo de ajuste a la distribución del Bastón Roto como ya se ha comentado.

**ANEXO II.  
NUEVAS LÍNEAS DE TRABAJO**



## I.- INTRODUCCIÓN

El estudio que se está llevando a cabo sobre la distribución del Bastón Roto, se pretende continuar con nuevas líneas de trabajo (algunas de ellas ya han comenzado), que esperamos aporten nuevas perspectivas a la cuestión.

## II.- BONDAD DE AJUSTE PARA EL MODELO DEL BASTÓN ROTO

En línea con los resultados obtenidos para distintos índices de diversidad y que han sido representados en el Capítulo II de este trabajo, se pretende ampliar los estudios al caso del Estadístico  $Q$  y del Estadístico  $Q$  Modificado.

En principio pensamos que el comportamiento será semejante, en consonancia con los ya obtenidos, y que el valor de estos estadísticos aumente al aumentar el número de especies en el modelo del Bastón Roto.

De esta forma, podemos realizar las siguientes conjeturas que serán válidas como hipótesis de trabajo:

### Conjetura 1

Sean  $S_1, S_2$  con  $S_1 > S_2$ . Entonces:  $Q(S_1) > Q(S_2)$

### Conjetura 2

Sean  $S_1, S_2$  con  $S_1 > S_2$ . Entonces:  $Q'(S_1) > Q'(S_2)$

## III.-COMPORTAMIENTO DE LOS ÍNDICES DE ASOCIACIÓN EN EL MODELO DEL BASTÓN ROTO

En ecología las muestras tomadas se asocian mediante algún índice de diversidad o distancia. Recientemente se ha planteado que la elección de este índice se haga teniendo en cuenta el efecto de la mayor o menor diversidad de las muestras en la asociación (Winzer, 1999).

Los resultados conocidos hasta el momento sobre esta relación, hacen referencia a los siguientes índices:

### a) Índice de Morosita

Morosita (1959) define un índice de asociación basado explícitamente en el índice cuadrático de Simpson. Denotaremos el índice de Morosita como  $A_1$ ,

haciendo referencia a la agrupación de índices realizada por Comina y Winzer (1998).

$$A_1 = \frac{2 \sum_{i=1}^s p_i q_i}{\sum_{i=1}^s p_i^2 + \sum_{i=1}^s q_i^2}$$

**b) Índice de Matusita**

Se define como  $S_0$  ya que corresponde a la primera familia de índices de asociación propuesta por Comina y Winzer (1998).

$$S_0 = \sum_{i=1}^s \sqrt{p_i q_i}$$

**c) índice de Czekanowski**

Definido como  $S_\infty$  en la línea anterior.

$$S_\infty = \sum_{i=1}^s \min\{p_i; q_i\}$$

Los resultados obtenidos hasta ahora son (Winzer, 1999):

- 1.- El índice de Morosita disminuye la asociación cuando aumenta la diversidad.
- 2.- El índice de Matusita aumenta fuertemente la asociación con la diversidad, hasta que alcanza un máximo en el punto donde la componente más fuerte vale 1/2 y luego decrece (aún cuando la diversidad puede seguir aumentando).
- 3.- El índice de Czekanowski se mantiene constante.

Nosotros nos planteamos ahora qué ocurre cuando las distribuciones muestrales se corresponden con el modelo del Bastón Roto, una vez que ya hemos analizado el comportamiento de la diversidad en el modelo.

**IV.-DIVERSIDAD EN UNA VARIABLE ALEATORIA CONTINUA**

Una nueva línea de investigación en diversidad consiste en plantear la situación en el caso continuo.



**Definición**

Sea  $X = (X_1, X_2, \dots, X_n)$  una variable aleatoria n-dimensional continua con función de densidad  $f(x)$ , se denomina entropía de  $X$  a la expresión:

$$h(X) = - \int_{\mathbb{R}^n} f(x) \log f(x) dx$$

supuesto que la integral existe.

**Definición** (Pardo, 1997)

Se define el NAT, unidad de entropía en el caso continuo, como la entropía correspondiente a una variable aleatoria con distribución uniforme en el intervalo  $(0, e)$ .

$$h(U(0, e)) = - \int_0^e \frac{1}{e} \ln \frac{1}{e} dx = 1 \text{ NAT}$$

Pardo (1997) incorpora dos observaciones a la entropía en el caso continuo.

**Observación 1**

La entropía en el caso continuo no es una función no negativa.

**Demostración**

Sea  $X$  una variable aleatoria con distribución exponencial de parámetro  $\lambda$ , entonces se tiene:

$$h(X) = - \int_0^\infty \lambda e^{-\lambda x} \ln(\lambda e^{-\lambda x}) dx = 1 - \ln \lambda$$

En el caso en que  $\lambda \in (0, e)$ , la entropía es positiva, y si  $\lambda \in (e, \infty)$ , la entropía es negativa.

Esta observación es muy importante, ya que la definición del índice de diversidad de Shannon en el caso continuo, puede dar lugar a un valor negativo de diversidad.

**Observación 2**

La entropía en el caso continuo no es el límite de entropías en el caso discreto.

**Demostración**

Sea  $\{X_n\}_{n \in \mathbb{N}}$  una sucesión de variables aleatorias discretas tales que:

$$P\left(X_s = \frac{j}{S}\right) = \frac{1}{S} \quad \text{con } j = 1, \dots, S.$$

Entonces:

$$H(X_S) = -\sum_{j=1}^S \frac{1}{S} \log \frac{1}{S} = \log S$$

y  $\log S \rightarrow \infty$  cuando  $S \rightarrow \infty$ .

Por otro lado:

$$\varphi_{X_S}(t) = \sum_{j=1}^S \frac{1}{S} \exp\left\{it \frac{j}{S}\right\} = \frac{1}{S} \left( \frac{\exp\left(it \frac{1}{S}\right) \exp(it) - \exp\left(it \frac{1}{S}\right)}{\exp\left(it \frac{1}{S}\right) - 1} \right)$$

que cuando  $S \rightarrow \infty$ , tiende a  $\frac{\exp(it) - 1}{it - 1}$  que es la función característica de la distribución uniforme en el intervalo (0,1). Así:

$$h\left(\lim_{S \rightarrow \infty} X_S\right) = h(U(0,1)) = 0 \neq \lim_{S \rightarrow \infty} H(X_S)$$

Lazo y Rathie (1978) presentan una tabla en la que recogen el valor de la entropía en algunas distribuciones continuas.

