

CAPÍTULO

# 3

## INVENTARIOS Y ESTIMACIONES DE LA BIODIVERSIDAD



*Pseudarmadillo spinosus*

# 3

## INVENTARIOS Y ESTIMACIONES DE LA BIODIVERSIDAD

DARYL D. CRUZ FLORES  
DAILY MARTÍNEZ BORREGO  
JORGE L. FONTENLA  
CARLOS A. MANCINA

Instituto de Ecología y Sistemática



*Tropidophis maculatus*

### INVENTARIOS DE BIODIVERSIDAD

La biodiversidad, o diversidad biológica se puede definir como el número de especies presentes en una localidad o región dada. Particularmente en los trópicos, que albergan la mayor biodiversidad del planeta, las acciones del hombre han provocado su declive y la reducción de la integridad ecológica de los ecosistemas (Dirzo y Raven, 2003; Zachos y Habel, 2011). Uno de los principales problemas a los que se enfrenta la conservación es la falta de datos que permitan evaluar el estado de la biodiversidad a nivel local. Disponer de datos bien documentados sobre la riqueza y las tendencias poblacionales es esencial para comprender los procesos naturales, así como realizar una adecuada gestión y establecer prioridades de conservación (Myers *et al.*, 2000; Olson y Dinerstein, 2002).

La manera más directa y rápida de conocer la biodiversidad que hay en un sitio es mediante un inventario (Noss, 1990). Los inventarios permiten conocer las especies presentes en un área, así como realizar estimados de sus abundancias. En general, sintetizan información sistemática, ecológica y biogeográfica para dar una visión de la biodiversidad en un tiempo y espacio determinado y establecer así el conocimiento básico para evaluar sus cambios (Dennis y Ruggiero, 1996; Stork *et al.*, 1996; Villareal *et al.*, 2006).

Debido a que la biodiversidad es un sistema dinámico, un solo inventario no es suficiente para caracterizar un sitio y estimar sus valores naturales. La realización periódica de inventarios permite comparar e interpretar los cambios en la composición biológica a través del tiempo. Estos cambios pueden reflejarse en la desaparición de especies o en la presencia de otras nuevas (recambio de especies). De igual modo, los inventarios pueden realizarse a diferentes escalas espaciales, ya sean pequeñas superficies, reservas ecológicas, ecosistemas particulares, paisajes, países y continentes.

La realización de inventarios en una escala temporal constituye la base de los monitoreos biológicos. El monitoreo nos proporciona información biológica básica sobre la tendencia de las poblaciones en el tiempo y son necesarios para tomar decisiones de manejo con márgenes razonables de certeza (Chediak, 2009). De ahí que los monitoreos constituyen una herramienta esencial para garantizar la conservación, el manejo y el aprovechamiento sustentable de la biodiversidad en sus distintos niveles de integración, desde los genes hasta los ecosistemas.

El éxito de un programa de monitoreo depende de varios factores. Entre estos se encuentran la selección cuidadosa de las escalas espacial y temporal de la investigación, la selección de grupos taxonómicos adecuados y la estandarización de las metodologías de

muestreo y análisis para realizar comparaciones bajo distintas circunstancias. Mediante los monitoreos es posible entender el estado de conservación de las poblaciones y la calidad de un hábitat, asimismo, es posible explicar fenómenos diversos a través de la presencia o ausencia de especies indicadoras.

En Cuba se han publicado numerosos inventarios, o listas de especies de la flora y la fauna de diferentes localidades. Estos inventarios han servido para identificar sitios de elevada riqueza, para el análisis de patrones biogeográficos, generar modelos de nicho ecológico y profundizar en el conocimiento del rango de distribución de las especies, y esto último ha constituido la base para evaluar el estado de amenaza de la biota cubana. Sin embargo, algunas de estas listas se han generado con disímiles métodos y, en algunos casos, con insuficiente esfuerzo de muestreo, lo que podría no garantizar una adecuada representatividad de la biota (*e. g.* especies raras o de presencia estacional) y no brindan datos sobre la abundancia o densidad, así como la distribución por hábitats. Todo lo anterior limita su utilidad práctica para establecer estrategias, así como para los análisis comparativos y priorización de áreas para la conservación.

En varias localidades de la isla (*e. g.* Fong *et al.*, 2005; Kirkconnell *et al.*, 2005; Díaz *et al.*, 2006) se han realizado “inventarios biológicos rápidos” (*Rapid Assessment Program*, RAP por sus siglas en inglés). Estos no buscan producir una lista completa de todos los organismos y se basan en grupos taxonómicos considerados buenos indicadores del tipo y condición del hábitat. El objetivo de estos inventarios es identificar comunidades biológicas importantes y sugerir acciones de conservación (Mittermeier y Forsyth, 1992). De igual forma, la falta de estandarización, la variación en la calificación de los investigadores, del clima y la estación del año en que se realiza, podrían limitar las comparaciones entre sitios basados en los RAPs (Herzog *et al.*, 2002).

El empleo de métodos estandarizados para la realización de los inventarios y monitoreos

asegura que puedan ser replicados en distintas localidades, áreas o regiones por los mismos o diferentes investigadores. Las técnicas y el esfuerzo de muestreo deben seleccionarse cuidadosamente y reconocer sus limitaciones para obtener información representativa. Es importante definir algunos conceptos básicos del diseño antes de ir a tomar los datos, tales como: el método de muestreo, la muestra, la unidad de muestreo y el esfuerzo de muestreo (Tabla 3.1), con el fin de estandarizarlos y aplicarlos de forma semejante en los sitios de interés, abarcando la heterogeneidad de los hábitats del área de estudio.

### ETAPAS DE UN INVENTARIO

Para lograr un inventario eficiente y representativo de la biodiversidad de un área se requiere de una planificación y un diseño adecuado. Estos deben tener en consideración diversos aspectos de tipo logístico (*e. g.* equipamiento, recursos, personal especializado y de apoyo, transporte, etc.) y metodológico (*e. g.* diseño del muestreo, número de réplicas espaciales y temporales, selección de los grupos taxonómicos a inventariar y monitorear, etc.). Para la realización de un inventario de biodiversidad se pueden identificar tres etapas: 1. etapa preliminar, 2. de campo y 3. laboratorio y procesamiento de los datos.

Durante la primera etapa se deben establecer los objetivos, las áreas de trabajo y seleccionar los grupos taxonómicos a inventariar. En el contexto del manejo de áreas, los inventarios se realizan como parte del ordenamiento ambiental del territorio para identificar aquellas prioritarias de conservación; no obstante, algunos inventarios podrían tener como objetivo generar información básica sobre la riqueza de especies. La compilación de la información del medio biótico y abiótico es parte de esta etapa. Datos previos de la biodiversidad del área podrán ser obtenidos de la revisión bibliográfica y de materiales depositados en colecciones biológicas. Estos datos podrían permitir validar la presencia de registros históricos y evaluar los posibles cambios en la composición de la biota a través del tiempo.

Tabla 3.1. Conceptos básicos de diseño para un inventario de biodiversidad, tomado de Villareal *et al.*, 2006.

Concepto	Definición
Universo del estudio	Componentes bióticos y abióticos de interés en un área geográfica definida.
Variable cuantificable (de respuesta)	Característica susceptible de ser medida o cuantificada en una entidad biológica definida (e. g. riqueza de especies, abundancia, biomasa, etc.).
Unidad cuantificable (de respuesta)	Individuo, entidad u objeto del cual se desea observar todas o algunas de sus características para ser medidas o contadas.
Técnica de muestreo	Conjunto de procedimientos y métodos, con el fin de obtener datos que midan la variable bajo estudio.
Método de muestreo	Aplicación ordenada de las técnicas de muestreo.
Muestreo	Acción de seleccionar y obtener muestras con un método definido.
Muestra	Conjunto de datos de una entidad biológica obtenido en un muestreo.
Unidad de muestreo	Unidad básica de la cual se obtienen muestras, dependiendo del grupo biológico y del método de muestreo empleado, la unidad de muestreo puede tener diferentes unidades de medida ya sean de área, tiempo, etc. (e. g. 0,1 ha, un transecto de 400 m, 2 horas de observación).
Esfuerzo de muestreo	Intensidad de trabajo invertido para obtener los datos en un muestreo (e. g. 3 muestreos de 0,1 ha, 3 transectos de 500 m por semana, 6 horas/red/noche).
Base de datos	Conjunto de datos estructurados y consistentes que facilitan su comprensión, uso y aprovechamiento.

