

ENTRE DIVERSIDADES ECOLÓGICAS

Jorge Luis FONTENLA*

1. Instituto de Ecología y Sistemática, carretera Varona 11835, Rpto. Parajón, Boyeros, 11900, La Habana, Cuba.

* Autor para correspondencia: fontenla@ecologia.cu

RESUMEN: Durante décadas se han utilizado índices de entropía y probabilidad para medir la diversidad de especies, pero los mismos pueden ofrecer resultados no comparables, ambiguos y contra-intuitivos. Una solución es su conversión en índices de números efectivos de componentes, cuyas unidades de medida son las especies. Estos números constituyen una referencia virtual de los ensamblajes, donde todas sus especies están igualmente representadas. La relación entre el reparto real de las abundancias y la representatividad teórica igualitaria, produce un valor de “diversidad verdadera”. Sin embargo, tales valores pueden producir también resultados contra-intuitivos. La diversidad “real” u óptima de un ensamblaje no tiene que estar relacionada con una representatividad semejante de cada componente, sino con una combinación de riqueza y abundancia elevadas de especies y linajes supraespecíficos, así como con la estructura funcional de los ecosistemas. En el presente análisis se aboga por una percepción más amplia de la interpretación de la diversidad ecológica, vinculada con diferentes propiedades emergentes de los ensamblajes. Por otra parte, se repasan varias medidas de la diversidad beta y sus componentes en sus diferentes expresiones de disimilitud entre ensamblajes, así como en sus relaciones entre la escala local y regional de unidades de muestreo y composición. Las expresiones de la diversidad beta (y zeta) constituyen herramientas útiles para interpretar la estructura y los cambios en la composición de los ensamblajes en diferentes contextos ecológicos.

PALABRAS CLAVE: diversidad beta, ensamblajes, estructura ecológica, número efectivo de especies.

ABSTRACT: AMONG ECOLOGICAL DIVERSITIES. During decades, there have been used entropy and probability indexes as measures of ecological diversity, but they may yield non-comparable, ambiguous and counter-intuitive results. A solution is their conversion in effective number of components, whose measurement units are species. These numbers constitute a virtual reference of the assemblages, where each species is equally represent. The relation between the actual abundance distribution and the theoretical distribution yields a value of “true diversity”. However, these numbers can also produce counter-intuitive results. The “actual” or optimal assemblage diversity has not to be relate to an equal abundance of each of their components, related to a combination of high richness

and abundance of species and supra-specific lineages, as well as to the functional structure of ecosystems. In the present analysis, it is advocate for a wider perception of ecological diversity interpretation, linked to different assemblage emergent properties. On the other hand, it is commented about several beta diversity measurements and its components, taking into account its different expressions as a dissimilarity index and its relationship between compositions and sampling units at local and regional scales. The various expressions of beta (and zeta) diversity could be consider useful tools for the understanding and interpretation of assemblage’s composition and structure.

KEYWORDS: assemblages, beta diversity, ecological structure, effective number of species

INTRODUCCIÓN

El término “biodiversidad” fue acuñado en el “Fórum Nacional sobre Biodiversidad”, celebrado en Washington DC, 1985. Las memorias del evento se publicaron en 1988 por Edgar O. Wilson, bajo el título *Biodiversity*. Dicho término se refiere a la diversidad biológica como la multiplicidad de la vida en todas sus manifestaciones y niveles de organización, desde la variación genética hasta la pluralidad de ecosistemas y paisajes.

Sin embargo, desde mucho antes se ha medido la *diversidad ecológica* o *diversidad de especies* a través de índices que, por lo general, producen un valor numérico resultante de la combinación del número de especies y del reparto de sus abundancias en unidades de muestreo (Jost y González-Oreja, 2012; Toumisto, 2012a). Hurlbert (1971) definió la diversidad de especies como una función del número de especies presentes (riqueza de especies) y del reparto de individuos entre las mismas (equidad o equitabilidad)¹. La imposibilidad por parte de tales índices de reflejar dicha función mediante un resultado numérico, motivó a Hurlbert (1971) tildar de un “no-concepto sin sentido” al término “diversidad de especies”. Por su lado, Peet (1975) declaraba que tales índices eran inapropiados para la mayoría de las situaciones ecológicas.

Los índices combinatorios de riqueza y equitabilidad pierden información de ambas propiedades al reducirlas a un

valor único (Hamilton, 2005; Mendes *et al.*, 2008), el cual no puede ser interpretado desde un punto de vista biológico o estadístico (Zang *et al.*, 2012). De hecho, la riqueza y la abundancia de las especies constituyen aspectos de la estructura de los ensamblajes no necesariamente relacionados (Barrantes y Sandoval, 2009). Con el propósito de evitar confusiones, se utiliza el término riqueza de especies para referirse sólo al número de especies de una unidad de muestreo, mientras que *diversidad de especies* señala el resultado de un índice combinatorio de la riqueza de especies y la distribución de sus abundancias (Spellerberg y Fedor, 2003; Sanjit y Bhatt, 2005). No obstante, es usual observar en la literatura el tratamiento indistinto de diversidad de especies por diversidad ecológica, diversidad biológica o, simplemente, diversidad.

El objeto de estudio de la diversidad tiende, de igual modo, a generar controversias terminológicas. Lo habitual es calcular la diversidad de un *ensamblaje* de organismos (Grabchak *et al.*, 2017; Scheiner *et al.*, 2017). Fauth *et al.* (1996) delimitaron las agrupaciones de organismos mediante la intersección de tres esferas: filogenia, espacio o geografía, y recursos (Fig.1). La *comunidad* sólo concierne al espacio, mientras que el *ensamblaje* (assemblage) consiste en la intersección de la comunidad con la filogenia, delimitando un grupo de organismos que se relaciona filogenéticamente entre sí, tales como plantas con flores, aves, lagartos, mariposas diurnas, libélulas, hormigas u otros. Subgrupos del ensamblaje relacionados por la semejanza en la utilización de recursos serían *ensambles* (*ensembles*). Un término equivalente al de *ensamblaje* es el de *taxocenosis*. Al igual que en el uso indistinto de riqueza y diversidad, es posible observar el de *comunidad* por *ensamblaje* o *taxocenosis*.

