

SOBRE LA CUANTIFICACION DE LA DIVERSIDAD ECOLOGICA

Ernesto Bravo-Nuñez

Depto. de Hidrobiología, C.B.S., UAM-I, Apdo. Postal 55-535, México, D.F. 09340

RESUMEN

En la literatura ecológica aparecen dos significados del concepto de diversidad: 1) como riqueza de especies, y 2) el concepto dual que combina la riqueza de especies y la abundancia relativa de las mismas. Asociados a ellos existen los índices de riqueza de especies, los modelos de especies-abundancias y los índices basados en las abundancias relativas. Para cada tipo de medida se discuten sus ventajas, limitaciones, forma de interpretación y se puntualizan las referencias metodológicas más adecuadas para su correcta utilización.

ABSTRACT

The ecological diversity, have two meanings in the science of ecology: 1) species richness and 2) the double concept with species richness joined to relative abundance of species. Associated exist too many diversity measures such as, species richness indexes, abundance-species models and the relative abundance indexes. Each of them are analyzed about advantages, limitations, interpretation and is stressed the best methodological references for a proper utilization.

INTRODUCCION

Con la muerte de Robert MacArthur en noviembre de 1972 llegó a su fin una breve pero muy importante revolución en el desarrollo de la ecología. Cuando esta era comenzó en la década de 1950, la ecología era principalmente una ciencia descriptiva. Consistía de declaraciones cualitativas con poco valor predictivo y de hechos y cifras empíricas que frecuentemente parecían oponerse a las generalizaciones. Pero en las dos décadas involucradas, nuevos paradigmas transformaron grandes áreas de la ecología, convirtiéndola en una ciencia estructurada y predictiva que combina poderosas teorías cuantitativas con la identificación de amplios patrones presentes en la naturaleza (Cody y Diamond, 1975).

Uno de los aspectos de esa transformación de la ecología fue la búsqueda -aún vigente- de explicaciones globales acerca de los patrones y variaciones de las comunidades, en su composición, el total de especies, la abundancia y abundancias relativas de cada especie, pues es obvio que varían de manera espacio-temporal, entre comunidades y grupos de especies. Esto se resume en el estudio de la diversidad actual y de los factores evolutivos que la producen.

Según Magurran (1988), hay tres razones por las cuales los ecólogos se interesan en la diversidad ecológica y la forma de medirla. 1.- los bien documentados patrones de variación espacio-temporal de la diversi-

dad, los cuales intrigaron a los primeros investigadores del mundo natural (Clements, 1916; Thoreau, 1860), continúan estimulando las mentes de los ecólogos de hoy en día (Currie y Paquin, 1987; May, 1986). 2.- frecuentemente se considera a las medidas de la diversidad como indicadores del bienestar de los sistemas ecológicos y, 3.- existe un considerable debate relativo a la medición de la diversidad.

La diversidad puede parecer un concepto claro y sin ambigüedades el cual puede cuantificarse rápidamente y sin complicaciones. Esto se debe a que la mayoría de la gente tiene una idea intuitiva de lo que se entiende por diversidad y tiene poca dificultad en aceptar, por ejemplo, que las selvas tropicales son más diversas que los bosques templados, o que los arrecifes coralinos tienen una diversidad más grande (Magurran, 1988) que las playas rocosas.

Sin embargo, y aún cuando el concepto de diversidad se refiere a una de las cinco características emergentes del nivel de organización correspondiente al de las comunidades bióticas, por lo que podría pensarse que hay un acuerdo generalizado en cuanto a su significado, Peet (1974), reporta la existencia en la literatura ecológica de dos significados: 1.- el número total de especies en una comunidad (frecuentemente llamada **riqueza de especies**), y 2.- el concepto dual de diversidad, el cual combina la riqueza de especies y la abundancia relativa de las especies (ni/N).