El análisis espacial del área de estudio es un paso fundamental en el trabajo preliminar de los inventarios; solo con un adecuado análisis de las características del paisaje se podrán obtener datos representativos de la biota de la zona. Este tipo de análisis y trabajo de gabinete en ocasiones es pasado por alto. Se sugiere disponer e interpretar imágenes actualizadas de alta resolución de sensores remotos del área para hacer un estimado de los tipos de vegetación. Esta información, unida a otras del medio físico (e. g. tipos de suelo, relieve, geología, etc.), deben ser integradas en un Sistema de Información Geográfica (SIG) para identificar y delinear las unidades más representativas del paisaje. La Figura 3.1 ilustra la estructura del paisaje de un área en la región de Mil Cumbres en el occidente de Cuba. Debido a que la biota no se distribuye de manera uniforme a través de los hábitats, un inventario bien diseñado de esta área debe incluir réplicas de las unidades de muestreo en todos los tipos de vegetación presentes.

Como una primera fase de los trabajos de campo se podrá planificar una expedición para ve-

rificar las unidades de paisaje, así como los accesos a las zonas de muestreo y lugares donde establecer el campamento o estaciones de campo. Durante la etapa de campo se realizará la caracterización de los hábitats y los muestreos de los grupos taxonómicos identificados más apropiados para la región. Estos muestreos podrán tener réplicas temporales en dependencia de la estacionalidad del grupo. Se recomienda tomar fotografía de los hábitats y la recolecta de especímenes testigos de la biota que no se pueda identificar *in situ*. Toda información debe ser georeferenciada con el empleo de un sistema de geoposicionamiento global (GPS).

La etapa de laboratorio y de procesamiento incluye la identificación de las muestras, la curaduría, así como el ordenamiento y almacenamiento de la información en bases de datos. El procesamiento incluye diferentes análisis y cuantificación de índices relacionados como la diversidad, dominancia, estructura funcional, etc., así como la elaboración de mapas e informes técnicos, los que deberán incluir recomendaciones para la conservación de la biota del área.

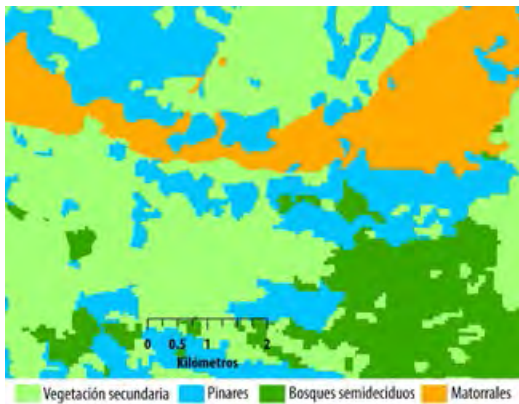


Figura 3.1. Estructura del paisaje de un área basada en el análisis de imágenes de sensores remotos. Un inventario bien planificado y diseñado para esta zona debe incluir unidades de muestreo replicadas en todos los tipos de vegetación.

### SOBRE LOS MÉTODOS DE MUESTREO

Dependiendo de los objetivos de los inventarios, estos pueden presentar fundamentalmente tres niveles de intensidad de muestreo: datos de presencia/ausencia, abundancia relativa y abundancia absoluta (Krebs, 1999). Los datos de presencia son la medida más simple de una población de flora o fauna y se pueden tomar para listar las especies y asociaciones especies-hábitat de un área determinada. La mayor desventaja de los inventarios basado solo en la presencia, es que existen muchos factores que podrían determinar que una especie no sea detectada durante un inventario. Entre estos se encuentran: técnicas inadecuadas e insuficiente esfuerzo de muestreo y los rasgos conductuales de la especie (*e. g.* estacionalidad, baja densidad poblacional, conducta críptica, etc.). Acciones de manejo, basadas en inventarios con falsas ausencias, podrían provocar la extirpación o extinción de especies, sobre todo de aquellas raras o amenazadas.

Los datos de abundancia relativa brindan un estimado del tamaño poblacional y pueden proveer información comparable entre localidades y especies o dentro de la misma población a través del tiempo. Estos son índices basados en alguna medida del esfuerzo de muestreo, como una unidad de tiempo o

distancia lineal (Krebs, 1999). Por otra parte la abundancia absoluta se refiere al número de individuos o densidad de la especie en un área, estos valores pueden ser obtenidos de manera similar a los métodos relativos pero sus estimados son aplicados a un área específica (*e. g.* individuos/m<sup>2</sup>). La estimación de la abundancia absoluta es más difícil y costosa que la relativa, y puede realizarse directamente mediante el conteo total de los individuos o de muestras, o indirectamente a través de datos de marcaje y recaptura con la aplicación de modelos y bajo ciertas asunciones (Lettink y Armstrong, 2003).

Se han descrito varios diseños de muestreo que permiten establecer la ubicación y el número de unidades de muestreo, los que tienen mayor o menor eficiencia en dependencia de las características del área de estudio (Krebs, 1999). El diseño aparentemente más sencillo es el “muestreo aleatorio simple”, donde las coordenadas de ubicación de las unidades de muestreo son seleccionadas al azar (*e. g.* marcar puntos aleatorios sobre el mapa del área de estudio) (Fig. 3.2 A). Sin embargo, en áreas heterogéneas o con una topografía muy accidentada es muy difícil de aplicar. Este tipo de diseño raramente se emplea en inventarios porque se necesita de un gran número de unidades de muestreo para garantizar registrar la variabilidad de la biota presente en el área, aumentando así los costos-beneficios. Por otra parte, un diseño muy empleado en los inventarios es el “muestreo sistemático”, donde se selecciona aleatoriamente un punto de comienzo y a partir de este se ubican repetidamente bajo ciertos criterios las unidades de muestreo (Fig. 3.2 B). Este diseño es relativamente fácil de realizar y es poco sesgado por la selección de los sitios de muestreo. Según Krebs (1999) este tipo de diseño podría ser muy apropiado para áreas con gradientes ecológicos (*e. g.* macizos montañosos).

Las áreas heterogéneas, a menudo pueden ser divididas en estratos o en zonas de cierta homogeneidad, entonces dentro de cada estrato se establecen muestreos aleatorios o sistemáticos. Este tipo de diseño se conoce como “muestreo estratificado” y es uno de

los más robustos (Krebs, 1999) (Fig. 3.2 C). Entre sus ventajas están que se incrementa la precisión y se reducen los costos en la toma de datos. En este tipo de diseño es importante garantizar que los estratos seleccionados sean lo más homogéneos posibles. Los estratos pueden estar basados en las características del hábitat y sus límites podría establecerse a partir de mapas o imágenes aéreas o de satélite. Otra forma de establecer los estratos es basados en datos de densidad o abundancia de determinado grupo taxonómico de interés, donde los límites se establecen sobre la base de la opinión de expertos o en datos de muestreos preliminares. En este último caso los estratos podrían clasificarse como: alta, media, baja o ninguna densidad y no necesariamente coinciden con los límites entre los hábitats.

#### FUENTES DE SESGOS

Durante la planificación de los inventarios existen factores que se deben tener en consideración para minimizar las fuentes de sesgos y obtener estimados más precisos en cuanto a la riqueza y la abundancia de las especies. Entre las mayores fuentes de sesgos se encuentran las relacionadas con variaciones en el esfuerzo de muestreo, las características del hábitat, el horario de muestreo, condiciones del clima y el periodo del año en que se realicen los inventarios. Por ejemplo, algunos órdenes de insectos y moluscos terrestres muestran mayor actividad durante el periodo lluvioso (meses de verano), contrariamente, durante ese mismo período, están ausentes en los ecosistemas cubanos gran número de

especies de aves migratorias, las que pasan el verano en sus áreas de reproducción en Norte América.

Generalmente, el número de individuos detectados aumenta con el incremento del esfuerzo de muestreo, por lo que este debe ser estandarizado (*e. g.* por el tamaño del área o tiempo empleado por unidad de área), para de esta forma poder comparar datos de diferentes muestras. Por otra parte, existen hábitats donde los individuos se detectan con mayor facilidad, debido a esto el método de inventario y el esfuerzo de muestreo deben ser dependientes del tipo de hábitats.