Entre otros, Chiarucci *et al.* (2011) coincidieron con la perspectiva de Fauth *et al.* (1996), al considerar una comunidad a todos los organismos coexistentes dentro de una unidad espacio-temporal. De manera coherente, Moreira *et al.* (2012) y Stroud *et al.* (2015) concibieron al ensamblaje como al conjunto de organismos coexistentes, pero más relacionados filogenéticamente entre sí. Halffter (2003) le otorgó al término un sentido más funcional, definiéndolo como un conjunto integrado de trayectorias ecológicas-históricas (poblaciones-especies) moldeadas por el ambiente, con estructura y función propias, y no como un simple agregado de individuos coexistentes. Según Stroud *et al.* (2015), el término *ensemble*, sería un concepto redundante, subsumido en el de *ensamblaje*.

Monge-Nájera (2015) ha discrepado del uso de estos términos en idioma español. En su lugar, propuso el vocablo “asamblea” por *assemblage* y “conjunto” por *ensemble*. Sin embargo, “asamblea” connota y denota intencionalidad

¹Moreno (2001) recomienda el uso en español del término *equidad* como traducción de *evenness*, en el sentido de una medida del reparto de individuos por especies en un ensamblaje. Por su parte, Jost y González-Oreja (2012) reconocen que ningún término en español es por completo satisfactorio para expresar este fenómeno estructural. Dichos autores utilizan el término *equitabilidad*, aunque el mismo no esté incluido en el Diccionario de la Real Academia Española. Este último vocablo es el empleado en la presente reflexión.



FIGURA 1. Agrupaciones de organismos según Fauth *et al.* (1996). Grupos básicos definidos por el espacio (comunidades), la utilización de los recursos (gremios) y la filogenia (taxones). La intersección del espacio con la filogenia delimita los ensamblajes.

FIGURE 1. Groupings of organisms according to Fauth *et al.* (1996). Basic groups defined by space (communities), resource utilization (guilds) and phylogeny (taxa). Intersection between space and phylogeny delimits assemblages.

humana, mientras que “conjunto” ostenta un significado muy general y ambiguo. En lo que sigue, el término *comunidad* es empleado en el sentido de *ensamblaje*, si así aparece consignado por los diversos autores citados en el texto.

En resumen, es posible alegar que durante casi cinco décadas han proliferado “índices de diversidad”, acompañados por sus controversias particulares. Maurer y McGill (2011) opinaron que los índices más empleados lo son, en lo esencial, porque lo han sido antes y no necesariamente porque suministren información útil. Por otro lado, Jost (2006) afirmó que la diversidad no es un “concepto sin sentido”; pero la misma ha sido confundida con los índices utilizados para medirla. La perspectiva adoptada aquí sobre la diversidad ecológica, en tanto relación riqueza de especies-abundancia, consiste en visualizarla como una consecuencia emergente de la complejidad composicional de un ensamblaje (Jost, 2006, 2007; Chao y Jost, 2015).

La complejidad composicional de un ensamblaje se asocia al “número efectivo de especies” o “diversidad verdadera” contenido en el mismo. La determinación de la diversidad ecológica mediante este indicador estructural constituye una tendencia creciente en los análisis ecológicos actuales. Como se verá en las reflexiones que siguen, dicha medida es una manifestación de la equitabilidad “virtual” de tales conjuntos naturales, donde cada especie se encontraría igualmente representada. Otra tendencia interesante es la concepción de la diversidad beta como variación en la composición de especies entre unidades de muestreo, su desglose en componentes de reemplazo de especies y diferencia de riqueza, así como sus relaciones con las diversidades alfa y gamma.

En el presente análisis se aboga por una percepción amplia de la interpretación de la diversidad ecológica, vinculada con diferentes propiedades emergentes de los ensamblajes. De igual modo, se repasan varias medidas de la diversidad beta con su desglose en componentes y sus diferentes expresiones de disimilitud entre ensamblajes. Asimismo, se consideran algunas de las relaciones entre la diversidad beta, y la escala local (alfa) y regional (gamma) entre unidades de muestreo y composición.

DIVERSIDADES “VERDADERAS”

Jost y González-Oreja (2012) subrayaron que los índices de diversidad constituyen medidas de algo relacionado con la complejidad o diversidad de las comunidades, pero no de la diversidad real, ni compatibles con la percepción “intuitiva” de los biólogos. En su criterio, la aplicación de un índice produce un valor que tiene escaso o ningún sentido en sí mismo. Entre los más utilizados, se encuentran el de entropía o incertidumbre de Shannon-Wiener (H'), el de concentración o dominancia de Simpson (D) y el de probabilidad de encuentro de Gini-Simpson (GS). Las expresiones respectivas de estos índices son las siguientes:

$$H' = \sum p_i \ln p_i; D = \sum p_i^{-2}; GS = 1 - \sum p_i^2.$$

Donde p_i = proporción de la especie i en el conjunto de individuos de la muestra.

El índice H' refleja el contenido de información por individuo en relación con el conjunto. Es posible considerarlo también como la incertidumbre en la predicción acerca de cuál es la identidad de la especie a la que pertenece un individuo seleccionado al azar de un conjunto de S especies y N individuos. El índice D calcula la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de ese conjunto pertenezcan a la misma especie, sobre todo a la dominante numérica. El índice GS estima la probabilidad de que dichos individuos pertenezcan a especies distintas.

Valores elevados de H y GS , y pequeños de D , se encuentran asociados a un nivel de “diversidad” mayor. No obstante, estos índices no resultan comparables entre sí, porque los resultados ostentan significados diferentes. De hecho, el índice de Shannon-Wiener puede compararse consigo mismo sólo si se expresa con la misma base logarítmica. Si se utiliza \log_2 , entonces H' = bits/individuo; si la base es \log , H' = decits/individuo y con \ln , H' = nats/individuo.

Los índices comentados no son “malos” índices de incertidumbre, concentración o probabilidad de identidades; pero no expresan la diversidad de especies en sí mismos (Jost 2006; Jost y González-Oreja, 2012). Al respecto, Jost (2006; 2007) y Jost y González-Oreja (2012) puntualizaron la necesidad de distinguir entre la entropía u otras propiedades de un sistema y su número efectivo de componentes (especies en el caso de la ecología). Esta última expresión, no la entropía o cualquier otra medida, constituiría el núcleo mismo del concepto de diversidad ecológica.