Así mismo, el concepto de riqueza de especies se emplea de dos formas distintas: 1A.- la combinación del total de especies (S) y la cantidad total de individuos de todas las especies (N), y 1B.- como el número de especies (S). El segundo concepto mencionado por Peet (1974), presenta una variación que consiste en: 2A.- relacionar la idea 1B con la abundancia o la abundancia relativa de las especies.

Por lo anterior, la diversidad es como una ilusión óptica. Mientras más se le analiza, menos claramente queda definida y al observarla desde diferentes ángulos puede conducir a diferentes percepciones de lo que está involucrado en ella. El problema se complica porque los ecólogos han diseñado gran cantidad de índices y modelos para cuantificarla y como resultado se escapa de ser definida (Magurran, 1988) al grado de que Hurlbert (1971) la refiere como un no-concepto.

En consecuencia, y con el objetivo de dar un marco de referencia conceptual a las expresiones matemáticas para cuantificar la diversidad, a los tres grupos propuestos por Magurran (1988), es necesario asociarlos a las diferentes acepciones de diversidad: 1.- índices de riqueza de especies (1A), 2.- modelos de especies-abundancias (2A) y 3.- índices basados en las abundancias relativas de las especies (2).

INDICES DE RIQUEZA DE ESPECIES

Determinación del Número de Especies.

La cuantificación de la cantidad total de especies presentes en una comunidad como índice de riqueza de especies, debido a que depende del tamaño de muestra y al tiempo de muestreo, el valor resultante es limitado para fines comparativos (Yapp, 1979). Por ésta razón el uso de S como un índice confiable de la diversidad de especies queda supeditado al cumplimiento de dos aspectos: 1.- el área de estudio se puede delimitar de manera precisa en tiempo y espacio y 2.- todas las especies presentes se pueden identificar y enumerar. Pero si en vez de eso se obtienen muestras de la comunidad se hace necesario diferenciar entre la riqueza numérica de especies, la cual se define como el número de especies en una cantidad especificada de individuos o biomasa, por ejemplo, el número de especies en 1000 individuos, y la densidad de especies que es el número de especies por área muestreada. Por ejemplo, el número de especies por metro cuadrado.

En cuanto al uso de la riqueza de especies de manera comparativa, no siempre se puede asegurar que todas las muestras sean del mismo tamaño. Circunstancia similar ocurre al comparar la riqueza de especies reportada por diferentes autores, por lo que Sanders (1968),

diseñó la técnica llamada rarefacción con la cual se determina el número de especies esperadas $E(S)$ en cada muestra o comunidad, si todas las muestras o comunidades fueran del mismo tamaño (N). La estandarización se realiza con base en la N más pequeña existente en los datos, por lo cual éste procedimiento tiene la limitante de la pérdida de información en aquellas muestras o comunidades cuya N sea mayor que la N escogida.

Referencias metodológicas. Hurlbert (1971), Ludwig y Reynolds (1988), Magurran (1988), Sanders (1968).

Determinación de un Valor de Riqueza de Especies.

Los índices más difundidos son el de Margalef (1958) y el de Menhinick (1964), los cuales producen resultados diferentes para S y N dadas y si existe una relación funcional entre S y N en la comunidad que permita diferenciar distintos pares de esos datos cuando se les aplica uno de los índices; solamente entonces Ludwig y Reynolds (1988) recomiendan que se empleen como índices de riqueza, pero consideran que en la mayoría de los casos no es así. Peet (1974) menciona que si esa suposición no se cumple, los índices variarán de manera desconocida con el tamaño de la muestra. Estas restricciones se presentan debido a que esos índices no toman en cuenta las abundancias relativas de las especies; sin embargo, tienen la ventaja de ser fáciles de calcular.

Referencias metodológicas. Brower y Zar (1977), Ludwig y Reynolds (1988), Margalef (1958), Menhinick (1964).