#### SELECCIÓN DE GRUPOS BIOLÓGICOS

Cuando se realiza el inventario y la caracterización de la biodiversidad de un área, es recomendable restringir los muestreos a grupos determinados. Lo anterior se debe a que el conocimiento taxonómico, el financiamiento y el esfuerzo necesario para obtener información (tiempo disponible), son algunas de las limitantes para la ejecución de este tipo de estudios (Feinsinger, 2003). Para ello, los grupos biológicos y metodologías seleccionadas deben ser un reflejo de los intereses y objetivos que se desean alcanzar.

Por estas razones, una de las estrategias más seguidas en la actualidad es el uso de ciertos tipos o clases de organismos como bioindicadores para el monitoreo y manejo de la diversidad, ya que brindan información útil para los tomadores de decisiones (Reyes-Norvelo *et al.*, 2009). Como grupo bioindicador se en-

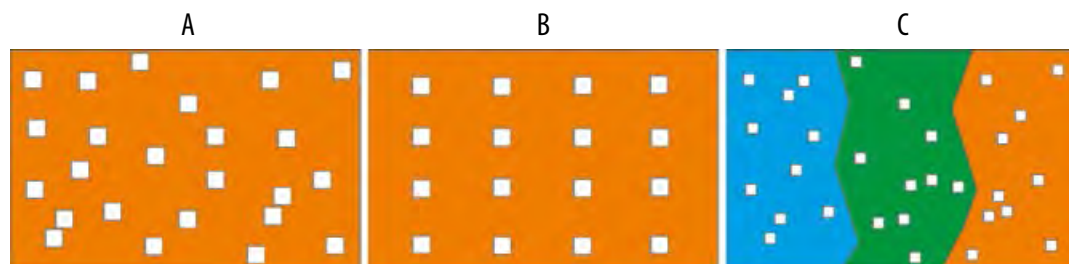


Figura 3.2. Representación esquemática de la distribución espacial de las unidades de muestreo (pequeños cuadrados blancos). A. muestreo aleatorio simple, B. muestreo sistemático y C. muestreo estratificado, en este caso los colores representan tres tipos de hábitats homogéneos, la ubicación de las unidades de muestreo dentro de cada zona podría ser aleatoria o basada en un diseño sistemático.

tiende aquellos grupos de especies o táxones que permiten medir y monitorear algunas características del ecosistema en distintas escalas de tiempo y espacio (Delfin-González y Burgos, 2000). Los grupos bioindicadores representan una simplificación de la naturaleza y pueden emplearse para conocer el estado de la diversidad de un ecosistema o paisaje, y sus cambios en respuesta a las actividades humanas, incluyendo aquellas para su conservación y manejo (McGeoch, 1998; Basset *et al.*, 2004; Halffter y Moreno, 2005; New, 2005). Se debe tener en cuenta que en los estudios de biodiversidad una sola especie como bioindicadora no es útil, ya que es en las comunidades y los ensamblajes de especies donde se pueden medir o estimar los cambios (Noss, 1990; Halffter y Moreno, 2005; Villareal *et al.*, 2006).

Existen dos grandes clases de grupos bioindicadores: de diversidad y de procesos ecológicos. Los primeros, según Feinsinger (2003), son grupos de animales (rara vez plantas) bien conocidos taxonómicamente, relativamente fáciles de evaluar y de amplia distribución geográfica. Su propósito fundamental es el de identificar áreas de alta biodiversidad para la biota en general. El segundo grupo permite evaluar la integridad y salud de los hábitats, así como los cambios ambientales y hacen posible evaluar el impacto generado por diferentes tipos de disturbios (Noss, 1990). Entre los criterios para la selección de grupos bioindicadores se encuentran (Halffter *et al.*, 2001; Villareal *et al.*, 2006):

- \* Taxonomía bien conocida y estable; las especies de los grupos seleccionados deben ser identificables sin muchos problemas.
- \* Historia natural bien conocida, la existencia de datos sobre la ecología de los táxones permitirán una mejor interpretación de los resultados.
- \* Táxones con amplios rangos de distribución geográfica y uso de diferentes ecosistemas. Aquellas especies con distribución restringida tienen una limitada utilidad para la extrapolación y comparación entre sitios.
- \* Los organismos deben ser de fácil observación y manipulación. Aquellos grupos de

especies que requieran de grandes esfuerzos de muestreo para alcanzar un estimado adecuado de su riqueza son táxones poco adecuados como indicadores de biodiversidad.

- \* Grupos altamente diversificados, taxonómica o ecológicamente, y que posean pocas fluctuaciones poblacionales relacionadas con los cambios ambientales.

- \* Dentro del grupo deben existir especies con especificidad de hábitat, estas especies permitirían detectar disturbios o impactos en los hábitats.

- \* Grupos cuyos patrones de diversidad puedan ser extrapolables a otros táxones relacionados o no relacionados, por ejemplo, con la diversidad de helechos y melastomataceas se puede predecir la riqueza de árboles en algunos tipos de bosque de la Amazonía (Ruokolainen *et al.*, 1997), o con la de escarabajos cicindélidos se puede predecir la de aves y mariposas (Pearson y Cassola, 1992).

Entre los grupos presentes en Cuba que cumplen con algunos de estos criterios y que podrían ser empleados como indicadores de biodiversidad se encuentran: los ensamblajes de aves forestales, de anfibios, de murciélagos y mariposas diurnas (Fig. 3.3). A pesar de que en estos grupos aún existen grandes vacíos en el conocimiento de su ecología, relaciones con otros grupos de la biota y sus posibles respuestas a los cambios en el hábitat, todos tienen una taxonomía relativamente bien establecida y cuentan con monografías que incluyen guías y claves para la identificación de especies (*e. g.* Silva, 1979; Alayo y Hernández, 1987; Garrido y Kirkconnell, 2000; Díaz y Cádiz, 2008). De manera general, la selección de los grupos bioindicadores dependerá en gran medida de las características de los hábitats, disponibilidad de personal y equipamiento. Diferentes métodos de trabajo para el inventario y monitoreo de la mayoría de los grupos de la biota terrestre cubana son tratados a lo largo de este libro.

#### USO DE LOS DATOS

Una vez que se obtiene la información de un inventario, se procede a su procesamiento y análisis para lograr una caracterización de la



Figura 3.3. Entre los grupos taxonómicos con potencialidad como indicadores de biodiversidad en Cuba se encuentran: las mariposas diurnas, las aves de bosque y los anfibios.

biodiversidad. Esta información puede ser utilizada en diferentes ramas de la biología como la sistemática, ecología, biogeografía, manejo de ecosistemas, entre otros. Los datos pueden aportar información sobre el estado de conservación de la biodiversidad, la detección y evaluación de cambios biológicos y ecológicos y podrían permitir estimar la proporción de la biodiversidad que falta inventariar.

El análisis de los datos dependerá de cómo éstos se obtienen y de su naturaleza. Cada grupo y técnica de muestro tiene particularidades para generar datos de tres tipos: de composición, geográficos y estructurales (Villareal *et al.*, 2006). Los datos de composición corresponden a los nombres de las especies, es decir, la información taxonómica, lo que deriva casi siempre en una lista de especies de la localidad o región estudiada. Los geográficos corresponden a toda la información de localización, a partir de la cual se pueden establecer patrones de distribución, mapas de riqueza de especies y de endemismos, entre otros; y los estructurales comprenden toda la información de un atributo poblacional, como la abundancia (*e. g.* densidad o frecuencia de aparición), cobertura (*e. g.* área basal), datos morfométricos, biomasa, gremios (*e. g.* hábitos de crecimiento en plantas, grupos funcionales en insectos), etc. (Villareal *et al.*, 2006).

Los datos obtenidos a partir de un inventario son posteriormente organizados en bases de datos. Una base de datos bien estructurada y con un sistema de metadatos, agiliza

el análisis de la información y garantiza su posterior uso o reinterpretación. A partir de estas se pueden, rápidamente, hacer listas depuradas de especies, así como diversos tipos de análisis de biodiversidad. Existen programas, algunos disponible de forma gratuita en internet, con módulos que permiten estimar diferentes índices de biodiversidad y hacer estimaciones de riqueza basadas en los datos provenientes de los inventarios. Entre estos programas se encuentran: PAST (Hammer *et al.*, 2001), *Ecological Methodology* (Krebs, 1999), EcoSim (Gotelli y Entsminger, 2006), SPADE (Chao y Shen, 2010), *EstimateS* (Colwell, 2013), etc.