## V.- DIVERGENCIA EN EL MODELO DEL BASTÓN ROTO

Nos planteamos obtener las expresiones para cada una de las definiciones de divergencias que se muestran a continuación y del resultado 21 en el caso del modelo del Bastón Roto.

Pardo (1997) resume que la idea que subyace en una medida de divergencia es la de cuantificar la cantidad de información proporcionada por los datos para discriminar a favor de una distribución y en contra de otra, o lo que es lo mismo, medir el grado de discrepancia entre dos poblaciones caracterizadas por sus correspondientes distribuciones de probabilidad.

Se define la divergencia de Kullback (Kullback y Leibler, 1951) como:

### Definición

Dadas dos medidas de probabilidad  $P$  y  $Q$  sobre el espacio medible  $(\mathcal{X}, \beta_x)$ , la divergencia de Kullback  $D(P, Q)$ , de  $P$  respecto de  $Q$  se define mediante la expresión:

$$D(P, Q) = \begin{cases} \int_x \log \frac{dP}{dQ}(x) dP(x) & \text{si } P < Q \\ \infty & \text{si } P > Q \end{cases}$$

En el caso de variables aleatorias discretas se tiene que:

$$D(P, Q) = -H(P) - \sum_{i=1}^S p_i \log q_i$$

Así se tiene que la divergencia será mínima cuando las poblaciones son idénticas.

Incorporamos en este trabajo la siguiente demostración que hemos desarrollado expresamente:

### **Resultado 21**

Sean  $P$  y  $Q$  dos poblaciones discretas de probabilidad, entonces se verifica que:

$$D(P, Q) \geq 0$$

### **Demostración**

Por el Lema de Gibbs se verifica que dados dos sistemas de números no negativos  $\{p_1, \dots, p_S\}$  y  $\{q_1, \dots, q_S\}$  tales que  $\sum_{i=1}^S p_i = \sum_{i=1}^S q_i (=1)$ , se verifica que:

$$-\sum_{i=1}^S p_i \log p_i \leq -\sum_{i=1}^S p_i \log q_i$$

De donde:

$$-H(P) = \sum_{i=1}^S p_i \log p_i \geq \sum_{i=1}^S p_i \log q_i \Rightarrow -H(P) - \sum_{i=1}^S p_i \log q_i = D(P, Q) \geq 0$$

### **Definición**

Se define  $J$ - Divergencia,  $J(P, Q)$  como:

$$J(P, Q) = D(P, Q) + D(Q, P)$$

### **Definición**

Sean  $P$  y  $\{P_n\}_{n \in N}$ . Se dice que la sucesión  $\{P_n\}_{n \in N}$  converge a  $P$  según la divergencia de Kullback si  $\lim_{n \rightarrow \infty} D(P_n, P) = 0$ .

## **Medidas generalizadas de divergencia**

### **1.-Divergencias de orden $r$**

Rényi (1961) realiza la siguiente generalización paramétrica:

$$D_r^1(P, Q) = \frac{1}{r(r-1)} \log \left\{ \sum_{i=1}^n p_i^r q_i^{1-r} \right\} \quad r \neq 1; r \neq 0$$

**2.-Divergencias de orden  $r$  y grado  $s$**

Propuesta por Shannon y Mittal (1975)

$$D_r^s(P, Q) = \frac{1}{(s-1)} \left\{ \left[ \sum_{i=1}^n p_i^r q_i^{1-r} \right]^{\frac{s-1}{r-1}} - 1 \right\} \quad r \neq 1; s \neq 1$$

Que, para el caso en que  $r=1$ , queda definida:

$$D_1^s(P, Q) = \frac{1}{(s-1)} \exp \left\{ \left[ (s-1) \sum_{i=1}^n p_i \log \frac{p_i}{q_i} \right] - 1 \right\} \quad ; s \neq 1$$

Al respecto, será de utilidad presentar el siguiente lema:

**Lema**

Sean  $p_i$  y  $q_i$  ( $i= 1, \dots, S$ ) números no negativos. Entonces:

$$\sum_{i=1}^s p_i \log \frac{p_i}{q_i} \geq \left( \sum_{i=1}^s p_i \right) \log \frac{\sum_{i=1}^s p_i}{\sum_{i=1}^s q_i}$$

verificándose la igualdad si y sólo si:

$$\frac{a_1}{b_1} = \frac{a_2}{b_2} = \dots = \frac{a_s}{b_s}$$

Pardo (1997) recoge las siguientes propiedades:

- a)  $\lim_{s \rightarrow 1} D_r^s(P, Q) = r D_r^1(P, Q)$
- b)  $\lim_{r \rightarrow 1} D_r^s(P, Q) = D_1^s(P, Q)$
- c)  $\lim_{\substack{r \rightarrow 1 \\ s \rightarrow 1}} D_r^s(P, Q) = \lim_{s \rightarrow 1} D_s^s(P, Q) = \lim_{s \rightarrow 1} D_1^s(P, Q) = D(P, Q)$

**3.-  $\varphi$ - divergencias**

La familia de  $\varphi$ - divergencias definida por Csiszar (1963) y Ali y Silvey (1966) como:

$$D_{\varphi}(P, Q) = \sum_{i=1}^n q_i \varphi\left(\frac{p_i}{q_i}\right)$$

para cualquier función convexa  $\varphi: [0, \infty) \rightarrow \mathfrak{R}^+ \cup \{\infty\}$  donde  $O_{\varphi}\left(\frac{0}{0}\right) = 0$  y

$$O_{\varphi}\left(\frac{P}{0}\right) = P \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{\varphi(n)}{n}$$

## VI.-FUNCIÓN CARACTERÍSTICA DEL MODELO DE PIELOU

Nos proponemos obtener la expresión de la función característica para el modelo de Pielou de forma similar a como hemos obtenido la función característica para el modelo del Bastón Roto.

La función característica nos parece de gran interés debido a que identifica de modo único una variable aleatoria.

Estudiaremos una posible relación entre las funciones características de ambos modelos para un mismo número de especies debido a la relación entre sus funciones de probabilidad.

## VII.-FUNCIÓN GENERATRIZ DE MOMENTOS DEL MODELO DE PIELOU

Nos proponemos obtener la expresión de la función generatriz de momentos para el modelo de Pielou de forma similar a como hemos obtenido la función generatriz de momentos para el modelo del Bastón Roto.

La función generatriz de momentos nos parece de gran interés debido a que si ésta existe, entonces es única y determina por completo a la distribución de probabilidad de una variable aleatoria.

Estudiaremos una posible relación entre las funciones generatrices de momentos de ambos modelos para un mismo número de especies debido a la relación entre sus funciones de probabilidad.