MODELOS DE ESPECIES-ABUNDANCIAS

Los índices anteriores tienen la característica de evaluar la diversidad con un valor único que es difícil de interpretar de manera aislada, al igual que los basados en las abundancias relativas de las especies, que se discuten más adelante, en cambio, los modelos de este capítulo describen como se distribuyen las abundancias de las especies desde dos enfoques según Pielou (1975): 1.- en relación al reparto entre las especies de un recurso compartido y 2.- los estadísticos que consisten de suposiciones acerca de las distribuciones de probabilidad de las abundancias de las especies en un área definida. Sus predicciones se expresan como distribuciones de las abundancias de las especies.

Modelos de Reparto de un Recurso Común.

Entre los modelos de este tipo hay dos en los que se plantea la forma en la cual las especies coexistentes se

reparten algún recurso necesario, que al mismo tiempo es un factor limitativo que determina un máximo para el tamaño de cada población.

Serie geométrica.

La serie geométrica o hipótesis del nicho ocupado supone que en una comunidad de S especies, la dominante emplea una fracción K (que es un parámetro del modelo) del recurso limitante, la segunda más dominante ocupa una fracción igual a la anterior de lo que resta del recurso y así sucesivamente hasta que todas las especies utilizan una fracción del recurso. Magurran (1988) señala que el patrón resultante se comportará como una serie geométrica si ese reparto se cumple, y si las abundancias de las especies (cuantificadas por biomasa o número de individuos) son proporcionales a la cantidad de recurso aprovechado. Particularmente se ajusta a ambientes pobres en especies y frecuentemente severos o en estadios tempranos de la sucesión (Whittaker, 1965, 1970, 1972). En estos casos la equitatividad es baja (dominancia alta) sin embargo, conforme se desarrolla la sucesión o las condiciones mejoran, la equitatividad aumenta (dominancia baja) y es cuando el modelo de la serie logarítmica se apega más a los patrones de las abundancias de las especies.

El valor que predice el modelo para una especie, se debe interpretar como una medida de la porción ocupada por la especie, del recurso compartido o de manera equivalente, como la abundancia precedida de la especie (Pielou, 1975).

Referencias metodológicas. Magurran (1988), May (1975), Pielou (1975, 1977).

Modelo de la barra rota.

Si se imagina al recurso limitativo como una línea o barra fraccionada al azar en tantas partes como especies haya en la comunidad, que la longitud de cada fragmento sea proporcional al total de individuos de cada especie y se ordenan a lo largo de la barra, de la más a la menos abundante, entonces se obtiene el modelo de la barra rota propuesto por MacArthur (1957, 1972). Asume nichos bien delimitados y produce una equitatividad mayor que la de los modelos de la serie geométrica, logarítmica y lognormal. Al modelo se le ha criticado porque sus resultados pueden derivarse de la distribución exponencial negativa, y por estar caracterizado solamente por un parámetro (i.e.S), está fuertemente influenciado por el tamaño de muestra (Cohen, 1968; Poole, 1974) pero, si ajusta a datos observados, es evidencia de que un recurso importante es compartido más o menos equitativamente entre las especies, por lo cual, tiene un claro significado ecológico y

es la expresión más realista de una distribución intrínsecamente uniforme (May, 1974, 1975; Pielou, 1975).

Referencias metodológicas. MacArthur (1957), Magurran (1988), May (1975), Pielou (1975, 1977), Poole (1974).

Modelo de nichos traslapados.

En su trabajo de 1957, MacArthur también propuso el modelo de nichos traslapados, el cual ha recibido poca atención de los ecólogos, probablemente porque la equitatividad que predice es aún mayor que la del modelo anterior, siendo menos realista (Pielou y Arnason, 1965), aunque puede tener algo de verdad para las especies de un ambiente con recursos muy abundantes. Así mismo, Pielou (1975) demuestra como se puede aplicar en el análisis de la amplitud de zonas en estudios de zonación comunitaria, a través de un gradiente ambiental.

A diferencia de los modelos de la serie geométrica y de la barra rota, éste no considera que algún recurso limitante debe compartirse entre las especies competidoras, en vez de ésto, cada especie toma lo que necesita del recurso. El recurso también se visualiza como una barra pero supone que la abundancia de cada especie es proporcional a la distancia entre dos puntos ubicados al azar sobre la barra, o sea que las especies son independientes.