### ESTIMACIÓN DE LA DIVERSIDAD

Medir la biodiversidad es importante porque sus medidas permiten describir la composición, estructura y complejidad de las comunidades inventariadas, realizar comparaciones entre sitios y apoyar estrategias de manejo y conservación de la biota. De igual forma, existen métricas que permiten evaluar la magnitud y direccionalidad de los cambios en las comunidades biológicas, dentro y entre diferentes sitios, producto de la acción del hombre sobre los ecosistemas (*e. g.* fragmentación, cambios en el uso de la tierra, introducciones de especies) o fenómenos naturales (*e. g.* huracanes). No obstante, es importante aplicar medidas e índices adecuados que permitan entender los cambios en la biodiversidad.

Para estudiar la biodiversidad en un sitio es importante determinar la escala geográfica y la heterogeneidad del paisaje, para asociarla a



las medidas de la diversidad alfa, beta y gamma (Magurran y McGill, 2011). Para explicar de manera sencilla estas medidas, se puede decir que la diversidad alfa es la riqueza de especies de una comunidad particular que habita un área a la que consideramos homogénea; la diversidad beta es la variación en la composición de especies entre diferentes comunidades en un paisaje y tiene dos componentes: reemplazo y diferencia de riqueza de especies. Por su parte, la diversidad gamma es la riqueza de especies del conjunto de comunidades que integran un paisaje, resultante tanto de la diversidad alfa como de la beta (Fig. 3.4). En la actualidad hay un gran número de índices para estimar la diversidad, algunos de estos índices son poco intuitivos y sus resultados no responden de manera lineal a los cambios en la biodiversidad (Jost, 2006).

A través de un estudio de caso, basado en un inventario de murciélagos en un paisaje heterogéneo, se ejemplifican algunas expresiones e índices de los componentes alfa y beta que podrían ser útiles para hacer evaluaciones e inferencias acerca de la composición y los cambios en las comunidades bajo estudio. La Tabla 3.2 brinda los datos de capturas con redes de niebla en una región del occidente de Cuba. En ésta se identificaron tres hábitats

continuos más o menos homogéneos: el bosque semideciduo natural (sitio A), el bosque secundario (sitio B) y el pastizal con numerosos árboles aislados (sitio C). Debido a las características de la zona se implementó un diseño estratificado, donde en cada tipo de hábitat se colocaron, al nivel del suelo, seis redes de 9 × 3 m separadas a 60 m cada una durante tres noches consecutivas.

### DIVERSIDAD ALFA

La diversidad alfa, medida como el número de especies de una comunidad (riqueza específica), es la forma más sencilla de evaluar la diversidad puntual. La desventaja de utilizarla como única medida de biodiversidad es que es altamente dependiente del tamaño de la muestra. El número de especies detectadas variará en dependencia del esfuerzo de muestreo y del tamaño de la muestra; lo primero depende más del método y el segundo del espacio o área de estudio. Estos aspectos se deben tener en cuenta cuando se desea com-

Tabla 3.2. Especies y cantidad de individuos de murciélagos capturados en tres tipos de hábitats: sitio A. bosque semideciduo, B. bosque secundario y C. pastizal con árboles aislados.

Especie	Sitio A	Sitio B	Sitio C
<i>Artibeus jamaicensis</i>	60	99	56
<i>Brachyphylla nana</i>	13	16	0
<i>Eptesicus fuscus</i>	6	1	0
<i>Chilonatalus macer</i>	1	0	0
<i>Erophylla sezekorni</i>	4	8	12
<i>Lasiurus pfeifferi</i>	3	1	0
<i>Macrotus waterhousei</i>	1	0	0
<i>Molossus molossus</i>	1	0	0
<i>Monophyllus redmani</i>	52	158	69
<i>Mormoops blainvillei</i>	6	1	0
<i>Phyllonycteris poeyi</i>	55	55	67
<i>Phyllops falcatus</i>	17	1	14
<i>Pteronotus macleayi</i>	5	0	0
<i>Pteronotus parnelli</i>	10	5	0
<i>Pteronotus quadridens</i>	16	6	0
<i>Tadarida brasiliensis</i>	1	0	0
Total de individuos	251	351	218

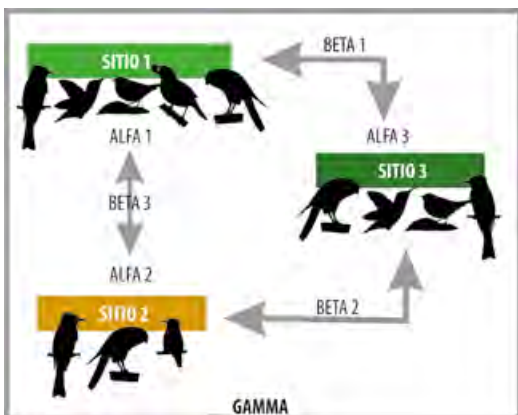


Figura 3.4. Diversidad alfa, beta y gamma de ensamblajes de aves terrestres que habitan un paisaje integrado por tres sitios, la diversidad alfa es el número de especies (riqueza) de cada sitio, la beta es el cambio en la composición entre sitios y la gamma es la riqueza del conjunto de los tres sitios que integran el paisaje; modificado de Halffter *et al.* (2001).

parar la riqueza de especies entre dos o más localidades. Una de las maneras de solucionar lo anterior es emplear el mismo esfuerzo de muestreo en las áreas que se desean comparar. Sin embargo, esto puede ser difícil debido a restricciones metodológicas o de personal. De manera general, se han propuesto gran cantidad de métodos para evaluar la diversidad de especies dentro de las comunidades, los que se podrían diferenciar en los que se basan en la cuantificación del número de especies y aquellos basados en la estructura de la comunidad o la distribución proporcional de la abundancia de cada especie (Moreno, 2001).

### NÚMERO OBSERVADO DE ESPECIES VS ESTIMADO

Generalmente las comunidades biológicas están integradas por un gran número de especies con abundancias relativamente bajas. Cuando se realiza un inventario, algunas especies raras pueden no estar representadas en la muestra. Este es el caso más común en los inventarios de campo, porque el esfuerzo de muestreo generalmente es insuficiente para registrar a todas las especies. El resultado es que el número de especies observado suele ser menor al que se esperaría encontrar en un sitio. Para contrarrestar este sesgo se han generado modelos que permiten estimar el número de especies que pueden habitar un sitio.

Los estimadores de riqueza permiten comparar la riqueza de especies observada en una o varias muestras con una riqueza de especies estimada. La filosofía de estas herramientas consiste, sobre la base del número de especies “raras” en una muestra, en ofrecer una estimación de cuántas especies más podrían estar presentes en tales muestras, pero que no fueron detectadas. Los estimadores pueden operar con datos cualitativos o cuantitativos. En sentido general, se fundamentan en la proporción de especies que aparecen solamente en una o dos muestras, o que sólo presentan uno o dos individuos en las muestras, así como en la abundancia proporcional en la matriz de datos.

Programas como *EstimateS* (Colwell, 2013) y *SPADE* (Chao y Shen, 2010) ofrecen diferentes estimadores. *SPADE* acepta datos cualitativos y cuantitativos presentados como matrices de muestras múltiples o como un resultado único de suma de abundancias o incidencias. Este programa calcula el coeficiente de variación de las especies raras en las muestras; si el mismo es superior a 0,8, la muestra puede considerarse de elevada heterogeneidad y esta distinción es esencial para escoger los estimadores.

Entre los estimadores de riqueza de especies que brinda el programa *SPADE* se encuentran:

**MODELO HOMOGÉNEO:** Este modelo asume que todas las especies tienen las mismas probabilidades de ser descubierta con el método y el esfuerzo de muestreo empleado.

**CHAO1:** Este procedimiento utiliza el número de “*singletons*” (un individuo en la muestra o que aparece una sola vez en múltiples muestras) y “*doubletons*” (dos individuos en la muestra o que aparecen dos veces en múltiples muestras).

**ACE (*Abundance-based coverage estimator*):** Estimador de cobertura basado en la abundancia. Separa las especies observadas en grupos de abundantes y raras, y utiliza las últimas para las estimaciones.

**ACE-1:** Es el modelo ACE modificado para muestras con heterogeneidad elevada.

**JACKKNIFE 1 O DE PRIMER ORDEN:** Utiliza el número de *singletons* para estimar el número de especies no detectadas.

**JACKKNIFE 2 O DE SEGUNDO ORDEN:** utiliza el número de *singletons* y *doubletons* para estimar el número de especies no detectadas.