## **CONCLUSIONES.**





El objetivo fundamental de esta tesis era profundizar en el estudio de la distribución del Bastón Roto. Nos pareció interesante estudiar también el modelo de Pielou ya que en este modelo las especies serán ordenadas en orden descendente de abundancia, es decir, este modelo se describe de forma contraria que el modelo del Bastón Roto.

Debido a la relación existente entre ambas distribuciones suponíamos que íbamos a obtener resultados análogos para ambas.

Se aspiraba a demostrar que el valor de los índices de diversidad (Shannon, exponencial de Shannon, Margalef, Estadístico  $Q$ , Estadístico  $Q$  modificado, ...) aumenta al aumentar el número de especies en el modelo del Bastón Roto, en línea con los resultados obtenidos por Almorza y Peinado (2001,a; 2001,b) que se refieren a los índices recíproco de Simpson y cuadrático de Simpson.

Se pretendían obtener resultados sobre medidas del análisis exploratorio de datos para el modelo del Bastón Roto.

Así mismo, realizar el mismo planteamiento sobre la distribución de Pielou y analizar los resultados obtenidos en el modelo del Bastón Roto para la distribución de Pielou.

Utilizar estos resultados para la elaboración de un test de bondad de ajuste a la distribución del Bastón Roto. Así como comprobar algunos de los resultados teóricos utilizando distintos ejemplos y el software Species Diversity and Richness versión 4.0, bien para simulación de datos, bien para la obtención de salidas.

Así pues, las aportaciones principales de este trabajo son:

\* Se define al modelo del Bastón Roto como una distribución de probabilidad con  $S$  como único parámetro y se comparan las funciones de distribución para dos poblaciones en el modelo

\* Se obtiene la expresión de la función característica y de la función generatriz de momentos del modelo del Bastón Roto.

\* Se presentan resultados sobre medidas del análisis exploratorio de datos en el modelo del Bastón Roto.

\* Se contrastan los métodos tradicionales para comparar las frecuencias observadas y esperadas en las clases de abundancia con un estudio realizado sobre la diversidad calculada según las medidas de diversidad, demostrando que ésta depende sólo del número de especies.

\* Se presenta un resultado donde se extiende, para el índice de Shannon, la conclusión obtenidos por Almorza y Peinado (2001,a; 2001,b) que se refieren a los índices recíproco de Simpson y cuadrático de Simpson.

De esta manera, se completan los principales índices de diversidad.

\* Obtenemos resultados en el mismo sentido para el índice exponencial de Shannon y el índice de Margalef.

\* Se incluye también una acotación para el valor del estadístico  $Q$  y para el estadístico  $Q$  modificado en el modelo del Bastón Roto.

\* Los resultados obtenidos para el modelo del Bastón Roto se analizan para la distribución de Pielou. Se define el modelo de Pielou como una distribución de probabilidad, se obtiene la función de distribución del modelo de Pielou y se comparan las funciones de distribución para dos poblaciones en el modelo. Se presentan resultados sobre medidas del análisis exploratorio de datos en el modelo de Pielou. Se presentan resultados en donde se usan el índice de diversidad recíproco y directo de Simpson aplicados en estudios con dos poblaciones. Se incluye el resultado donde se usa el índice de Shannon aplicado en estudios con dos poblaciones. En el mismo sentido se obtienen resultados para el índice exponencial de Shannon y el índice de Margalef.

\* Comprobamos algunos de los resultados teóricos obtenidos para el modelo del Bastón Roto con respecto a las medidas de diversidad. En relación con la riqueza de especies, obtenemos el valor del sesgo y la exactitud de cada uno de los estimadores en cada una de las poblaciones justificando así cuales de los estimadores son eficaces en estos términos.

\* Ponemos de manifiesto que nuestros resultados son útiles para las pruebas de bondad de ajuste del modelo del Bastón Roto en estudios ecológicos, ya que estos resultados son ventajosos para detectar las desviaciones del modelo que no pueden ser detectadas por los test de bondad de ajustes tradicionales

\* Según el contraste  $\chi^2$  ambas colecciones de datos que hemos utilizado ofrecen buenos ajustes al modelo del Bastón Roto y, sin embargo, demostramos según los resultados obtenidos para los índices de Shannon, recíproco de Simpson y estadístico  $Q$  que hay un fallo de ajuste a la distribución del Bastón Roto.

Finalmente, las líneas futuras de investigación creemos que aportarán nuevas perspectivas a la cuestión.

**PUBLICACIONES.**



- Algunos de los resultados obtenidos en el presente trabajo han sido publicados en **revistas científicas** de reconocido prestigio en los siguientes artículos:

- ✦ Almorza, D. y **García Nieto, M. H.** (2005). Several results of Simpson diversity indices and exploratory data analysis in the Pielou model. *Transactions on Ecology and the Environment*, pp. 145-154.
- ✦ Almorza, D. y **García Nieto, M. H.** (2008). Results of exploratory data analysis in the Broken Stick model. *Journal of Applied Statistics*. 35:9, 979-983.

- Asimismo, algunos de los resultados obtenidos han sido presentados en distintos **Congresos** internacionales:

- ✦ Almorza, D. y **García Nieto, M. H.** (2003). Goodness of fit test of the Broken Stick model from diversity index. *The ISI International Conference on Environmental Statistics and Health*. Santiago de Compostela.
- ✦ Almorza, D. y **García Nieto, M. H.** (2003). Poster Recopilación: Sobre la distribución del Bastón Roto. *EMA'03 Conferencia Internacional de Estadística aplicada al Medio Ambiente*. Salamanca.
- ✦ Almorza, D., **García Nieto, M. H.** y Suárez, A. (2003). The Broken Stick distribution as a probability distribution. *XIth Annual Portuguese Statistical Society Congress*. Faro, Portugal.
- ✦ Almorza, D. y **García Nieto, M. H.** (2007). El estadístico  $Q$  en el modelo del Bastón Roto. *XI Conferencia Española de Biometría y I Encuentro Iberoamericano de Biometría*. Salamanca.
- ✦ Almorza, D. y **García Nieto, M. H.** (2007). Análisis exploratorio de datos en el modelo del Bastón Roto. *XI Conferencia Española de Biometría y I Encuentro Iberoamericano de Biometría*. Salamanca.



**REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.**





## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- [1] Abad, M., Huete, M.D. y Vargas, M. (2001). *Estadística para las ciencias sociales y laborales*. Ed. José Carlos Urbano Delgado. Granada.
- [2] Ali, M.S. y Silvey, S.D. (1966). A general class of coefficients of divergence of one distribution from another. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B* **28**, pp.131-142.
- [3] Almorza, D., Centeno, N., Arnillas, C.A. y Suarez, A. (2000). Inconsistency of Diversity Orderings: A Real Example. Ties / Spruce 2000 Conference.
- [4] Almorza, D., y García Nieto, M.H. (2005). Several results of Simpson diversity indices and exploratory data analysis in the Pielou model. *Transactions on Ecology and the Environment*, vol **81**: 145-154.
- [5] Almorza, D. y García Nieto, M.H. (2008). Results of exploratory data analysis in the Broken Stick model. *Journal of Applied Statistics*. **35**:9, 979- 983.
- [6] Almorza, D., Hoz, M., Carletto, M.J. y Valero, C. (2001). Algunas propiedades de la diversidad: aplicación al estudio de la diversidad de gaviotas en Andalucía. *Conferencia Ibérica sobre Protecção Ambiental*. Libro de actas pp. 134-135.
- [7] Almorza, D. y Peinado, A. (2001 a). Análisis de diversidad a partir del modelo del bastón roto. *Información Tecnológica-Vol.12* Número 5: 145-147.
- [8] Almorza, D., Peinado, A., Valero, C., Boggio, R., Rodríguez, A. (2001 b). Índices de diversidad de Simpson en el modelo del bastón roto: *Jorma VI* : 7-8.
- [9] Almorza, D., Ramos, H.M., García, V. y Peinado, A. (1996). Análisis de la desigualdad en el modelo del bastón roto. *Jorma IV*: 77-85.
- [10] Almorza, D., Valero, C. y Fernández, F. (2003). *Sobre la elección de un índice de diversidad. En estudios sobre contaminación ambiental na península Ibérica*. Ed. Piaget, pp. 245-250.
- [11] Baczkowski, A.J. (1997). Sugihara's sequential model for species abundances. Department of Statistics, University of Leeds. Internal Report STAT 97/04.
- [12] Baczkowski, A.J., Joanes, D.N. y Shamia, G.M. (1997). Properties of a Generalized Diversity Index. *Journal of Theoretical Biology* **188**. pp. 207-213.
- [13] Baczkowski, A.J., Joanes, D.N. y Shamia, G.M. (1998). Range of validity of  $\alpha$  and  $\beta$  for a generalized diversity index  $H(\alpha, \beta)$  due to Good. *Mathematical Biosciences* **148**. pp. 115-128.

- [14] Baczkowski, A.J. (2000). The Broken-Stick model for species abundances: An initial investigation. Department of Statistics, University of Leeds. Internal Report STAT 00/10.
- [15] Baev, P.V. y Penev, L.D. (1995). BIODIV: *program for calculating biological diversity parameters, similarity, niche overlap, and cluster análisis*. Version 5.1. Pensoft, Sofia-Moscow, 57 pp.
- [16] Batten, L.A. (1976). Bird communities of some Killarney woodlands. *Proceedings, Royal Irish Academy, Series B* **76**: 285–313.
- [17] Beisel, J.-N. y Moreteau, J.-C. (1997). A simple formula for calculating the lower limit of Shannon's diversity index. *Ecological Modelling* **99**, 289-292.
- [18] Berger, W.H. y Parker, F.L. (1970). Diversity of planktonic Foraminifera in deep sea sediments. *Science*: 1345-7.
- [19] Bowman, K.O., Hutcheson, K., Odum, E.P. y Senton, L.R. (1971). Comment on the distribution of indices of diversity. In *Statistical Ecology*, Vol. 3 (eds G.P. Patil, E.C. Pielou y W.E. Waters), Pensilvania State University Press, University Park, PA, pp. 315-66.
- [20] Brose, U. (2002). Estimating species richness of pitfall catches by non-parametric estimators. *Pedobiologia* **46**: 101-107.
- [21] Brose, U., Martinez, N.D. y Williams, R.V. (2003). Estimating species richness: sensitivity to sample coverage and insensitivity to spatial patterns. *Ecology* **84**: 2364-2377.
- [22] Bulmer, M.G. (1974). On fitting the Poisson lognormal distribution to species-abundance data. *Biometrics* **30**, 101-110.
- [23] Burnham, K. P. y Overton, W. S. (1978). Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. *Biometrika* **65**, 625-633.
- [24] Burnham, K. P. y Overton W. S. (1979). Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology* **60**, 927-936.
- [25] Büssenschütt, M. y Pahl-Wostl, C. (1999). Diversity patterns in climax communities. *Oikos*, vol. **87** nr.3: 531-540.
- [26] Buzas, M.A. y Gibson, T.G. (1969). Species diversity: benthonic foraminifera in Western North Atlantic. *Science* **163**, 72-75.
- [27] Buzas, M.A. y Hayek, L.-A.C. (1996). Biodiversity resolutions: an integrated approach. *Biodiversity Letters* **3**, 40-43.
- [28] Buzas, M.A. y Hayek, L.-A.C. (1998). SHE análisis for biofacies identification. *The Journal of Foraminiferal Research* **28**, 233-239.

- [29] Camargo, J.A. (1993). Must dominante increase with the number of subordinate species in competitive interactions?. *Journal of Theoretical Biology* **161**, 537-542.
- [30] Casado, C., Benezra, M., Colmenares, O. y Martínez, N. (2001). Evaluación del bosque deciduo como recurso alimenticio para bovinos en los llanos centrales de Venezuela. *Zootecnia Tropical* **19**(2): 139-150.
- [31] Caswell, H. (1976). Community structure: a neutral model analysis. *Ecological Monographs* **46**, 327-354.
- [32] Centeno, N., Almorza, D., Arnillas, C.A. (2004). A study of Diversity on Calliphoridae (insecta: Diptera) in Hudson, Argentina. *Neotropical Entomology* **33** (3):387-390.
- [33] Chao, A. (1984). Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* **11**: 265-270.
- [34] Chao, A. (1987). Estimating the population size for capture-recapture data with unequal matchability. *Biometrics* **43**, 783-791.
- [35] Chao, A., Hwang, W.-H., Chen, Y.-C. y Kuo, C.Y. (2000). Estimating the number of shared species in two communities. *Statistica Sinica* **10**, 227-246.
- [36] Chao, A. y Lee, S-M. (1992). Estimating the number of classes via sample coverage. *Journal of the American Statistical Association* **87**: 210-217.
- [37] Chao, A., Ma, M.-C. y Yang, M.C.K. (1993). Stopping rules and estimation for recapture debugging and unequal failure rates. *Biometrika* **80**, 193-201.
- [38] Chazdon, R.L., Colwell, R.K., Denslow, J.S. y Guariguata, M.R. (1998). Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of Northeastern Costa Rica. *Forest biodiversity research, monitoring and modeling: conceptual background and old world case studies* (ed. Dallmeier, F. y Comiskey, J.A.), pp. 285-309. Paris: Parthenon Publishing.
- [39] Chiarucci, A., Enright, N.J., Perry, G.L., Miller, B.P. y Lamont, B.B. (2003). Performance of nonparametric species richness estimators in a high diversity plant community. *Diversity and Distributions* **9**: 283-295.
- [40] Clark, A.G. (1999). The size distribution of homozygous segments in the human genome. *American Journal of Human Genetics*: **65**, 1489-1492.
- [41] Clarke, K. R. (1990). Comparisons of dominance curves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **138**, 143-157.
- [42] Clarke, K. R. y Warwick, R. M. (2001 a). *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, 2<sup>nd</sup> edn. Plymouth Marine Laboratory, UK:PRIMER-E Ltd.