Referencias metodológicas. MacArthur (1957), Pielou (1975), Pielou y Arnason (1965).

Modelos Estadísticos.

Las hipótesis originales que constituyen a cada uno de estos modelos son relativas a las probabilidades de distribución, en el sentido matemático (Pielou, 1975), sin embargo, se han realizado esfuerzos con resultados alentadores para encontrarles explicaciones ecológicas (Magurran, 1988; May, 1975; Sugihara, 1980). Además, el ajuste de los modelos estadísticos a datos empíricos conlleva la facilidad de resumir gran cantidad de información al referirla por el nombre del modelo estadístico que le ajusta, acompañado de las estimaciones de los parámetros del mismo (Pielou, 1975).

Modelo de la serie logarítmica.

A principios de la década de los cuarentas se publicó un artículo sobre las abundancias de 620 especies de mariposas (Corbert, 1942). La tendencia global era que muchas especies tenían abundancias relativas bajas (especies raras) y relativamente pocas especies eran comunes. Fisher *et al.* (1943) propusieron que, la distribución de las abundancias de las especies se comportaba según una serie logarítmica, y es a partir de entonces que fue adquiriendo aceptación hasta formar parte

natural del bagaje teórico-práctico de los ecólogos. La equitatividad que predice es mayor a la de la serie geométrica pero menor a la resultante del modelo lognormal. En consecuencia, Magurran (1988) aduce para este modelo y de forma semejante al de la serie geométrica que son más adecuados en aquellas situaciones donde de uno o pocos factores dominan las características ecológicas de la comunidad.

Cuando el modelo se ajusta a los datos observados, se asume que la comunidad contiene una cantidad inestimable de especies muy por encima de las presentes en la muestra. Esto limita las conclusiones sobre las relaciones existentes de las especies con las abundancias en la comunidad estudiada (Pielou, 1977), además, una muestra pequeña produce que la serie logarítmica describa la distribución de la muestra y no la comunitaria (May, 1975).

El parámetro "Alfa" de la serie logarítmica es un índice de diversidad que se emplea ampliamente aún hoy en día (Magurran, 1988; Taylor, 1978) y depende del tamaño de la muestra en menor medida que el de Simpson o el de Shannon-Weaver (Magurran, 1988). Valores bajos de "Alfa" indican diversidades bajas (pocas especies en relación al total de individuos), y cifras grandes cuando la diversidad es alta (cuando el número de especies es alto). "Alfa" solamente se debe emplear como índice de diversidad si el modelo logarítmico se ajusta a los datos de campo. Es menos sensible al tamaño de la muestra que el de Shannon y Weaver (1949) y el de Simpson (1949).

Referencias metodológicas. Fisher *et al.* (1943), Magurran (1988), May (1975), Pielou (1975, 1977), Poole (1974).

Modelo de la distribución lognormal.

Este es un modelo de amplio espectro que se ajusta a la mayoría de las comunidades naturales, así como también a grandes conjuntos de datos del género humano (Sugihara, 1980; May, 1975). Puede decirse que señala comunidades naturales de gran tamaño, variadas y maduras (Magurran, 1988). Una explicación de la ubiquidad del modelo proviene de las características matemáticas de la distribución pues es una respuesta a las características de los grandes números y consecuencia del Teorema Central del Límite (May, 1975). El teorema establece que cuando un gran número de factores determinan el valor de una variable, las fluctuaciones al azar de esos factores da por resultado que la variable se distribuya como una normal. Este efecto es más patente al incrementarse el número de factores. En el caso de las distribuciones de tipo lognormal de las abundancias de las especies, la variable es el número

de individuos por especie (estandarizado por una transformación logarítmica) y los factores determinantes son todos los procesos ecológicos que gobiernan a la comunidad (Magurran, 1988). La equitatividad que predice el modelo es mayor a la de la serie logarítmica pero menor a la barra rota.