MacArthur (1965) convirtió los resultados de índices de “diversidad”, en *números efectivos de especies*,

específicamente los de Shannon-Wiener y Simpson. Estos números equivalen al número de especies, igualmente abundantes, necesarias para producir el valor observado del índice. Al respecto, Hill (1973) declaró: “podemos decir que la noción de diversidad es poco más que la noción del número efectivo de especies presentes”. Hill propuso una serie de números de diversidad, cuya relevancia fundamental, al igual que el resultado de MacArthur (1965), estriba en que sus unidades de medidas son especies, por lo cual sus valores son comparables.

La serie básica de Hill, expresada en números efectivos, es la siguiente:

N_0 = riqueza de especies. Como no tiene en cuenta la abundancia de las especies, constituye la referencia máxima del sistema, su diversidad máxima posible, si todas las especies tuvieran la misma abundancia.

N_1 = ($e^{H'}$). Exponente de Shannon-Wiener; representa el número de especies “típicas” o abundantes.

N_2 = $1/\sum p_i^2$. Recíproco del índice de Simpson; representa el número de especies muy abundantes.

Heip *et al.* (1998) consignaron que $e^{H'}$ está expresado en unidades “más naturales”, indicadoras del número equivalente de especies. El sistema de Hill ha sido retomado por Jost (2006, 2007) y otros autores (Toumisto, 2010a, 2011, 2012; Jurasinski y Koch, 2011; Moreno y Rodríguez, 2011; Moreno *et al.*, 2011; Jost y González-Oreja, 2012; Gotelli y Chao 2013; Chao *et al.*, 2014; Chao y Jost, 2015). Chao *et al.* (2014) aseveraron que la serie de Hill, en tanto expresión de números efectivos de especies (NEE), constituye un sistema unificado para evaluar la diversidad. Para Toumisto (2011), el problema de la definición de la diversidad “queda resuelto” al considerarla como NEE. Pereyra y Moreno (2013) y Chao *et al.* (2014), afirmaron que tal proceder debe ser considerado la mejor manera de medir la diversidad.

El desempeño de N_1 para designar el número de especies comunes y el de N_2 para precisar el número de especies abundantes no es riguroso (Jost, 2010a). Si no existe mucha diferencia entre las abundancias de las especies, el resultado sumado de estos índices puede, incluso, ofrecer una cifra de especies superior a la real. N_1 es siempre igual o mayor que N_2 . Lo más racional sería interpretar N_1 como el NEE de la muestra y N_2 como la conversión equivalente del índice de Simpson.

Jost (2006) definió los NEE como la cantidad de especies igualmente abundantes, equivalentes al mismo valor de la medida de diversidad empleada. La medida de diversidad, es decir, el índice original, sería una expresión de entropía o probabilidad. Así, la noción de diversidad no se corresponde con los valores resultantes de los índices originales, sino con sus conversiones en números equivalentes o efectivos. Gregorius (2014) expuso el fundamento subyacente a los números efectivos. Sucede que evaluar la diversidad de un sistema sólo por su número de tipos (por ejemplo, especies) resulta ambigua, si los tipos no se encuentran en igualdad de representación por un criterio de medida (frecuencia, abundancia, biomasa). En consecuencia, el

NEE máximo posible, la diversidad máxima para ese sistema, significa una *comunidad ideal* donde todas las especies se encuentran *igualmente representadas*. En conclusión, el número efectivo de una comunidad *real* resulta del “desvío” de la ideal.

Grabchak *et al.* (2017) aseguraron que los números equivalentes permiten una interpretación sencilla del valor de la diversidad. En adición, enunciaron varios axiomas que deben cumplimentar las medidas de diversidad, presentes en dichos números. Entre ellos: a) ninguna especie tiene una función particular excepto su presencia, b) la diversidad máxima para un número fijo de especies ocurre cuando todas las probabilidades (de representación) son iguales y c) cualquier transferencia de probabilidad (variabilidad en las abundancias) aumenta las probabilidades, por tanto, su diversidad.

Jost (2006) manifestó que la diversidad de una comunidad se reduce al cálculo de una comunidad virtual, compuesta por especies igualmente comunes, las cuales producirían un número de componentes equivalentes al valor del índice utilizado. Por otro lado, Jost y González-Oreja (2012) aseveraron que la determinación de la diversidad de especies de una comunidad “es lo mismo que determinar a cuál comunidad compuesta por especies con abundancias iguales resulta equivalente; es decir, equivale a encontrar una comunidad de referencia (formada por especies igualmente comunes)”. Así, la diversidad de un sistema resultaría equivalente a una referencia virtual de sí mismo, donde todos sus componentes exhiben la misma abundancia.

De acuerdo con lo expuesto, el cálculo de la diversidad consistiría en la determinación del NEE de un conjunto de datos o unidades de muestreo u observación. Cuando todas las especies de un conjunto exhiben la misma abundancia, la diversidad será máxima *para ese conjunto* y su NEE equivale a su riqueza de especies. Cuando la abundancia entre especies difiere, el NEE será siempre menor al de la riqueza de especies.

Los NEE expresan la “diversidad verdadera” de un conjunto (Jost, 2006; 2007; 2010a; b; Toumisto, 2010a; 2011; Moreno *et al.*, 2011; Gotelli y Chao, 2013; Pereyra y Moreno, 2013). Según Toumisto (2010a), la concepción del término *diversidad*, su definición lógica, puede entenderse como la *diversidad verdadera* de cualquier sistema, encarnada por su número efectivo de componentes. El término “diversidad verdadera” ha sido criticado (Hoffman y Hoffman, 2008; Anderson *et al.*, 2011; Jurasinski y Koch, 2011; Moreno y Rodríguez, 2011). El fundamento de este criticismo es el reconocimiento del carácter multifacético y subjetivo de la percepción de la diversidad, contrapuesto a una dimensión absoluta para detectarla y medirla. Desde esta perspectiva, Jurasinski y Koch (2011) subrayaron que la perspectiva de Toumisto (2010a) ofrece una definición “estrecha” de la diversidad.