- [43] Cody, M.L. (1975). Towards a theory of continental species diversity: bird distribution Mediterranean habitat gradients. *Ecology and Evolution of Communities*, Eds. M. L. Cody, and J. M. Diamond, 214-57. Belknap. Cambridge, Mass.
- [44] Cody, M.L. (1993). Bird diversity components within and between habitats in Australia. *In: species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*, R.E. Rickley y D. Schluter (Eds.). The University of Chicago Press, Chicago, pp 147-169.
- [45] Cohen, J.E. (1968). Alternative derivations of a species abundance relation. *The American Naturalist* **102**, 165-72.
- [46] Colwell, R.K. y Coddington, J.A. (1994). Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, **345**: 101-118.
- [47] Colwell, R.K. (1997). *EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 5. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut, U.S.A.
- [48] Colwell, R.K. (2000). RangeModel A Monte Carlo simulation tool for assessing geometric constraints on species richness. Version 3 and User's Guide.
- [49] Colwell, R.K. (2000). *EstimateS-statistical estimation of species richness and shared species from samples version 6*. User's guide and application published at <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>.
- [50] Colwell, R.K. (2004). EstimateS. Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Version 7. User's Guide and application at <http://viceroy.eed.uconn.edu/estimates>.
- [51] Comina, R. y Winzer, N. (1998). Una familia de distancias para datos composicionales y su relación con medidas de dominancia y diversidad. Resúmenes del VII Caplem pp. 109.
- [52] Csiszár, I. (1963). Eine Informationstheoretische Ungleichung und ihre Anwendung auf den Beweis der Ergodizität von Markffschen Ketten. *Publications of the Mathematical Institute of Hungarian Academy of Sciences, Ser. A*, **8**, 85-108.
- [53] De Benedictis, P.A. (1973). On the correlations between certain diversity indices. *The American Naturalist*. Vol **107**, nº 54, 295-302.
- [54] Delport, W., Cunningham, M., Olivier, B., Preisig, O. y van der Merwe, S.W. (2006). A population genetics pedigree perspective on the transmission of *Helicobacter pylori*. *Genetics*. **174**, pp. 2107-2118.
- [55] Dickman, M. (1968). Some indices of diversity. *Ecology* **49**: 1191-1193.
- [56] Drozd, P. y Novotry, V. (1999). PowerNiche: Niche division models for community analysis. Version 1.

- [57] Engen, S. (1977). Comments on two different approaches to the analysis of species frequency data. *Biometrics*: **33**, pp 205-213.
- [58] Escalante, T (2003). ¿Cuántas especies hay?. Los estimadores no paramétricos de Chao. *Elementos* **52**, 53-56.
- [59] Euler, L. (1734). De progressionibus harmonicis observationes. Commentarii academiae scientiarum Petropolitanae 7, pp. 150-161. Reprinted in Opera Omnia: Series 1, Volume 14, pp. 87 - 100
- [60] Findley, J.S. (1973). Phenetic packing as a measure of faunal diversity. *The American Naturalist* **107**, pp. 580-584.
- [61] Fisher, R.A., Corbet, A.S. y Williams, C.B. (1943). The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *The Journal of animal ecology* **12**, 42-58.
- [62] Fritsch, K.S., Shu, J.C. (1999). Multiple comparison of entropies with application to dinosaur biodiversity. *Biometrics* **55**, pp. 1300-1305.
- [63] Gaston, K.J. (1994). *Rarity*. London: Chapman & Hall.
- [64] Gil, P. (1975). Medidas de incertidumbre e información en problemas de decisión estadística. *Revista de la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Madrid*, LXIX, pp.549-610.
- [65] Gil, P., Pardo, L. y Gil, M. A. (1993). *Matemáticas de la incertidumbre y de la información y sus aplicaciones estadísticas*. Publicaciones de la Universidad de Oviedo.
- [66] Gleason, H. A. (1922). On the relation between species and area. *Ecology* **3**, pp. 156-162.
- [67] Goldman, N. y Lambshead, P.J.D. (1989). Optimization of the Ewens/Caswell neutral model for community diversity analysis. *Marine Ecology Progress Series* **50**, 255-261.
- [68] Good, I.J. (1953). The population frequencies of species and the estimation of populations parameters. *Biometrika* **40**, pp. 237-264.
- [69] Gotelli, N.J. y Colwell, R.K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* **4**, 379-391.
- [70] Gotelli, N.J. y Colwell, R.K. (2011). Estimating species richness. pp. 39-54 in: *Biological Diversity: Frontiers In Measurement And Assessment*. A.E. Magurran and B.J. McGill (eds.). Oxford University Press, Oxford. 345 pp.
- [71] Gotelli, N. J. y Ellison, A. M. (2012). *A Primer of Ecological Statistics*. Second Edition. Sinauer.
- [72] Gotelli, N.J. y Graves, G.R. (1996). *Null models in ecology*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