La Tabla 3.3 ofrece los resultados de una serie de estimadores de riqueza de especies para los tres sitios de la Tabla 3.2. En los sitios A y B los estimadores indican una riqueza esperada aproximada de 20 y 16 especies respec-

tivamente, lo que representa que el porcentaje de especies capturadas durante el inventario fue el 80 % y 70 % de la riqueza esperada para estos sitios, basado en los propios datos de captura. En el caso del sitio C, el pastizal con árboles aislados, todos los modelos generan como riqueza estimada el mismo valor observado. Lo anterior se debe a que en este sitio no estuvieron representado en las capturas especies con un (*singleton*) o dos individuos (*doubleton*), es decir, en este sitio no se capturaron “especies raras”; así que no es de esperar especies que no hayan sido detectadas y es posible concluir que se observó el 100 % de las especies esperadas.

Por supuesto, cuando se analice la diversidad de un sitio por medio de estimadores de riqueza no es necesario el uso de todos los estimadores. La selección de algunos de estos indicadores, para ofrecer un estimado lo más preciso posible, depende del tipo de datos (incidencia, cuantitativos, proporción de especies raras, muestras únicas o múltiples) y decisiones del observador con relación al tipo de especies bajo estudio y los procedimientos metodológicos empleados.

Entre los métodos más empleados para evaluar la diversidad alfa a partir de inventarios obtenidos con diferente esfuerzo de muestreo están las curvas de acumulación de especies (Fig. 3.5). Este tipo de curvas se define como un gráfico del número acumulado de especies en función de alguna medida del esfuerzo empleado para obtener la muestra (Hayek y Buzas, 1997; Moreno y Halffer, 2001). Existen diversos modelos matemáticos que pueden ajustarse para describir las curvas de acumulación y extrapolar su tendencia. Estos modelos pueden ser asintóticos si la probabilidad de añadir nuevas especies a la lista eventualmente alcanza cero, o no asintóticos si esta probabilidad nunca alcanza cero (Soberón y Llorente, 1993).

Los modelos de acumulación de especies permiten 1) estimar el número de especies que pueden ser detectadas en un área determinada, 2) evaluar si con los inventarios se registró el número real de especies en el

Tabla 3.3. Estimados de riqueza de especies para los tres sitios de la Tabla 3.2; entre paréntesis se presentan los intervalos de confianza al 95 %.

Estimador	Sitio A	Sitio B	Sitio C
Riqueza observada	16	11	5
Homogéneo	17 (16 – 23)	12 (11 – 20)	5 (5 – 5)
Chao1	22 (17 - 54)	17 (12 – 50)	5 (5 – 5)
ACE	19 (17 – 35)	16 (12 – 44)	5 (5 – 5)
ACE-1	21 (17 – 47)	20 (12 – 85)	5 (5 – 5)
Jackknife1	20 (17 – 30)	15 (12 – 25)	5 (5 – 5)
Jackknife2	24 (19 – 40)	19 (14 – 35)	5 (5 – 5)

área, 3) comparar la riqueza específica entre inventarios realizados con diferente esfuerzo de muestreo, 4) estimar el esfuerzo mínimo requerido para registrar la mayor cantidad de especies en un área y con ello establecer normas generales para áreas equivalentes que permitan ahorrar tiempo y costos.

El uso de este tipo de modelos constituye una herramienta predictiva en estudios de biodiversidad y puede representar importantes avances en la planificación y diseño de los protocolos de muestreo, así como ahorros en el presupuesto (Soberón y Llorente, 1993).

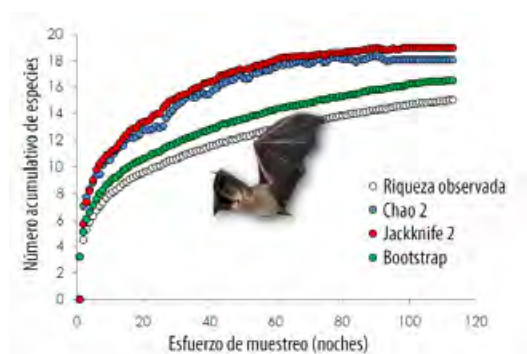


Figura 3.5. Ejemplo de aplicación de las curvas de acumulación de especies para el ensamble de murciélagos de la Reserva de la Biosfera “Sierra del Rosario”. Los datos representan las capturas de 120 noches de muestreo, donde la riqueza observada representó entre 79 y 93 % de la riqueza esperada por tres estimadores no paramétricos, obtenidos mediante el programa *EstimateS*; tomado de Mancina (2011).

**CURVAS DE RANGO - ABUNDANCIA**

Otro análisis de gran utilidad para evaluar y visualizar la diversidad alfa son los gráficos de abundancias relativas, también conocidos como curvas de rango-abundancia o curva de Whittaker (Feinsinger, 2003). Estas curvas permiten analizar la composición de especies de una localidad y comparar sitios teniendo en cuenta aspectos biológicamente importantes (e. g. gremio trófico, especies invasoras, grupo funcional, etc.). Para hacer estos gráficos, para cada especie se calcula la proporción de individuos respecto al total de la muestra ( $P_i = n_i/N$ ). Las especies se ordenan en orden descendente teniendo en cuenta su abundancia; las más abundantes siempre se localizan al inicio de la curva, mientras que las raras al final. En las curvas de rango-abundancia se pueden utilizar los valores de  $\text{Log}_{10} n_i$ ; no obstante, el empleo del  $\text{Log}_{10} P_i$  destaca más las formas de las curvas, los cambios en el orden de abundancia de las especies y la variación de la dominancia entre los sitios.

Para clasificar las especies en alguna categoría de abundancia se pueden emplear los intervalos de confianza al 95 %, obtenidos mediante alguna técnica de remuestreo (e. g. *bootstrap*). De esta forma es posible catalogar de abundantes a las especies cuya abundancia se encuentra por encima del límite superior de ese intervalo, comunes a las que se encuentran dentro del intervalo, y escasas cuya abundancia se encuentra por debajo del límite inferior del intervalo.

La Figura 3.6 muestra las curvas de rango-abundancia del bosque natural (sitio A) y el bosque secundario (sitio B) de la Tabla 3.2. La curva del bosque natural es más larga y la pendiente menos abrupta, lo que indica una mayor riqueza y equitatividad en las abundancias de las especies. En el bosque secundario existe una mayor dominancia, debido al elevado número de individuo capturados de la especie *Monophyllus redmani*. En este ejemplo se identifican, además de la especie, el grupo trófico a la que pertenecen. Nótese como en el bosque natural la especie *Phyllops falcatus* es una especie común; sin embargo,

en el bosque secundario es rara. En ambos sitios las mayores abundancias corresponden a especies fitófagas, aunque existe un recambio en la especie dominante; y la mayoría de las raras son especies de hábitos insectívoros.

**DIVERSIDAD ECOLÓGICA Y NÚMEROS EFECTIVOS DE ESPECIES**

Cuando aludimos al término biodiversidad, o diversidad biológica, se tiene en cuenta el número de especies presentes en un sitio o región. Sin embargo, en evaluaciones de la diversidad biológica de sitios, hábitats, paisajes o muestreos a través del tiempo, se tiene en cuenta en muchos casos, no sólo la riqueza de

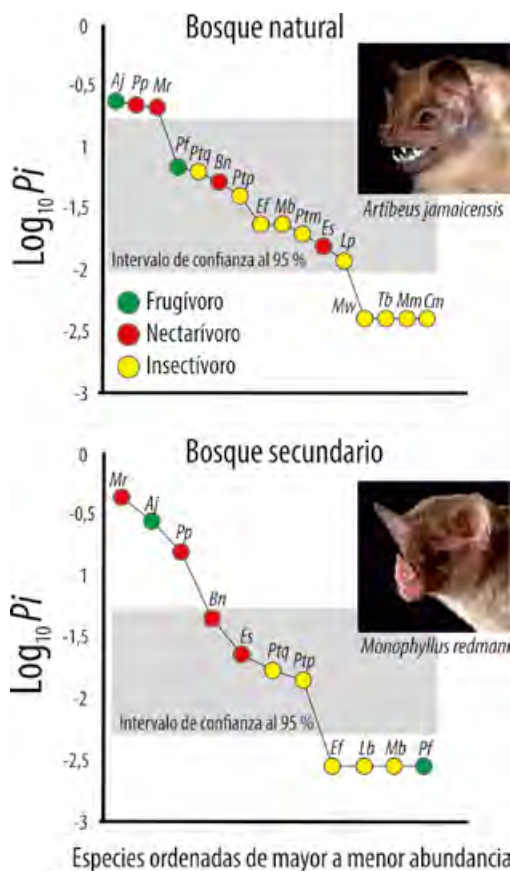


Figura 3.6. Curva de rango-abundancia de los sitios A y B (ver Tabla 3.2), para cada sitio se muestra la abundancia de especies y su grupo trófico. Las especies por encima del intervalo de confianza al 95 % podrían considerarse abundantes, entre los intervalos como comunes y por debajo, raras.

especies, sino también la distribución de sus abundancias. Esta integración entre riqueza de especies y sus abundancias suele denominarse diversidad ecológica (Jost, 2006).