Toumisto (2010b) argumentó que la diversidad verdadera es el inverso del promedio de las abundancias proporcionales ($\sum p_i$) de las especies en un ensamblaje. Toumisto (2011) justificó la definición “estrecha” de un concepto o término, mediante analogías con expresiones biológicas,

tales como la referencia a escarabajos “verdaderos” u hojas “verdaderas”. De igual modo, equiparó una definición estrecha o ceñida, con un concepto “monofilético”, mientras que una definición más amplia, incluyente de varios fenómenos o propiedades relacionados con la diversidad, equivaldría a un concepto “polifilético”. Desde este ángulo, la diversidad verdadera significaría una definición monofilética, en tanto corresponde, de manera exclusiva, a NEE.

La conversión de un índice en su número equivalente consiste en expresar el índice en términos de x y su despeje (Jost, 2006, 2007). En los índices mencionados, la conversión es como sigue:

$$H': x = \sum p_i \ln p_i = \exp(x) = 2.72^H. \quad (N1).$$

$$D: x = \sum p_i^2 = 1/x = 1/\sum p_i^2. \quad (N2).$$

$$GS: x = 1 - \sum p_i^2 = 1/1 - x = 1/1 - (1 - \sum p_i^2).$$

Los índices de diversidad verdadera, o conversiones de los índices de entropía o probabilidad, cumplen el principio de duplicación o linealidad, lo cual no sucede con los índices originales (Jost, 2006, 2007; Chao y Jost, 2015). Ello significa que, si un conjunto de especies igualmente abundantes tiene el doble de riqueza que otro conjunto semejante, el primero tiene un valor de diversidad (NEE) doble a la del segundo. El monto absoluto de la abundancia no influye, porque la abundancia proporcional de cada especie en cada caso se corresponde con $1/S$.

En la Tabla 1 se observa un conjunto de 10 especies y 20 individuos cada una y otro conjunto con 5 especies y 400 individuos cada una. Los índices de entropía-probabilidad no reflejan necesariamente esta diferencia. Sin embargo, las conversiones equivalentes de dichos índices producen un resultado de 10 y 5 especies efectivas, lo cual representa la diversidad máxima posible *para cada conjunto*, al equivaler los NEE a la riqueza de especies cuyos miembros se encuentran igualmente representados.

Un ejemplo ilustrativo de no linealidad es ofrecido por el índice de Shannon-Wiener. Un valor de $H' = 2,11$, no parece muy diferente de un valor de $H' = 2,76$. Sin embargo, sus

Tabla 1. Dos ensamblajes hipotéticos, cada uno con especies igualmente abundantes. Índices: Simpson (D), Gini-Simpson (GS), Shannon (H), y sus conversiones respectivas en índices de diversidad. Ver texto para descripción de los índices.

TABLE 1. Two hypothetical assemblages, each one with equally-abundant species. Indexes: Simpson (D), Gini-Simpson (GS), Shannon (H), and their respective conversions into diversity indexes. See text for indexes descriptions.

Variables	Ensamble 1	Ensamble 2
Especies	10	5
Individuos	200	2000
D	0,1	0,2
GS	0,9	0,8
H	2,3	1,6
1/D	10	5
1/1-GS	10	5
e^H	10	5

NEE (e^H), equivalen a 8 y 16 especies, respectivamente. La diferencia en décimas de los índices originales se transmuta en que un ensamblaje exhibe el doble de la diversidad del otro. Como exponen Moreno *et al.* (2011), la diversidad en números efectivos, permite comparar la diferencia entre comunidades, ya sea en el sentido D_A/D_B , o en el sentido D_B/D_A . Con este criterio, es posible afirmar que esas 16 especies efectivas corresponden a un ensamblaje el doble de diverso que el ensamblaje con 8 especies efectivas.

Según se ha reiterado, cuando todas las especies de un conjunto tienen la misma abundancia, la proporción de las mismas equivale a $1/S$ y el NEE iguala la riqueza de especies del conjunto. En estas condiciones, cualquier índice de entropía-probabilidad producirá el mismo valor del NEE. Cuando la abundancia de las especies varía -lo más usual en la naturaleza- la proporción de cada una será mayor o menor que $1/S$. En tal caso, los índices equivalentes (de diversidad) no ofrecen valores iguales. Lo anterior ocurre porque las medidas de diversidad difieren en cómo reflejan las diferencias entre las abundancias proporcionales de las especies, el llamado *orden q* de la medida de diversidad. El orden q de una medida de diversidad indica su mayor o menor sensibilidad a la rareza de las especies (Jost y González-Oreja, 2012).

La diversidad de orden cero ($q=0$) no tiene en cuenta la abundancia de las especies y equivale a S , o riqueza de especies del conjunto. Cuando $q=1$, el índice pondera de manera equitativa, tanto a las especies más abundantes, como a las más escasas, según es el caso del índice de Shannon-Wiener, cuya conversión es e^H . Cuando $q=2$, el resultado estará más sesgado hacia el número de especies más abundantes, porque una proporción grande de abundancia, elevada al cuadrado, resultará también en una proporción elevada, mientras que una proporción pequeña ofrecerá un producto todavía más pequeño.

Estos órdenes de diversidad resultan equivalentes a los números de Hill mencionados con anterioridad. Jost (2006) expresa el orden q como qD . De este modo, las expresiones 0D , 1D y 2D equivalen a los números de Hill $N0$, $N1$ y $N2$, respectivamente. Jost (2006) concluyó que el índice más adecuado de diversidad debe ser la conversión de Shannon-Wiener ($2,72^H$), por constituir el índice menos sesgado en cuanto al tratamiento de las abundancias proporcionales.

Resulta obvio que el valor de los NEE está relacionado con la equitabilidad del ensamblaje. La equitabilidad expresa la manera en la que se distribuyen las abundancias de las especies. Esta propiedad reviste suma importancia para comprender la estabilidad y funcionamiento de los ecosistemas (Chiarucci *et al.*, 2011). Los cambios en las abundancias relativas de las especies pueden ser más informativos que los cambios absolutos de presencia-ausencia (Jost y González-Oreja, 2012). La equitabilidad, al igual que la diversidad, ostenta un valor mínimo cuando la abundancia del ensamblaje está concentrada en una especie y el resto representado por un individuo, mientras que exhibe un valor máximo cuando todas las especies son igualmente comunes (Jost, 2010a).