- [73] Gotelli, N.J. y McGill, B.J. (2006). Null versus neutral models: what's the difference?. *Ecography* **29**: 793-800.
- [74] Gray, J. S. (1988). Species abundance patterns. *In Organisation of Communities: Past and Present* (eds), Blackwell, Oxford.
- [75] Gray, J.S. (2002). Species richness of marine soft sediments. *Marine Ecology Progress Series*. Vol. **244**: 285–297.
- [76] Grigg, A.M., Pate, J.S. y Unkovich, M.J. (2000). Responses of native woody taxa in *Branksia* woodland to incursion of groundwater and nutrients from bordering agricultural land, *Australian Journal of Botany* **48**, 777-792.
- [77] Halffter, G. y Ezcurra, E. (1992). ¿Qué es la Biodiversidad?. En: *La diversidad Biológica de Iberoamérica*, pp. 3-24. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*. Volumen especial de 1992. G. Halffter compilador. CYTED-D, Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo. México D.F. 389 pp.
- [78] Halffter, G., Moreno, C.E. y Pineda, E.O. (2001). *Manual para la Evaluación de la Biodiversidad en Reservas de la Biosfera*. M&T- Manuales y Tesis SEA, vol. 2. Zaragoza, 80 pp.
- [79] Harris, K., Subudhi, P.K., Borrell, A., Jordan, D., Rosenow, D., Nguyen, H., Klein, P., Klein, R. y Mullet, J. (2007). Sorghum stay-green QTL individually reduce post-flowering drought-induced leaf senescence. *Journal of Experimental Botany* **58**(2), pp. 327–228.
- [80] Hayek, L.-A.C. y Buzas, M.A. (1996). Biodiversity resolution: an integrated approach. *Biodiversity Letters*, 40-43.
- [81] Hayek, L.-A.C. y Buzas, M.A. (1997). *Surveying natural populations*. New York: Columbia University Press.
- [82] Heip, C. (1974). A new index measuring evenness. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **54**, 555-557.
- [83] Heltshe, J. y Forrester, N.E. (1983). Estimating species richness using the jackknife procedure. *Biometrics* **39**, 1-11.
- [84] Hill, M.O. (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* **54**, 427-432.
- [85] Hubbell; S.P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- [86] Hughes, R.G. (1984). A model of the structure and dynamics of benthic marine invertebrate communities. *Marine Ecology Progress Series* **15**, 1-11.
- [87] Hughes, R.G. (1986). Theories and models of species abundance, *American Naturalist*: **128**, 879-899.

- [88] Hurlbert, S.H. (1971). The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* **52** pp. 577-586.
- [89] Hutcheson, K. (1970). A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology* **29**, 151-4.
- [90] Izsák, J. y Papp, L. (2000). A link between ecological diversity indices and measures of diversity. *Ecological Modelling* **130**, 151-156.
- [91] Jandel, C. (1995). *SigmaStat V2.0*. Jandel Corporation. U.S.A.
- [92] Karlin, S. y Taylor, H.M. (1975). *A first course in stochastic processes*. 2<sup>nd</sup> ed. Academic Press, New York.
- [93] Kempton, R.A. (1979). The structure of species abundance and measurement of diversity. *Biometrics* **35**, pp. 307-321.
- [94] Kempton, R.A. y Taylor, L.R. (1974). Log-series and log-normal parameters as diversity determinants for the Lepidoptera. *The Journal of Animal Ecology* **43**, 381-399.
- [95] Kempton, R.A. y Taylor, L.R. (1976). Models and statistics for species diversity. *Nature* **262**, 818-20.
- [96] Kempton, R.A. y Taylor, L.R. (1978). The  $Q$ -statistics and the diversity of floras. *Nature* **275**, 252-3.
- [97] Kempton, R.A. y Wedderburn, R.W.M. (1978). A comparison of three measures of species diversity. *Biometrics* **34**, 25-37.
- [98] King, C.E. (1964). Relative abundance of species and MacArthur's model. *Ecology* **45**, 716-727.
- [99] Kraker-Castañada, C. y Cóbar-Carranza, A.J. (2011). Uso de rarefacción para la comparación de la riqueza de especies: el caso de las aves de sotobosque en la zona de influencia del Parque Nacional Laguna Lachuá, Guatemala. *Naturaleza y Desarrollo* **9** (1): 60-70.
- [100] Krebs, C.J. (1989). *Ecological Methodology*. Harper Collins Publ. 654 pp.
- [101] Krebs, C.J. (1999). *Ecological methodology*, 2<sup>nd</sup> edn. New York. Harper & Row.
- [102] Kullback, S. y Leibler, A. (1951). On information and sufficiency. *Annals of Mathematical Statistics* **22**, pp. 79-86.
- [103] Lamshead, J. y Platt, H.M. (1984). Structural patterns of marine benthics assemblages and their relationships with empirical statistical models, Proceedings of the 19<sup>th</sup> European Marine Biology Symposium, Plymouth: 371-380.

- [104] Lamshead, P.J.D. y Platt, H.M. (1988). Analysis disturbance with the Ewens/ Caswell neutral model: theoretical review and practical assessment. *Marine Ecology Progress Series* **43**, 31-41.
- [105] Lamont, B.B., Downes, S. y Fox, J.E.D. (1977). *Nature* **265**, pp. 438-441.
- [106] Lande, R. (1996). Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* **76**: 5-13.
- [107] Laxton, R.R. (1978). The measure of diversity. *Journal of Theoretical Biology* **70**, 51- 67.
- [108] Lazo, A.C.G.V. y Rathie, P.N. (1978). On the entropy of continuous distributions. *IEEE Transactions on Information theory*. IT-24(1), pp.120-121.
- [109] Lee, S.-M. y Chao, A. (1994). Estimating population size via simple coverage for closed capture-recapture models. *Biometrics* **50**, 88-97.
- [110] Lloyd, M. y Ghelardi, R.J. (1964). A table for calculating the “equitability” component of species diversity, *Journal Animal Ecology* **102**, 497-515.
- [111] Ludwig, J.A. y Reynolds, J.F. (1988). *Statistical Ecology. A primer on methods and computing*. John Wiley & Sons. New York. 337 pp.
- [112] Macario, P.A., García, E., Aguirre, J.R. y Hernández, E. (1995). Regeneración natural de especies arbóreas en una selva mediana subperennifolia perturbada por extracción forestal. *Acta Botánica Mexicana* **32**: 11-23.
- [113] MacArthur, R.H. (1957). On the relative abundance of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **43**, 293-295.
- [114] MacArthur, R.H. (1960). On the relative abundance of species. *The American Naturalist* **94**, 25-36.
- [115] MacArthur, R.H. (1965). Patterns of species diversity. *Biological Reviews* **40**, pp. 510-533.
- [116] MacArthur, R.H. y Wilson, E.O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 203 pp.
- [117] Magurran, A.E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey, 179 pp.
- [118] Magurran, A.E. (1989). *Diversidad ecológica y su medición*, 1ª edición. Ediciones Vedra, Barcelona- España.
- [119] Magurran, A.E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Wiley, 256 pp.
- [120] Magurran, A.E. (2013). *Measuring Biological Diversity*. John Wiley & Sons, 264 pp.