En sentido estricto la distribución lognormal es simétrica pero en la práctica las especies muy raras generalmente no se colectan. La única manera de evitarlo sería censando a la comunidad, lo cual en la mayoría de los casos es impracticable. Entonces, el extremo izquierdo de la distribución se desconoce formando lo que Preston (1948) denominó la línea de velo. Mientras más pequeña la muestra, la línea de velo se desplaza a la derecha, incrementándose la parte desconocida. Por ésta razón la distribución es truncada pero se puede estimar la zona a la izquierda de la línea de velo aplicando el método de Pielou (1975), y en consecuencia estimar el total de especies en la comunidad incluyendo las que no se colectaron.

La hipótesis de la distribución canónica de Preston (1962) es un caso particular de la lognormal que se presenta cuando el parámetro "gama" se aproxima a 1, que también se ajusta a las comunidades (Sugihara, 1980), y es más probable que las ricas en especies (i.e. 200 o más) sean de este tipo (Ugland y Gray, 1982).

Sugihara (1980) propuso una explicación ecológica para la distribución canónica de las abundancias de las especies. Visualiza el nicho espacial multidimensional, común a un determinado taxón, fraccionado secuencialmente por las especies. La porción del nicho espacial que cada especie ocupa es proporcional a su abundancia relativa, y la probabilidad de que cualquier fragmento del nicho sea subdividido es independiente de su tamaño. Empleando esta idea, resulta infinita la cantidad de formas en que se pueden fraccionar los recursos, y diferentes métodos de dividirlo generarán diferentes distribuciones de las abundancias de las especies. Por ejemplo, si la porción del nicho que se fracciona siempre es la más pequeña, se obtiene el modelo logarítmico; en cambio, si es la más grande, resulta una distribución muy equitativa (Magurran, 1988), como la lognormal o la barra rota. El planteamiento de Sugihara (1980) es semejante al del modelo de la barra rota y al de la serie geométrica, pero se diferencia de ellos porque el nicho puede ser multidimensional y el proceso de fraccionado debe ser secuencial.

Referencias metodológicas. Bliss (1965), Ludwig y Reynolds (1988), Magurran (1988), May (1975), Pielou (1975).

INDICES BASADOS EN LAS ABUNDANCIAS RELATIVAS DE LAS ESPECIES

En las investigaciones ecológicas, son muy populares estos índices de diversidad en parte, por incorporar las abundancias relativas de las especies, otro tanto por la facilidad de su cálculo y por no requerir suposiciones específicas relativas a un cierto tipo de distribución, pues, mientras que los índices de riqueza de especies omiten las abundancias relativas, los modelos de distribución de las abundancias de las especies, proporcionan una descripción global de la información, pero pueden presentar problemas si se desea comparar varias comunidades que no se ajustan al mismo tipo de modelo. Además presentan otra ventaja, algunos tienen ecuaciones asociadas que permiten calcular la diversidad máxima y mínima, la equitatividad y la dominancia de las especies.

De manera general existen dos grandes grupos de estos índices, 1.- los provenientes de la teoría matemática de la comunicación o teoría de la información (Margalef, 1978), que se basan en el paralelismo de que la diversidad de una comunidad se puede medir de manera similar a la información contenida en un código o mensaje, y 2.- los desarrollados propiamente del trabajo de los ecólogos.

Índices de Diversidad de la Teoría de la Información.

Índice de Shannon-Weaver.