Hurlbert (1971) formuló una expresión generalizada de equitabilidad, donde esta sería igual a la diversidad sobre la riqueza de especies ($E = D/S$). Si la diversidad de especies

equivale al NEE, la equitabilidad sería la expresión e^H/S , (índice de Buzas y Gibson, 1969). Esta expresión indica cuál es la proporción de la comunidad ideal que produce su NEE, según el desvío de la distribución de las abundancias.

Por ejemplo, si un ensamblaje con 20 especies exhibe un índice $H' = 2,1$, su número efectivo de especies (e^H) es igual a ocho especies, equivalente a un ensamblaje virtual de referencia con ocho especies igualmente abundantes. Su equitabilidad (e^H/S) sería $E = 8/20 = 0,40$. Así, el número efectivo o diversidad "verdadera" del ensamblaje representa sólo 40% de su riqueza de especies. Si en este ensamblaje realizáramos un reparto de abundancia donde todas las especies estuvieran igualmente representadas, dicho reparto cubriría sólo 40% (8 especies) de las 20 especies del ensamblaje.

Las expresiones siguientes (Jost, 2010a; Toumisto, 2012) denotan las relaciones entre la diversidad, la riqueza, la equitabilidad y la desigualdad.

Diversidad = Riqueza x Equitabilidad

Equitabilidad = Diversidad/Riqueza

Desigualdad = Riqueza/Diversidad = 1/ Equitabilidad

Riqueza = Diversidad x Desigualdad

La equitabilidad es también llamada factor de equitabilidad (EF) y la desigualdad factor de desigualdad (FD). La equitabilidad relativa (ER) y la desigualdad relativa (DR) se determinan mediante las expresiones siguientes:

$ER = (D-1)/(S-1)$ (índice de equitabilidad relativa) (0→1).

$DR = (FD-1)/(S-1)$ (índice de desigualdad relativa) (0→1)

Los factores de equitabilidad y desigualdad expresan relaciones contrarias:

$ER = 0$, si la distribución de abundancias es por completo desigual, $ER = 1,0$ si la distribución de abundancias es completamente equitativa.

$DR = 0$, si la distribución de abundancias es por completo equitativa, $DR = 1$, si la distribución de abundancias es máximamente desigual.

El Anexo 1 muestra que la riqueza de especies de mariposas detectada en cada mes fue de 26, 16 y 17 especies, mientras que la abundancia total de cada mes correspondió a 997, 37 y 60 individuos, respectivamente. El índice de entropía (H') se incrementó de junio a febrero, al igual que los NEE, desde ocho especies efectivas en junio hasta 14 especies efectivas en febrero. La equitabilidad exhibió incrementos acordes, desde 30% hasta 81%. De manera consecuente, en junio se observaron los menores valores de equitabilidad relativa y los mayores de desigualdad y desigualdad relativa. Por el contrario, el índice de Berger-Parker (proporción de la especie más abundante), mostró un decrecimiento desde 47% en junio hasta 15% en febrero (Tabla 2).

Tabla 2. Índices ecológicos de un ensamblaje de mariposas en tres meses de estudio. Riqueza de especies (S), abundancia relativa (AR), entropía (H), número efectivo de especies (NEE), equitabilidad (E), factor de desigualdad (FD), equitabilidad relativa (ER), desigualdad relativa (DR), índice de Berger-Parker (B-P). Fórmulas de los índices en el texto. Cifra entre paréntesis intervalo de confianza de la abundancia según percentil ajustado con 9999 réplicas (programa Past v. 3.15).

TABLE 2. Ecological indexes from a butterfly assemblage in three studied months. Species richness (S), relative abundance (AR), entropy (H), effective number of species (NEE), evenness (E), inequality factor (FD), relative evenness (ER), relative inequality (DR), Berger-Parker index (B-P). Indexes formulae in text. Confidence limits between parentheses, according to adjusted percentile with 9999 iterations (Past software 3.15).

Variables	Junio	Diciembre	Febrero
S	26	16	17
AR	997 (12,1- 75,1)	37 (1,1 - 3,9)	60 (2,4 - 4,6)
H	2,06	2,29	2,63
NEE	7,9	9,9	13,9
E	0,30	0,62	0,81
FD	3,3	1,6	1,2
ER	0,28	0,6	0,81
DR	0,092	0,04	0,013
B-P	46,80%	32,40%	15,00%

En el criterio de Jost (2006; 2007), la equivalencia entre especies efectivas y la riqueza de especies representa lo que se espera, intuitivamente, sobre la diversidad. Mas, como el propio Jost (2010a) reconoce, cuando se compara la equitabilidad entre dos comunidades que difieren mucho en riqueza de especies, la comunidad con mayor riqueza tiende a exhibir una desigualdad mayor en su reparto de abundancia respecto de la más pobre en especies, aun si esta última es máximamente desigual. Un resultado así pudiera ofrecer una percepción contraintuitiva de la diversidad *real* de un ensamblaje.

No parece muy intuitivo que un ensamblaje, cuya riqueza de especies y abundancia global sean notablemente superiores (junio) a otros dos momentos de su dinámica temporal (diciembre y febrero), ostente tan sólo 80% y 57%, respectivamente, de la diversidad (medida por los NEE) de los otros conjuntos. El mes de junio superó 1,6 veces en especies y 27 veces en abundancia al mes de diciembre, mientras que al mes de febrero lo superó 1,5 veces en especies y 17 veces en abundancia (Anexo 1 y Tabla 2). Un observador *en el terreno* percibiría que el mes de junio es mucho más diverso que los otros dos meses.

Los índices ecológicos no tienen en cuenta la densidad o distribución espacial de los individuos y especies. Al recorrer la misma distancia en el terreno, los meses de diciembre y febrero muestran muy poca abundancia de mariposas, mientras que el mes de junio parece exuberante. Como es lógico, en los meses con abundancia relativa y riqueza de especies mucho menor, la percepción de la diversidad es notablemente pobre. Prácticamente, todas las especies compartidas con junio exhibieron su mayor abundancia en este mes, lo cual ofrece una percepción "intuitiva" de que en junio la diversidad fue superior.