- [121] Magurran, A.E. y Phillip, D.A.T. (2001). Implications of species loss in freshwater fish assemblages. *Ecography* **24**, 645-650.
- [122] Margalef, R. (1957). La teoría de la información en ecología. Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona. **32**: 373-449.
- [123] Margalef, R. (1958). Information theory in ecology. *General Systematics* **3**: 36-71.
- [124] Margalef, R. (1972). Homage to Evelyn Hutchinson, or why is there an upper limit to diversity. *Transactions of the Illinois State Academy of Science* **44**, 211-35.
- [125] Margalef, R. (1977). *Ecología* (2ª edición). Ed. Omega S.A. Barcelona.
- [126] Matic, R., Stamenkovic, S., Vukicevic-Radic, O. y Jovanovic, T. (2006). The analysis of collembolan species' abundance distribution in beech and spruce forests habitats in Jastrebac mountain (Serbia). *Biotechnology and Biotechnological Equipment* **20** (1), pp. 61-68.
- [127] May, R.M. (1975). Patterns of species abundance and diversity. In *Ecology and Evolution of Communities* (eds M. L. Cody y J. M. Diamond), Harvard University Press, Cambridge, MA, pp.81-120.
- [128] May, R.M. (1975). Sucesional patterns and indices of diversity. *Nature*, vol **258**, pp. 285-286.
- [129] May, R.M. (1981). Patterns in multi-species communities. In *Theoretical Ecology: Principles and Applications* (ed. R. M. May), Blackwell, Oxford, pp. 197-227.
- [130] McIntosh, R.P. (1967). An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. *Ecology* **48**, pp. 392 - 404.
- [131] Menhinick, E. F. (1964). A comparison of some species-individuals diversity indices to samples of field insects. *Ecology* **45**, nº 4, pp. 859-861.
- [132] Molinari, J. (1989). A calibrated index for the measurement of evenness. *Oikos* **56**: 319-326.
- [133] Molinari, J. (1996). A critique of Bulla's paper on diversity indices. *Oikos* **76**: 577-582.
- [134] Moreno, C.E. (2000). *Diversidad de quirópteros en un paisaje del centro de Veracruz, México*. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Ver., México. 150 pp.
- [135] Moreno, C.E. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad*. M & T- Manuales y Tesis SEA, vol I. Zaragoza, 84 pp.
- [136] Morosita, M. (1959). Measuring of interspecific association and similarity between communities. Memories of the Faculty of Sciences, Kyushu Univ. Serie E 3; pp. 65-80.
- [137] Motomura, I. (1932). A statistical treatment of association (en japonés, citado en May, 1975). *Japanese Journal of Zoology* **44**, 379-83.

- [138] Mouillot, D. y Lepetre, A. (1999). A comparison of species diversity estimators. *Resarces on Population Ecology* **41**, 203-215.
- [139] Müeller-Dumbois, D. y Ellemberg, H. (1974). *Aims and methods on vegetation ecology*. Wiley, New York, EUA. 547p.
- [140] Nee, S., Harvey, P.H. y Cotgreave, P. (1992). Population persistence and the natural relationships between body size and abundance. En *Conservation of biodiversity for sustainable development* (ed. O.T. Sandlund, K. Hindar & A.H.D. Brown), pp. 350-364. Oslo: Scandanavian University Press.
- [141] Novotny, V. y Basset, Y. (2000). Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. *Oikos* **89**, 564-572.
- [142] Painer, R.T. (1963). Trophic relationships of S Sympatric predetory gastropods. *Ecology* vol. **44**, nº1 pp.63-73.
- [143] Palmer, M.W. (1990). The estimation of species ricness by extrapolation. *Ecology* **71**, 1195-1198.
- [144] Pardo, L. (1997). *Teoría de la información estadística*. Ed. Hespérides.
- [145] Patil, G.P.y Taillie, C. (1982). Diversity as a concept and its measurement. *Journal of the American Statistical Association*, Volume **77**, Number 379, 548-560.
- [146] Patten, B.C. (1962). Species diversity in net phytoplankton of Raritan Bay. *Journal of Marine Research* **20** : 57-75.
- [147] Peet, R.K. (1974). The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **5**, 285-307.
- [148] Peet, R.K. (1975). Relative Diversity Indices. *Ecology*, **56**: 496-498.
- [149] Pielou, E. C. (1966). Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological successions. *Journal of Theoretical Biology* **10**: 370-383.
- [150] Pielou, E.C. (1966). The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology* **13**, 131-144.
- [151] Pielou, E. C. (1969). *An Introduction to Mathematical Ecology*. Wiley, New York
- [152] Pielou, E. C. (1975). *Ecological Diversity*. John Wiley & Sons, Inc. New York,165 pp
- [153] Pielou, E. C. (1977). *Mathematical Ecology*. Wiley, New York.
- [154] Pielou, E. C. (1978). *Population and community ecology: principles and methods*. Gordon and Breach, New York.
- [155] Pisces Conservation Ltd. (2002). Software Species Diversity and Richness (versión 3).

- [156] Pisces Conservation Ltd. (2006). Software Species Diversity and Richness (versión 4).
- [157] Platt, H. M., Shaw, K.M. y Lamshead, P. J. D. (1984). Nematode species abundance patterns and their use in the detection of environmental perturbations. *Hydrobiologia* **118**, 59-66.
- [158] Platt, H. M. y Lamshead, P.J.D. (1985). Neutral model analysis of patterns of marine benthic species diversity. *Marine Ecology Progress Series* **24**, 75-81.
- [159] Poole, R.W. (1974). *An introduction to Quantitative Ecology*. McGraw-Hill Kogakusha, Tokyo.
- [160] Preston, F. W. (1948). The commonness, and rarity, of species. *Ecology* **29**: 254-283.
- [161] Preston, F. W. (1962). The canonical distribution of commonness and rarity: part I. *Ecology*, vol. **43**, nº 2: 185-215.
- [162] Pulliam, H.R., Odum, E.P. y Barrett, G.W. (1968). Equitability and resource limitation. *Ecology*, vol **49**, nº 4: 772-774.
- [163] Ramos, H.M., Almorza, D., García. V. Y Boggio, R. (1996). Una representación de la diversidad. *1ª Reunión Científica del grupo Argentino de Biometría*. Libro de resúmenes, p 48.
- [164] Renkonen, O. (1938). Statistisch-ökologische untersuchungen über die terrestrische käferwelt der finnischen bruchmoore. *Societas Zoologica-Botanica Fennica Vanamo* 1-227 6 (1).
- [165] Renyi, A. (1961). On measures of entropy and information. Proceedings of the fourth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability, 1. pp.547-561.
- [166] Ricklefs, R.E. y G.L. Miller 2000. *Ecology*. W.H. Freeman and Company, New York, N.Y.
- [167] Roth, S. y Wilson, J.G. (1998). Functional analysis by trophic guilds of macrobenthic community structure in Dublin bay, Ireland. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **222**, 195-217.
- [168] Routledge, R.D. (1977). On Whittaker's components of diversity. *Ecology* **58**, 1120-1127.
- [169] Ruiz-Maya, L., Martín, F.J. (1995). *Estadística II: Inferencia*. Editorial AC. Madrid.
- [170] Sager, P.E. y Hasler, A.D. (1969). Species diversity in lecustone phytoplankton I. The components of the index of diversity from Shannon's formule. *American Naturalist* **103**, pp.51-59.
- [171] Sanders, H.L. (1968). Marine benthic diversity: a comparative study. *American Naturalist* **102**, 243-282.