Las estimaciones de la diversidad ecológica se realizan mediante los llamados índices ecológicos o índices de diversidad ecológica. Estos tienen en cuenta la relación entre la riqueza de especies y la distribución de sus abundancias. Entre los índices más ampliamente utilizados se encuentran el de entropía o incertidumbre de Shannon-Wiener ( $H = \sum p_i \ln p_i$ ), el de concentración o dominancia de Simpson ( $D = \sum p_i^2$ ) y el de probabilidad de Gini-Simpson ( $1 - D$ ), donde  $p_i$  es la proporción de una especie en la muestra.

A partir de la última década, se ha subrayado lo conflictivo del uso de estos índices como medidores de la diversidad ecológica (Jost, 2006; Moreno *et al.*, 2011; Jost y González-Oreja, 2012). Sucede que dichos índices fueron concebidos como medidores del nivel o grado de entropía, incertidumbre o probabilidad de encuentro entre los componentes de un sistema y, por consiguiente, no constituyen índices evaluadores de la diversidad ecológica en sí mismos.

La diversidad ecológica, como relación riqueza de especies-abundancia o número de individuos, es una expresión de la *complejidad composicional* de un ensamble o comunidad (Jost, 2006; 2007). La extrapolación de estos índices al campo ecológico significa que un mayor valor numérico de estos implica una mayor incertidumbre en la identidad de un componente cualquiera tomado al azar. Dicho de otra manera, si los resultados de estos índices exhiben valores elevados, significa que, si usted toma u observa, de manera aleatoria dos componentes cualesquiera de la comunidad, la mayor probabilidad es que ambos pertenezcan a clases (especies) distintas. En otras palabras, resultaría improbable que ambos individuos pertenecieran a la misma especie. Por consiguiente, dicha comunidad debe considerarse más heterogénea o diversa, que otra comunidad con menor valor de incertidumbre o improbabilidad.

Uno de los conflictos con estos índices es que no son comparables entre sí, porque sus resultados respectivos no se expresan en las mismas unidades y, en adición, se encuentran sesgados en direcciones distintas. El índice de Shannon es relativamente igual de sensible tanto al aporte de las especies más abundantes, como a las más raras; de este modo, su resultado no se encuentra sesgado de manera particular en ninguno de estos sentidos. Por su lado, los índices de Simpson y de Gini-Simpson resultan muy poco sensibles al aporte de las especies más escasas.

Otro sesgo es que sus resultados no son lineales. La incapacidad o escasa eficiencia de producir resultados que reflejen cambios lineales entre muestras, implica una limitación muy importante para evaluar la diversidad. Hay que tener en cuenta que la visión y percepción intuitiva y práctica de la diversidad ecológica tiene que ver con cambios numéricos de especies y su número de individuos.

Para ilustrar lo anterior en la Tabla 3.4 se presentan los resultados del cálculo de dos de los índices ecológicos más empleados en la literatura (Shannon-Wiener y  $D$  de Simpson) para los tres sitios donde se muestreó el ensamble de murciélagos (Tabla 3.2). De manera general, ninguno de los índices refleja de manera evidente los cambios en la diversidad, ya que sus valores son relativamente similares y no queda muy claro que miden exactamente. Por ejemplo, en el caso del índice de Shannon-Wiener, a pesar que la riqueza de especies en el sitio A es más del triple que en el sitio C (16 vs 5) y el número de individuos capturados es similar (215 vs 218), el valor del índice del sitio C representa el 66 % del sitio A. Por otra parte, el índice muestra valores muy similares entre el sitio B y C, a pesar de que el B tiene más del doble de especies (11 vs 5).

En resumen, aunque la muestra del sitio A presenta un número de especies notablemente superior al resto, los resultados indican que la diversidad no difiere notablemente. Una expectativa lógica sería que los tres índices reflejaran de manera lineal los cambios en

Tabla 3.4. Número de individuos e índices ecológicos de los ensamblajes de murciélagos de los tres sitios de la Tabla 3.2.

Índice	Sitio A	Sitio B	Sitio C
Número de individuos	215	351	218
Riqueza observada (S)	16	11	5
Shannon-Wiener (H)	2,143	1,451	1,421
Simpson (D)	0,163	0,307	0,264

riqueza de especies y abundancia. Desde el punto de vista ecológico, la diversidad de especies es una propiedad relacionada con la composición de especies de un ensamblaje, que puede definirse como el recíproco del promedio de las abundancias relativas de las especies que lo componen (Hill, 1973). En una comunidad o ensamblaje de especies, donde todas tengan los mismos valores de abundancia, el valor de este recíproco es máximo y corresponde al número efectivo de especies (Jost, 2006; Tuomisto, 2010; Moreno *et al.* 2011).

Una alternativa al uso tradicional de los índices de Shannon-Wiener y la *D* de Simpson, es convertirlos en expresiones que indiquen el “número efectivo de especies” o “diversidad verdadera”. Este último término fue acuñado por Jost (2006), aunque ha sido criticado, porque la diversidad “verdadera” depende de cómo se conciba y a través de que operaciones se intente reflejarla. Una de las ventajas de expresar la diversidad de un ensamblaje en números efectivos de especies, es que permite comparar directamente la magnitud de la diferencia en la diversidad de dos o más sitios, lo cual no es posible con índices tradicionales de diversidad (Jost, 2006; Jost y Gonzalez-Oreja, 2012). De hecho en la actualidad existe consenso que si el interés es cuantificar la diversidad de la comunidad, se deben emplear los números efectivos de especies y no los índices de entropía (Moreno *et al.*, 2011).

La estructura de estos índices depende de cómo tratan la distribución de la abundancia de las especies. Por ejemplo, la riqueza de especies (*S*), es un índice de orden 0 (<sup>0</sup>D), porque ignora la abundancia de las especies detectadas. De este modo, el “número efec-

tivo de especies” de un índice de orden “0” es su valor neto en sí mismo, en este caso sería el número de especies observadas en un inventario. Por otra parte, el índice de Shannon-Wiener es de orden 1 (<sup>1</sup>D), porque no se encuentra sesgado por el aporte de las especies más abundantes ni de las más raras de una muestra. Finalmente, el índice de Simpson es de orden 2 (<sup>2</sup>D), ya que resulta especialmente sensible a la abundancia de las especies más abundantes y muy poco sensible al aporte de las especies raras.

Las conversiones de los índices ecológicos de Shannon y Simpson a números efectivos de especies es el siguiente:

$$\begin{aligned} \text{Índice de Shannon-Wiener (H)} &= \exp^{(H)} \\ \text{Índice de Simpson (D)} &= 1/D. \end{aligned}$$

Si se calcula el número efectivo de especies del ejemplo de la Tabla 3.2, se obtiene que el sitio de mayor diversidad de orden 1 (<sup>1</sup>D) es el A, con un número de especies efectivas equivalente a 8,2. Este valor representa casi el doble del número de especies efectivas presente en los sitios B y C (Tabla 3.5). Por ejemplo, se podría concluir que el bosque natural (sitio A) tiene una diversidad de murciélagos que difiere en 49,95 % respecto a los pastizales con árboles aislados (sitio C). Lo anterior contrasta con los resultados del índice de Shannon, donde la diferencia es de sólo 33,7 %. La diversidad de orden 2 (<sup>2</sup>D) es menor en todos los sitios, ya que solo se centra en las especies más abundantes. En este caso el sitio C muestra mayor diversidad que el B porque todas las especies presentan valores relativamente altos de abundancia, o sea una mayor equitatividad de las especies más abundantes.