Jost (2006, 2007, 2010a) y Chao y Jost (2015) interpretan la diversidad como una medida de la complejidad composicional de las comunidades. Para Jost y González-Oreja (2012), la diversidad es un término general utilizado para hacer referencia a algo más concreto: la complejidad de la estructura de una comunidad. Lo anterior es factible concebirlo de manera opuesta: la complejidad (estructural, funcional) es un término más general que abarca una gama de epifenómenos o fenómenos emergentes. Uno de estos epifenómenos *concretos* en un sistema complejo (ecosistema) sería la diversidad ecológica. Así, la complejidad es una propiedad de la cual es posible inferir el nivel de diversidad que se encuentra en un sistema (Morin, 2008).

Jost (2007, 2009) adujo que la aceptación de los NEE como medida de la diversidad verdadera no significa ignorar otros aspectos de la complejidad composicional, sino más bien implica transformarlos a todos en unidades comunes e intuitivas. La "diversidad verdadera" no incluye a todos esos posibles aspectos, sino, sobre la base del desvío de una distribución ideal virtual, incluye sólo el patrón de abundancia entre las especies del sistema.

Page (2010) catalogó la complejidad como un concepto todavía más problemático que la diversidad. En su criterio, la complejidad es la expresión de un comportamiento global interdependiente, donde los componentes interaccionan embebidos en una estructura relacional en redes. La diversidad es un epifenómeno consustancial de la complejidad de un sistema, que incluye diversidad de tipos y sus variaciones, conexiones y abundancias, siendo su estado o comportamiento combinado difícil de predecir (Levins, 1998; Casti y Fath, 2008; Anand *et al.*, 2010; Page, 2010). Marion *et al.* (2015) han interpretado también a la complejidad como un concepto intuitivo, asociado a componentes interconectados. Un sistema con una riqueza de especies y abundancia global elevadas representa la posibilidad de mayor número de interacciones entre sí y con su entorno, lo cual resulta más coherente con una apreciación generalizada sobre la diversidad ecológica.

Ricotta (2003a) y Chao *et al.* (2012) expusieron que, desde el punto de vista del funcionamiento del ecosistema, cuando dos ensamblajes exhiben una abundancia proporcional semejante, el que tiene la abundancia absoluta mayor debe ser el más diverso. Por ejemplo, un ensamblaje de tres especies con abundancias 2, 5 y 6, tiene el mismo NEE (2,7) que otro con abundancias proporcionales semejantes 200, 500 y 600. En correspondencia con lo anterior, el segundo ensamblaje debe ser interpretado como el más diverso de los dos. Dada la gran diferencia en riqueza de especies y la abundancia de las mismas en el mes de junio respecto de los meses de diciembre y febrero, debería también interpretarse a este mes como el más diverso de los tres.

De cualquier modo, si la diversidad, al igual que la complejidad, constituyen epifenómenos interrelacionados, cualquier índice, sin excepción, es insuficiente para reflejarlas (Ricotta, 2010). Halfter (2003, 2013) y Ricotta (2010) enfatizaron que los procesos ecológicos no son fenómenos lineales; en consecuencia, ningún índice satisface un criterio objetivo de diversidad. Baumgärtner (2006) y Morin (2008) señalaron que la relación complejidad-diversidad

debe enfocarse a nivel sistémico, considerando variables globales dentro de la unidad. Esta última es entendida como sistema-entorno (ensamblaje-ecosistema).

Page (2010) distinguió tres categorías de diversidad ecológica, representativas de propiedades globales: 1) diversidad de la composición de la comunidad, 2) diversidad dentro de un tipo (variación) y 3) diversidad a través de tipos (entropía, atributos, distancia filogenética). Resulta admisible identificar estas categorías con diferentes variables de la composición y la estructura de un ensamblaje. Por ejemplo: 1. Características de la composición de especies, incluyendo la riqueza y el patrón de distribución de sus abundancias, así como la proporción de especies escasas. 2. Variación de la abundancia a través del tiempo o entre hábitats. 3. Heterogeneidad o diversidad taxonómica. A continuación, se expondrán ideas relacionadas con las variables mencionadas.

La concentración de la abundancia en unos pocos componentes del conjunto suele relacionarse con aspectos “negativos” de la estructura, porque se refleja en una menor diversidad “verdadera”. En lugar de considerar la concentración de la abundancia en una o pocas especies como algo negativo, pudiera interpretarse como la coincidencia de las abundancias máximas posibles para esas especies coexistentes en un entorno espacio-temporal dado. De las 32 especies avistadas en los tres meses de referencia, 25 (78%) exhibieron su máxima abundancia o sólo se encontraron en el mes de junio (Anexo 1). Tal estructura sería plausible interpretarla, desde el punto de vista funcional, como la manifestación de una diversidad máxima u óptima en la dinámica del ensamblaje. De hecho, es legítimo asumir que una percepción, también intuitiva, de la diversidad, sería asociarla con la existencia de patrones y procesos de estructura-función óptimos.

Heip *et al.* (1998) consignaron que los índices de diversidad y equitabilidad son simples descriptores de la estructura de las comunidades, los cuales deben ser complementados con información funcional. Incluso, se ha abogado por reconceptualizar la diversidad como complejidad de interacción (funcional), en lugar de su concepción original como complejidad de estructura (Pecenko, 1982; Alcolado, 1998). Riccotta (2005) señaló la paradoja de circunscribir mediante valores estadísticos aspectos de una estructura que, en realidad, la relacionamos con funciones, interacciones y procesos emergentes de las comunidades. De igual modo, Hamilton (2005) reconoció a la diversidad como un fenómeno asociado al funcionamiento del ecosistema, aunque reconoce la dificultad del cómo definir dicha funcionalidad.

La relación entre riqueza y equitabilidad puede variar de manera natural con fluctuaciones en procesos ecológicos (Zang *et al.*, 2012). Baumgärtner (2006) interpretó las diferencias de abundancia entre las especies con la economía óptima del sistema, asociada a una diversidad funcional estable. De este modo, serían de esperar oscilaciones de las dominancias numéricas por parte de distintas especies en diferentes momentos del ecosistema. Badii y Ruvalcaba (2006) reforzaron esta idea, al exponer que la persistencia de comunidades complejas depende de esos flujos poblacionales. Tal dinámica de fluctuaciones permite que las

especies respondan y se adecuen de manera diferencial a sus ambientes en coherencia con las fluctuaciones de los mismos.