Los índices derivados de la teoría de la información son los más ampliamente usados, y de ellos, el de Shannon y Weaver (1949) es el más difundido. Este índice supone que los individuos son muestreados al azar de una comunidad inmensamente grande o "infinita" (Pielou, 1975, 1977), y que todas las especies están representadas en la muestra (Magurran, 1988). El índice considera el parámetro "pi" para el cálculo de la diversidad, sin embargo, en la práctica se desconoce y se estima empleando la abundancia relativa de cada especie (n_i/N), que es su estimador de máxima verosimilitud (Pielou, 1977). El empleo de ese estimador produce un resultado sesgado y en consecuencia el índice debe calcularse de la serie propuesta por Bowman *et al.* (1971) y Hutcheson (1970). Operativamente la corrección de esos autores en raras ocasiones es significativa (Peet, 1974), pero el sesgo se incrementa al disminuir la proporción de especies de la comunidad representadas en la muestra, por lo cual, al aumentar dicha proporción el sesgo se hace despreciable.

Margalef (1972) ha demostrado que los valores del índice fluctúan de 1.5 a 3.5 y solamente en raras ocasiones rebasan la cifra de 4.5 y May (1975) que si la distribución subyacente de los datos es del tipo lognormal, se necesitarán cien mil especies para obtener un valor mayor a 5.

Referencias metodológicas. Bowman *et al.* (1971), Brower y Zar (1977), Hutcheson (1970), Magurran (1988), Pielou (1975, 1977), Poole (1974).

Índice de Brillouin.

El otro índice de la teoría de la información que se mencionará aquí, es el de Brillouin (1962), al cual lo empleó por primera vez Margalef (1958) para cuantificar la diversidad ecológica. Este índice es adecuado cuando no se cumplen los supuestos del de Shannon-Weaver, al no poder garantizar la aleatoriedad de las muestras o si la comunidad se censa.

Nuevamente, el valor máximo del índice en pocas ocasiones es superior a 4.5. Ambos índices generan estimaciones semejantes de la diversidad. Sin embargo, cuando se calculan para un mismo conjunto de datos, el de Brillouin produce un resultado menor. Esto se debe a que en él la incertidumbre es 0, pues describe a una comunidad completa, mientras que, el de Shannon-Weaver estima tanto la porción muestreada de la comunidad como la que no. Otra diferencia es que, el de Shannon-Weaver siempre da el mismo resultado, a condición de que permanezcan constantes las abundancias relativas (n_i/N) y el total de especies (S); en cambio, éste no ocurre con el de Brillouin (Magurran, 1988), debido a que, éste último es afectado por el valor en sí mismo de las abundancias relativas. Ambos índices son influenciados por el tamaño de muestra.

Referencias metodológicas. Brower y Zar (1977), Magurran (1988), Margalef (1978), Pielou (1975, 1977), Poole (1974).

Índices Ecológicos.

En este apartado únicamente se tratará el índice de Simpson (1949), por ser el más conocido de este grupo de medidas de la diversidad, sin embargo, existe una gran variedad, por lo que al lector interesado en profundizar en ellas, se le recomiendan los trabajos de: Alatalo (1981), Alatalo y Alatalo (1977), Brower y Zar (1977), DeJong (1975), Fager (1972), Heip (1974), Heip y Engels (1974), Hurlbert (1971), Ludwig y Reynolds (1988), McErlean y Mihursky (1969), Peet (1974) y Sheldon (1969).

Originalmente el índice de Simpson (1949) es un índice de dominancia "lambda", ya que está influenciado

por las abundancias de las especies más comunes. Expresa la probabilidad de que dos individuos tomados al azar pertenezcan a la misma especie. Si la dominancia es grande esa probabilidad será baja, y máxima si las abundancias relativas de las especies son iguales. El mayor valor de "lambda" es 1, de aquí que, al complemento a 1 (D_s) o al recíproco de "lambda" (d_s) se les considere como índices de diversidad. Hurlbert (1971) criticó fuertemente a los índices de diversidad y finalmente elogia las características de los derivados de "lambda" diciendo que son biológicamente significativos. Particularmente señala a D_s como la probabilidad de encuentro interespecífico (por competencia y/o predación). Así mismo, Brower y Zar (1977) establecen que d_s es una expresión del número de pares de individuos que se deben tomar al azar de una agregación completa para que en uno de ellos los individuos sean de la misma especie. De igual manera que los índices anteriores, en este caso también están influenciados por el tamaño de la muestra.