El concepto de diversidad se encuentra ligado al de equitatividad. Para un conjunto de especies dada, la diversidad ostenta un valor mínimo cuando la abundancia está concentrada en una especie y todas las demás están representadas por un individuo, y tiene un valor máximo cuando todas las especies son igualmente comunes; el ejemplo anterior ilustra bien estas relaciones.

Tabla 3.5. Resultados del análisis de la diversidad de murciélagos de los tres sitios de la Tabla 3.2, basado en los valores de números efectivos de especies observadas y estimadas. En el caso de la diversidad estimada se empleó el estimador no paramétrico Jackknife 1.

Sitio	Diversidad observada			Diversidad esperada		
	<sup>0</sup> D	<sup>1</sup> D	<sup>2</sup> D	<sup>0</sup> D	<sup>1</sup> D	<sup>2</sup> D
A	16	8,199	6,135	20	8,523	6,135
B	11	4,183	3,225	15	4,267	3,247
C	5	4,104	3,731	5	4,142	3,782

### DIVERSIDAD BETA

Resulta de utilidad explorar la relación que existe entre la riqueza de especies, la diversidad (número efectivo de especies) y la equitatividad (Jost *et al.*, 2010; Toumisto, 2012). La diversidad beta ( $\beta$ ) también tiene gran relevancia en la ecología del paisaje para cuantificar y evaluar la diversidad biológica, así como para la conservación y para el manejo de los ecosistemas (Legendre *et al.*, 2005; Calderón-Patrón *et al.*, 2012). La diversidad  $\beta$  puede conceptualizarse como el grado de variación en la composición de especies entre diferentes comunidades en un paisaje. Estas similitudes o diferencias pueden estar basadas en datos de presencia-ausencia o de abundancia proporcional o relativa.

La diversidad beta es una medida de disimilitud entre la composición de muestras diferentes. Los cambios en la composición resultan de dos componentes: *el reemplazo de especies* (una especie es sustituida por otra especie) y la *diferencia de riqueza de especies* (diferencia absoluta entre el número de especies entre muestras). La diversidad beta total ( $\beta_{to}$ ) está dada por la suma  $\beta_{to} = (b + c)/(a + b + c)$ , donde  $b$  es el número de especies presentes exclusivamente en la muestra A,  $c$  el número de especies exclusivas de la muestra B, y  $a$  es el número de especies comunes de ambas muestras. La beta total puede descomponerse en  $\beta_{to} = \beta_{re} + \beta_{ri}$ , donde  $\beta_{re}$  es el componente de reemplazo y  $\beta_{ri}$ , el componente de diferencia de riqueza de especies. Así,  $\beta_{re} = 2$

$\times [\min(b,c)/(a + b + c)]$  y  $\beta_{ri} = (b-c)/(a + b + c)$  (Carvalho *et al.*, 2012).

Por ejemplo, se quiere calcular la diversidad beta entre el bosque natural (sitio A) y el bosque secundario (sitio B) de la Tabla 3.2; en este caso  $b = 5$ ,  $c = 0$  y  $a = 11$ . Entonces:  $\beta_{to} = (5 + 0)/(11 + 5 + 0) = 0,31$ , por lo que variación en la composición o disimilitud entre ambos sitios es de 31 %. Si se quisiera expresarlo como un índice de similitud (%), sería:  $S = 100 - 31 = 69$  %. Al descomponer la disimilitud beta total en sus componentes de reemplazo y de diferencia de riqueza de especies se obtiene:  $\beta_{re} = 2 \times [0]/(16) = 0$  % y  $\beta_{ri} = (5)/(16) = 31$  %; o sea la disimilitud en la diversidad de murciélagos entre el bosque natural y el secundario se debió básicamente a la diferencia en la riqueza de especies.

Cuando consideramos la diversidad local como una unidad de un conjunto de muestras mayor, la diversidad alfa consiste en el valor promedio de especies por unidad de ese conjunto de muestras, mientras que la diversidad gamma ( $\gamma$ ) representa la diversidad total de especies de ese conjunto de muestras. Así,  $\gamma = \alpha/N$ , donde  $\gamma$  es la diversidad total de especies y  $N$  es el conjunto de unidades consideradas. Se han reconocido dos formas básicas para dividir la diversidad  $\gamma$ : un método que relaciona a las diversidades  $\alpha$  y  $\beta$  de forma aditiva ( $\gamma = \alpha + \beta^+$ ), y otro que lo hace de forma multiplicativa ( $\gamma = \alpha \times \beta$ ). El método de partición multiplicativo de la diversidad es el que debe usarse si los objetivos del estudio son medir la diferenciación relativa entre las unidades de muestreo, mientras que el método aditivo puede ser útil para medir la diferenciación absoluta entre comunidades con unidades fácilmente reconocibles. Los métodos de partición de la diversidad son una parte importante del estudio de la diversidad en paisajes heterogéneos, y sus resultados pueden ser utilizados para la toma de decisiones en biología de la conservación (Moreno, 2001; Pereyra y Moreno, 2013).

En la expresión aditiva de la diversidad, la beta aditiva  $\beta^+$ , también denominada exceso de diversidad regional, es una medida de

diferenciación absoluta que pondera cuanto excede la diversidad regional ( $\gamma$ ) a la diversidad media de especies de una sola unidad de muestreo ( $\alpha$ ), es decir, la magnitud absoluta de incremento en la diversidad entre la escala local y la escala regional (Chao *et al.*, 2012). Por su parte, la diversidad beta multiplicativa ( $\beta = \gamma/\alpha$ ) expresa la relación o diferenciación entre la diversidad regional y la diversidad local o de unidades de ese conjunto. Esta representa una medida de diferenciación relativa entre muestras con respecto a la diversidad gamma, al cuantificar cuántas veces gamma es más diversa que el promedio de unidades; y es posible considerarla como una medida global de la heterogeneidad de la región.

Veamos el ejemplo de la Tabla 3.2, donde se muestrearon tres sitios ( $N = 3$ ) que varían en riqueza de especies y composición. La riqueza total de este conjunto es de 16 especies ( $\gamma = 13$ ). De esta forma:  $\alpha = \gamma/N = 16/3 = 5,3$ ;  $\beta = \gamma/\alpha = 13/5,3 = 2,4$ ;  $\beta^+ = \gamma - \alpha = 13 - 5,3 = 7,7$ . De este modo, la unidad promedio del conjunto de sitios ( $\alpha$ ) equivale a 5,3 especies. Por su parte,  $\beta$  señala que  $\gamma$  es 2,4 veces más diversa que el promedio de los tres sitios, o sea, que el promedio de cada sitio tiende a ser 2,4 veces menos diverso en especies que el conjunto de datos. Por último,  $\beta^+$  indica que  $\gamma$  presenta 7,7 especies más que la riqueza promedio entre sitios.

### CONSIDERACIONES FINALES

Para la obtención de información básica confiable para la toma de decisiones relacionadas con el manejo de la biodiversidad y la priorización de áreas para la conservación, es necesario el desarrollo de estrategias multidisciplinarias, que permitan obtener información a corto y mediano plazo acerca de la composición y los cambios en las comunidades biológicas (Haila y Margules, 1996). En la mayoría de las situaciones, la única forma de aproximarnos a la cuantificación de la biodiversidad es mediante inventarios.

Al usar el conjunto de muestras obtenidas a partir de los inventarios se pueden estimar la riqueza en especies en las áreas muestrea-

das. El éxito dependerá de que la estrategia de muestreo sea realmente la adecuada para los objetivos del estudio. Por lo tanto, es sumamente importante que los inventarios sean planificados de acuerdo al grupo biológico que se pretende evaluar y al tipo de comunidad y zona geográfica en que se va a realizar el estudio. Existen diferentes métodos e índices para evaluar la diversidad local y regional, así como el recambio y la similitud/disimilitud entre áreas o localidades, que podemos utilizar para analizar nuestros datos. Para una correcta interpretación de estos, siempre se debe tener en cuenta la naturaleza de los datos y las implicaciones que tiene el uso de cada índice, en correspondencia con la pregunta de estudio.