MacDonald *et al.* (2017) afirmaron que la eficacia de los índices de diversidad es cuestionable, debido a la posibilidad de relaciones inversas entre la riqueza y la equitabilidad. La dominancia numérica podría señalar un aspecto negativo sobre la diversidad o funcionalidad de un ensamblaje, si la misma fuera consecuencia de la proliferación de especies invasoras o plagas, reductoras de la diversidad de especies (Hejda *et al.*, 2009). Incluso, una dominancia numérica por parte de esas especies no implica, necesariamente, un impacto negativo, el cual ocurriría en dependencia del contexto ecosistémico, según el estado estructural y funcional del ensamblaje y su entorno en un momento dado (Zwerscke *et al.*, 2018).

De lo anterior se infiere que los contrastes entre las abundancias de las especies deben estar relacionados con procesos de fluctuaciones estructurales, inherentes al funcionamiento óptimo de los sistemas ecológicos. La combinación de riqueza de especies y abundancia global elevadas, resultan consustanciales con nuestra percepción sobre una diversidad elevada. Lennon *et al.* (2014) discernieron que la predominancia numérica está relacionada con la propia estructura básica del ensamblaje.

Por otra parte, es habitual considerar que las especies poco abundantes no contribuyen de manera apreciable a los valores de los índices de diversidad, por su aporte exiguo a la equitabilidad del ensamblaje (Riccotta, 2007). Sin embargo, la abundancia relativa no siempre es un buen predictor de la importancia de una especie. Las especies raras pueden resultar esenciales para describir la estructura de las comunidades (Hooper *et al.*, 2005) y desempeñar cometidos funcionales claves (Chao *et al.*, 2014). En realidad, la abundancia de las especies claves suele ser baja en relación con su importancia para el ecosistema y su diversidad (Davic, 2003; Mouquet *et al.*, 2013). De cualquier modo, sopesar la importancia de las especies por su abundancia conlleva sesgos en el sentido de favorecer, o desestimar, tanto a las especies más abundantes como a las más escasas (Riccotta, 2007).

Con independencia de la posible “importancia” de una especie, la presencia de especies poco abundantes ofrece también una percepción “intuitiva” de la diversidad (Patill y Taille, 1979). La diversidad de un ensamblaje está relacionada con el volumen de información necesario para describirlo y cada especie añadida al mismo incrementa este volumen (Patill y Taille, 1982). La información sería cualquier propiedad medible de la composición, estructura y utilización de recursos en el sistema. Así, cada componente “raro” suministra información única sobre dichas variables (Francisco-Ramos y Arias-González, 2013; Marion *et al.*, 2015).

Un individuo de cualquier especie muy abundante ofrece menos información sobre un ensamblaje que la suministrada por un individuo de una especie más escasa, porque la información del primero es redundante para la composición, estructura, interacciones y funcionalidad del ensamblaje (Grabchak *et al.*, 2017). Esta perspectiva resulta

coherente con Kauffman (2000), cuando expresa que el “algoritmo más corto” capaz de describir un sistema complejo es la globalidad sistémica en sí misma. Desde este fundamento, todos los componentes, con independencia de su representatividad relativa, resultan básicos para describir la diversidad del conjunto.

En la composición y estructura de los ensamblajes se distinguen dos tipos de especies que difieren en sus patrones de abundancia relativa. El primero, lo integran las llamadas especies núcleos y el segundo lo constituyen las especies satélites (Hanski, 1982). Las especies núcleos son comunes a nivel regional y, por lo general, abundantes a nivel local. Las especies satélites son tanto regional como localmente raras. Estos patrones reflejan diferentes estrategias de vida (Ulrich y Zalewski, 2006). Vermeij y Grosberg (2018) expusieron que la condición de rara o escasa puede ser relativa o transitoria; pero muchas especies son raras de manera permanente y exhiben rasgos que le otorgan resistencia a la extinción. Por consiguiente, dichas especies constituyen elementos característicos, no triviales o efímeros, de la diversidad de un ensamblaje.

De las 14 especies que se observaron una sola vez durante los tres meses mencionados, nueve (64,3%) fueron avistadas exclusivamente en junio, tres (21,4%) en diciembre y dos (14,3%) en febrero. Es decir, junio fue el mes con mayor proporción de especies con menor frecuencia o “raras” (Anexo 1). La determinación estadística de las especies de un conjunto en categorías de abundantes, comunes y raras, puede ser explorada a través de los intervalos de confianza al 95%. Las especies abundantes serían aquellas cuya abundancia estaría por encima del intervalo; las comunes, aquellas con abundancia dentro del intervalo, y las especies raras tendrían abundancias por debajo del intervalo. El mes de junio comprendió 54% de las especies por debajo de su intervalo de confianza, en diciembre no se observó ninguna por debajo del límite, mientras que en el mes de febrero se observaron sólo 23% de las especies por debajo del intervalo (Tabla 2).

Otro criterio sobre el nivel de diversidad de un ensamblaje concierne a su heterogeneidad genealógica, fenotípica o funcional (Vermeij, 2003; Baumgärtner, 2006; Ricotta y Burrascano, 2008; Stuart *et al.*, 2013). Dicha heterogeneidad es posible cuantificarla mediante la determinación del número de linajes o categorías taxonómicas supraespecíficas presentes en un ensamblaje. La heterogeneidad o diversidad taxonómica constituye, de igual modo, una percepción “intuitiva” de la diversidad (Baumgärtner, 2006; Ricotta, 2007). Según Barrantes y Sandoval (2009), registrar el número de especies por categoría taxonómica suministra, posiblemente, más información que un índice de diversidad. García de Jesús *et al.* (2016) sugirieron contraponer a medidas neutrales (especies), otras que sean portadoras de diferencias ecológicas, morfológicas o taxonómicas.

La diversidad de linajes conlleva, de manera implícita, una medida de la diversidad ecológica. Un ensamblaje de mariposas pertenecientes a diferentes linajes (géneros, subfamilias, familias) incide de manera más diversa con su entorno, al utilizar sus estadios larvales una gama más amplia y heterogénea de plantas hospedantes. El mes de

junio mostró una composición en especies con mayor diversidad taxonómica, con 25 géneros, 11 subfamilias y cinco familias, mientras que se observaron 13 géneros, 10 subfamilias y cuatro familias en diciembre y 16 géneros con igual número de subfamilias y familias en febrero (Anexo 1).