- [172] Schluter, D. y Ricklefs, R.E. (1993). Species diversity: an introduction to the problem. *In: species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*, R.E. Rickley y D. Schluter (Eds.). The University of Chicago Press, Chicago, pp 1-12.
- [173] Schneider, T.D. (2002). Information Theory Primer with an Appendix on Logarithms. <http://alum.mit.edu/www/toms/papers/primer/primer.pdf>.
- [174] Shannon, C.E. (1948). A mathematical Theory of Communication. *Bell System Technical Journal*, vol. 27, pp. 379-423.
- [175] Shannon, C.E. y Weaver, W. (1949). *The mathematical Theory of Communication*. Urbana IL. University of Illinois Press (Cfr. Spellerberg y Fedor, 2003).
- [176] Sharma, B.D. y Mittal, D.P. (1975). New non- additive measures of relative information. *Journal of Combinatory Information and Systems Science* **2**, pp. 122-133.
- [177] Sheldon, A.L. (1969). Equitability indices: dependence on the species count. *Ecology* **50**, 466-467.
- [178] Simberloff, D. S. (1972). Properties of the rarefaction diversity measurement. *American Naturalist* **106**, 414- 418.
- [179] Simpson, E. H. (1949). Measurement of diversity, *Nature* **163**, 688.
- [180] Smith, E.P. y van Belle, G. (1984). Nonparametric estimation of species richness. *Biometrics* **40**: 119-129.
- [181] Smith, B. y Wilson, J.B. (1996). A consumer's guide to evenness measures. *Oikos* **76**, 70-82.
- [182] Soberón, J. y Llorente, J. (1993). The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* **7** :480-488.
- [183] Sokal, R. R. y Rohlf, F. (1981). *Biometry*. Freeman, San Francisco.
- [184] Southwood, T. R. E. (1978). *Ecological Methods*. Chapman and Hall, London.
- [185] Spellerberg, I. F. y Fedor, P.J. (2003). A tribute to Claude Shannon (1916-2001) and a plea for more rigorous use of species richness, species diversity and the “Shannon-Wiener” index. *Global Ecology Biogeography* **12**, pp. 177-179.
- [186] Steel, J.B., Wilson, J.B., Anderson, B.J., Lodge, R.H.E. y Tangney, S. (2004). Are bryophyte communities different from higher-plant communities?. Abundance Relations. *Oikos* **104**, pp. 479–486.
- [187] Strong, W. L. (2002). Assessing species abundance unevenness within and between plant communities. *Community Ecology* **3** (2), 237-246.
- [188] Sugihara, G. (1980). Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. *The American Naturalist* **116**, 770-87.

- [189] Taylor, L. R. (1978). Bates, Williams, Hutchinson – a variety of diversities. In *Diversity of Insect Faunas: 9<sup>th</sup> Symposium of the Royal Entomological Society* (eds. L.A. Mound y N. Warloff), Blackwell, Oxford, pp 1-18.
- [190] Tokeshi, M. (1990). Niche apportionment or random assortment: species abundance patterns revisited. *The Journal of Animal Ecology* **59**, 1129-1146.
- [191] Tokeshi, M. (1993). Species abundance patterns and community structure. *Advances in Ecological Research* **24**, 112-186.
- [192] Tokeshi, M. (1996). Power fraction: a new explanation for species abundance patterns in species-rich assemblages. *Oikos* **75**, 543-550.
- [193] Tokeshi, M. (1999). *Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives*. Oxford, UK: Blackwell Science.
- [194] Tukey, J. (1977). *Exploratory Data Analysis*. Addison-Wesley.
- [195] Turner, F.B. (1961). The relative abundance of snake species. *Ecology* Vol **42**, nº 3: 600-602.
- [196] UNEP (1992). Convention on biological diversity. United Nations Environmental Program, Environmental Law and Institution Program Activity Centre. Nairobi.
- [197] Wallace, A.R. (1875). *Tropical nature and other essays*, London: MacMillan.
- [198] Warwick, R.M. (1986). A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Marine Biology* **92**, 557-562.
- [199] Webb, D.J. (1974). The statistics of relative abundance and diversity. *Journal Theoretical Biology* **43**, 277-92.
- [200] Whittaker, R.H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* **30**, 279-338.
- [201] Whittaker, R.H. (1965). Dominance and diversity in land plant communities. *Science* **147**, 250-260.
- [202] Whittaker, R.H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, **21** (2/3): 213-251.
- [203] Whitworth, W.A. (1934). *Choice and Chance*. Steichert.
- [204] Williams, C.B. (1944). Some applications of the logarithmic series and the index of diversity to ecological problems. *Journal of Ecology* **32**, pp. 1- 44.
- [205] Williams, C.B. (1964). *Patterns in the balance of nature*. Academic Press, New York. 324 pp.

- [206] Wilson, J.B. (1991). Methods for fitting dominance/diversity curves. *Journal of Vegetation Science* **2**, 35-46.
- [207] Wilson, M.V. y Shmida, A. (1984). Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology* **72**: 1055-1064.
- [208] Winzer, N. (1999). Comportamiento de índices de asociación según la diversidad de las muestras. *Jorma VII*, pp.67-73.
- [209] Zar, J.H. (1996). *Biostatistical análisis*. Tercera edición. Prentice Hall. New Jersey. 988 pp.