### LITERATURA CITADA

- Alayo, P. y L. R. Hernández. *Atlas de las mariposas diurnas de Cuba* (Lepidoptera: Rhopalocera). Editorial Científica-Técnica, La Habana, 148 pp.
- Basset, Y., J. F. Mavoungou, J. B. Mikissa, O. Missa, S. E. Millar, R. L. Kitching y A. Alonso. 2004. Discriminatory power of different arthropod data sets for biological monitoring and anthropogenic disturbance in tropical forest. *Biodiversity and Conservation* 13: 709-732.
- Calderón-Patrón, J. M., C. E. Moreno y I. Zuria. 2012. La diversidad beta: medio siglo de avances *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 879-891.
- Carvalho, J. C., P. Cardoso y P. Gomes. 2012. Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*. 21: 760-771.
- Colwell, R. K. 2013. *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 9. <http://purl.oclc.org/estimates>
- Chao, A. y T. J. Shen. 2010. Program Spade (Species prediction and diversity estimation). <http://chao.stat.nthu.edu.tw>.
- Chao, A., C. H. Chiu y T. C. Hsieh. 2012. Proposing a resolution to debates on diversity partitioning. *Ecology* 93: 2037-2051.
- Chediak, S. E. 2009. *Monitoreo de biodiversidad y recursos naturales: ¿para qué?* Colección Corredor Biológico Mesoamericano México. Serie Diálogos/ Número 3, 90 pp.



- Delfín-González, H. y D. Burgos. 2000. Los braconidos (Hymenoptera: Braconidae) como grupo parámetro de biodiversidad en las selvas deciduas del trópico: una discusión acerca de su posible uso. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie) 79: 43-56.
- Dennis, J. G. y M. A. Ruggiero. 1996. Biodiversity inventory: building an inventory at scales from local to global. Pp. 149-156. En: *Biodiversity in managed landscapes* (R. C. Szaro y D. W. Johnston, Eds.). Oxford University Press, Oxford.
- Díaz, L. M. y A. Cádiz. 2008. Guía taxonómica de los anfibios de Cuba. *ABX Taxa* 4, 294 pp.
- Díaz, L., M., W. S. Alverson, A. Barreto V y T. Wachter (Eds.). 2006. Cuba: Camagüey, Sierra de Cubitas. *Rapid Biological Inventories Report 08*. The Field Museum, Chicago.
- Dirzo, R. y P. J. Raven. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources* 28: 137-167.
- Feinsinger, P. 2003. *El diseño de estudios de campo para la conservación de la biodiversidad*. Editorial FAN, Santa Cruz de la sierra, Bolivia, 242 pp.
- Fong G., A., D. Maceira F., W. S. Alverson y T. Wachter (Eds.). 2005. Cuba : Parque Nacional "Alejandro de Humboldt." *Rapid Biological Inventories Report 14*. The Field Museum, Chicago.
- Garrido, Ó. H. y A. Kirkconnell. 2000. *Field guide to the birds of Cuba*. Cornell Univ. Press, Nueva York, 253 pp.
- Gotelli, N. J. y G. L. Entsminger. 2006. *EcoSim: Null models software for ecology*. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465. <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>.
- Haila, Y. y C. R. Margules. 1996. Survey research in conservation biology. *Ecography* 19: 323- 331.
- Halffter, G. y C. Moreno. 2005. Significado biológico de las diversidades Alfa, Beta y Gama. Pp. 5-18. En: *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades Alfa, Beta y Gama* (G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic, Eds.). CONABIO, SEA, CONACYT. M3M: Monografías Tercer Milenio, Vol. 4 SEA. Zaragoza.
- Halffter, G., C. Moreno y E. Pineda. 2001. Manual para la Evaluación de la Biodiversidad en Reservas de la Biosfera. *Manuales y Tesis Sociedad Entomológica Aragonesa Vol. 2*. Zaragoza, 80 pp.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper, y P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis, version 2.17. *Palaeontologia Electronica* 4:1-9.
- Hayek, L. C. y M. A. Buzas. 1997. *Surveying natural populations*. Columbia University Press, New York, 563 pp.
- Herzog, S. K., M. Kessler y T. M. Cahill. 2002. Estimating species richness of tropical bird communities from rapid assessment data. *The Auk* 119: 749-769.
- Hill, M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54:427-432.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113: 363-375.
- Jost, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88: 2427-2439.
- Jost, L. y J. A. González-Oreja. 2012. Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta Zoológica Lilloana* 56: 3-14.
- Jost, L., P. Devries, T. Walla, H. Greeney, A. Chao y C. Ricotta. 2010. Partitioning diversity for conservation analyses. *Diversity and Distributions* 16: 65-76.
- Kirkconnell, A., D. F. Stotz y J. M. Shoplund (Eds.). 2005. Cuba: Península de Zapata. *Rapid Biological Inventories Report 07*. The Field Museum, Chicago, .
- Koleff, P., K. J. Gaston y J. J. Lennon. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* 72: 367-382.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological Methodology*. 2nd ed. Benjamin/Cummings.
- Legendre P., D. Borcard y P. R. Peres-Neto. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75: 435-450.
- Lettink, M. y D. P. Armstrong. 2003. An introduction to mark-recapture analysis for monitoring threatened species. *Department Conservation Technical Series 28A*: 5-32.
- Magurran, A. E. y B. J. McGill. 2011. *Biological diversity: Frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press, 345 pp.
- Mancina, C. A. 2011. Los murciélagos de la Reserva de la Biosfera "Sierra del Rosario", Cuba: un proyecto de monitoreo a largo plazo. *Boletín RELCOM* (Red Latinoamericana para la Conservación de los Murciélagos) 2: 5-9.
- McGeoch, M. 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews* 73: 181-201.
- Mittermeier, R. A. y A. Forsyth. 1992. Conservation Priorities: The Role of Rap. En: *Rapid Assessment Program: status of forests remnants in the Cordillera de la Costa and Adjacent Areas of South-western Ecuador* (T. A. Parker y

- J. L. Carr, Eds.). Conservation International, Washington.
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. *Manuales y Tesis Sociedad Entomológica Aragonesa*. Vol.1. Zaragoza, 84 pp.
- Moreno, C. E., F. Barragán, E. Pineda y N. P. Pavón. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82:1249-1261.
- Moreno, C. y G. Halffter. 2001. On the measure of sampling effort used in species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology* 38:487-490.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. B. da Fonseca y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- New, T. R. 2005. *Invertebrate conservation and agricultural ecosystems*. Cambridge University Press, UK.
- Noss, R. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical model. *Conservation Biology* 4: 355-364.
- Olson, D. M. y E. Dinerstein. 2002. The Global 200: priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89:199-224.
- Pearson, D. L. y F. Cassola. 1992. World-wide species richness patterns of Tiger Beetles (Coleoptera: Cicindelidae): Indicator taxon for biodiversity and conservation studies. *Conservation Biology* 6: 376-391.
- Pereyra, L. C. y C. E. Moreno. 2013. Divide y vencerás: revisión de métodos para la partición de la diversidad regional de especies en sus componentes alfa y beta. *Revista Chilena de Historia Natural* 86: 231-239.
- Reyes-Novelo, E., V. Meléndez, H. D. González y R. Ayala. 2009. Abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) como bioindicadores en el Neotrópico. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 10: 1-13.
- Roubik, D. W. 2001. Ups and downs in pollinator populations: When is there a decline? *Conservation Ecology* 5(1): 2.
- Ruokolainen, K., A. Linna y H. Tuomisto. 1997. Use of Melastomataceae and Pteridophytes for revealing phytogeographical patterns in Amazonian rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 13: 243-256.
- Silva Taboada, G. 1979. *Los murciélagos de Cuba*. Editorial Academia, La Habana, 423 pp.
- Soberón, J. M. y J. B. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7: 480-488.
- Stork, N. E., M. J. Samways y H. A. C. Eeley. 1996. Inventorying and monitoring biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 39-40.
- Tuomisto, H. 2012. An updated consumer's guide to evenness and related indices. *Oikos* 11: 1203-1218.
- Tuomisto, H. 2010. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography* 33: 2-22.
- Villarreal H., M. Álvarez, S. Córdoba, F. Escobar, G. Fagua, F. Gast, H. Mendoza, M. Ospina y A. M. Umaña. 2006. *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad* (Segunda edición). Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia, 236 pp.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- Zachos, F. E. y J. C. Habel (Eds.). 2011. *Biodiversity Hotspots: Distribution and Protection of Conservation Priority Areas*. Springer, Nueva York, 546 pp.