Referencias metodológicas. Brower y Zar (1977), Simpson (1949).

Las medidas de la diversidad de la teoría de la información y las ecológicas, tienen ecuaciones asociadas para el cálculo de equitatividad, dominancia, diversidad máxima y mínima, las cuales caen fuera de la intención de éste trabajo, pero se pueden encontrar extensas discusiones acerca de ellos en las publicaciones de: Brower y Zar (1977), DeJong (1975), Fager (1972), Heip (1974) y Sheldon (1969).

CONSIDERACIONES FINALES

1.- La aplicación de cualquier expresión de la diversidad, para que rinda buenos resultados debe considerarse si la información que se quiere analizar cumple con las restricciones del índice o modelo escogido. De otro modo, el valor o distribución resultante no permitirá el desarrollo de conclusiones sobre la comunidad estudiada.

2.- Debido a las diversas vías de medir la diversidad, y a los múltiples enfoques para la comprensión de la diversidad, se requiere incrementar los esfuerzos tendientes a explorar las posibilidades de lograr uniformidad metodológica y conceptual para el estudio de la diversidad.

3.- Mientras lo anterior no suceda, se recomienda siempre que sea posible, el empleo de una medida de la diversidad en conjunto con un modelo de distribución de las abundancias de las especies, para obtener una visión más amplia de la diversidad ecológica y de posibles relaciones determinantes entre las especies.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó en respuesta a la invitación que me hicieron el M. en C. Francisco F. Pedroche, Jefe del Departamento de Hidrobiología y el Biól. Francisco Gutierrez M., Jefe del Área de Ecosistemas Acuáticos. Así mismo les manifiesto mi agradecimiento por su paciencia y la detallada revisión del documento, y al Hidrobiól. Humberto León Ruiz por sus atinados comentarios.

LITERATURA CITADA

Alatalo, R. V. 1981. Problems in the measurement of evenness in ecology. *Oikos* 37: 199-204.

Alatalo, R. V. y R. Alatalo. 1977. Components of diversity: multivariate analysis with interaction. *Ecology* 58: 900-906.

Bliss, C. I. 1965. An analysis of some insect trap records. En: Patil, G. P. (Ed.). *Classical and Contagious Discrete Distributions*. Statistical Publishing Society, Calcuta, 385-397.

Bowman, K. O., K. Hutcheson, E. P. Odum y L. R. Shenton. 1971. Comments on the distribution of indices of diversity. En: Patil, G. P., E. C. Pielou y W. E. Waters (Eds.). *Statistical Ecology*. Pennsylvania State University Press, 3: 315-366.

Brillouin, L. 1962. *Science and Information Theory*. Academic Press, Nueva York, 320p.

Brower, J. E. y J. H. Zar. 1977. *Field and Laboratory Methods for General Ecology*. Wm. C. Brown, Dubuque, 194p.

Clements, F. E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. *Carneg. Instit. Wash. Publ.* 242: 1-512.

Cody, M. L. y J. M. Diamond. 1975. Preface. En: Cody, M. L. y J. M. Diamond (Eds.), *Ecology and Evolution of Communities*. The Belknap Press, Cambridge, VII-IX.

Cohen, J. E. 1968. Alternative derivations of a species abundance relation. *Amer. Nat.* 102: 165-172.

Corbert, A. S. 1942. The distribution of butterflies in the Malay Peninsula. *Proc. R. Entomol. Soc. Lond. A.* 16: 101-116.

Currie, D. J. y V. Paquin. 1987. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature* 329: 326-327.

DeJong, M. T. 1975. A comparison of three diversity indices based on their components of richness and evenness. *Oikos* 26: 222-227.

Fager, E. W. 1972. Diversity: a sampling study. *Am. Nat.* 106: 293-309.

Fisher, R. A., A. S. Corbert y C. B. Williams. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.* 12: 42-58.

Heip, C. 1974. A new index measuring evenness. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 54: 555-557.

Heip, C. y P. Engels. 1974. Comparing species diversity and evenness indices. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 54: 559-563.

- Hurlbert, S. H. 1971. The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52: 577-586.
- Hutcheson, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *J. Theor. Biol.* 29(1): 151-154.
- Ludwig, J. A. y J. F. Reynolds. 1988. *Statistical Ecology*. John Wiley and Sons, Nueva York, 337p.
- MacArthur, R. H. 1957. On the relative abundance of birds species. *Proc. Nat. Acad. Sci. Wash.* 43: 293-295.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical Ecology*. Harper and Row, Nueva York, 269p.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Croom Helm, Londres, 179p.
- Margalef, R. 1958. Information theory in ecology. *Gen. Systems* 3: 36-71.
- Margalef, R. 1972. Homage to Evelyn Hutchinson, or why there is an upper limit to diversity. *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.* 44: 211-235.
- Margalef, R. 1978. Diversity. En: Sournia, A. (Ed.). *Phytoplankton Manual*. Monogr. Ocean. Method. Unesco, 6: 251-256.
- May, R. M. 1974. General introduction. En: Usher, M. B. y M. H. Williamson (Eds.). *Ecological Stability*. Chapman y Hall, Londres, 1-14.
- May, R. M. 1975. Patterns of species abundance and diversity. En: Cody, M. L. y J. M. Diamond (Eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. The Belknap Press, Cambridge, 81-120.
- May, R. M. 1986. The search for patterns in the balance of nature: advances and retreats. *Ecology* 67: 1115-1126.
- McErlean, A. J. y J. A. Mihursky. 1969. Species diversity, species abundance of fish populations: an examination of various methods. *Proceedings of the Twenty-Second Annual Conference, Southeastern Association of Game and Fish Commissioners*, 367-372.
- Menhinick, E. F. 1964. A comparison of some species- individuals diversity indices applied to samples of field insects. *Ecology* 45: 859-861.
- Peet, R. K. 1974. The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5: 285-307.
- Pielou, E. C. 1975. *Ecological Diversity*. Wiley Interscience, Nueva York, 159.
- Pielou, E. C. 1977. *Mathematical Ecology*. Wiley Interscience, Nueva York, 385p.
- Pielou, E. C. y A. N. Arnason 1965. Correction to one of MacArthur's species-abundance formulas. *Science* 151: 592.
- Poole, R. W. 1974. *An Introduction to Quantitative Ecology*. MacGraw-Hill kogakusha, Tokio, 532p.
- Preston, F. W. 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology*, 29: 254-283.
- Preston, F. W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. Part 1. *Ecology* 39: 185-215.
- Sanders, H. L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *American Naturalist* 102: 243-282.
- Shannon, C. E. y W. Weaver. 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana, 117p.
- Sheldon, A. L. 1969. Equitability indices: Dependence on the species count. *Ecology* 50: 466-467.
- Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.
- Sugihara, G. 1980. Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. *Amer. Nat.* 116: 770-787.
- Taylor, L. R. 1978. Bates, Williams, Hutchinson - a variety of diversities. En: Mound, L.A. y N. Warloff (Eds.). *Diversity of Insect faunas: 9th Symposium of the Royal Entomological Society*. Blackwell, Oxford, 1-18.
- Thoreau, H. D. 1860. The succession of forest trees. In *Excursions*, 1863, Houghton y Mifflin, Boston.
- Ugland, K. I. y J. S. Gray. 1982. Lognormal distributions and the concept of community equilibrium. *Oikos* 39: 171-178.
- Whittaker, R. H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science* 147: 250-260.
- Whittaker, R. H. 1970. *Communities and Ecosystems*. MacMillan, Nueva York, 385p.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- Yapp, W. B., 1979. Specific diversity in woodland birds. *Field Studies* 5: 45-58.

Recibido Febrero, 1990.

Aceptado Julio, 1990.