En resumen, podemos asociar la diversidad de un ensamblaje con variables cuantificables, tales como la riqueza de especies y su patrón de abundancia –al margen de la dominancia numérica- la proporción de especies más escasas y la heterogeneidad taxonómica. La combinación de estas variables permite una percepción intuitiva de la diversidad, con independencia del número “efectivo” de componentes. Este último no ostenta un valor ecológico por sí mismo, mientras que las variables aludidas ofrecen información directa sobre la estructura *real* del ensamblaje.

Halffter (2003) alertó sobre preconcepciones acerca de que una composición de especies deba tener una definición dada en número y calidad. En adición, Halffter y Rös (2013) abogaron por un cambio en la búsqueda de regularidades predefinidas en los ecosistemas, lo cual debe ser reemplazado por la aceptación de la especificidad temporal y espacial de los procesos ecológicos. Desde la perspectiva de los NEE, la diversidad máxima de un ensamblaje sería la de una regularidad perfecta en la representatividad de cada especie, sin importar la cuantía absoluta de la misma o la heterogeneidad de linajes presentes.

La diversidad puede no ser evidente como una propiedad inequívoca de la complejidad de los ensamblajes (Ricotta, 2003b, 2005; Moreno *et al.*, 2011). En consecuencia, los índices pueden ofrecer resultados ambiguos. Ricotta (2005) admitió que una comunidad puede ser intrínsecamente más diversa que otra sin tener que aludir a ningún índice ecológico. No obstante, es posible aceptar las medidas usuales de diversidad en el sentido de un procedimiento para valorar criterios de conservación y de ayuda para comprender los procesos ecológicos (Scheiner *et al.*, 2017).

Ricotta (2003b) opinó que las medidas de diversidad ecológica resultan un medio para un fin, consistente en articular preguntas e hipótesis que auxilien en la comprensión y manejo de la naturaleza. Baumgärtner (2006) propuso, ante todo, formular dos interrogantes: ¿diversidad para cuál propósito? y ¿diversidad de qué? En su criterio, la diversidad no puede ser interpretada por una definición o expresión matemática única, lo cual haría igual de subjetivo describir qué no es diversidad.

DIVERSIDADES (O RIQUEZAS) ALFA, BETA, GAMMA...Y ZETA

Diversidad beta fue un término acuñado por Whittaker (1972) para señalar la diferencia en composición de especies a través de un gradiente ecológico. En sentido general, la diversidad beta se refiere a la variación de la composición de especies entre unidades de muestreo u observación, ya sean estas espaciales o temporales (Carvalho *et al.*, 2012, 2013; Legendre, 2014; Bishop *et al.*, 2015; Ricotta, 2017). Diserud y Ødegaard (2007) han puntualizado que la diversidad beta resulta, en lo esencial, una medida de cuán

semejantes son las unidades de muestreo en términos de la variedad de especies que se encuentran en ellas. Una semejanza elevada de la composición entre unidades produce valores bajos de diversidad beta, mientras que una diferencia elevada en la composición se refleja en valores superiores de tal diversidad.

La idea subyacente en los conceptos de diversidad o riqueza *alfa*, *beta* y *gamma*, consiste en que el total de especies de un conjunto de unidades de muestreo (*gamma*), se encuentra determinada por la riqueza promedio de especies a escala local (*alfa*) y la diferenciación en la composición de especies a través de las unidades de observación (*beta*). La diversidad beta, sus relaciones y procesos, integran una amplia variedad de perspectivas conceptuales y metodológicas, constituyendo así un análisis clave para la evaluación de las comunidades en sus dimensiones espacio-temporales (Podani y Schmera, 2016). El análisis de la diversidad beta ofrece un vínculo metodológico y conceptual entre las escalas locales (*alfa*) y el conjunto de especies a escala regional (*gamma*). De esa manera, representa un tópico fundamental que vincula la estructura de los ensamblajes con procesos ecológicos, tales como relaciones de coexistencia, dispersión y constreñimientos ambientales (Ricotta y Pavoine, 2015; Ricotta, 2017).

Toumisto (2010a,b, 2012) estableció una distinción entre riqueza y diversidad alfa, beta y gamma. La riqueza alude al conjunto de especies presentes y la diversidad al número efectivo de especies en el sentido de Jost (2006, 2007). En lo que sigue, se utilizarán las expresiones diversidad alfa, beta o gamma en alusión a la riqueza de especies ($D^{q=0}$).

La diversidad gamma (γ) consiste en la totalidad de especies observadas en el conjunto de unidades de muestreo. La diversidad alfa ($\alpha = \sum s/N$) constituye el valor promedio de especies por unidad, donde s es el número de especies en cada unidad y N es el conjunto de unidades consideradas. La diversidad beta multiplicativa ($\beta = \gamma/\alpha$) o, simplemente, β , señala el nivel de diferenciación relativa del conjunto de datos o la diversidad del conjunto de datos no encontrada en ningún ensamblaje en particular (Veech y Crist, 2010). Dicho de otro modo, β determina la cantidad de ensamblajes virtuales completamente distintos o unidades de composición diferentes presentes en el conjunto de unidades de muestreo (Toumisto, 2010a, b; Moreno *et al.*, 2011; Pereyra y Moreno, 2013; Calderón *et al.*, 2013).

El valor mínimo posible de β es 1.0 cuando todas las unidades de muestreo tienen la misma composición de especies. En este caso, el conjunto representa sólo una unidad de composición. El valor máximo de β equivale a N , cuando todas las unidades del conjunto tienen una composición de especies por completo diferente. En tal situación, la cantidad de unidades de composición igualan el número de unidades de muestreo. La diversidad beta aditiva ($\beta^+ = \gamma - \alpha$) indica en cuántas especies excede la diversidad gamma a la diversidad alfa o unidad de muestreo promedio de ese conjunto. Constituye una medida de diferenciación absoluta entre la escala regional y la local, al determinar en cuántas especies resulta superior la riqueza del conjunto de datos (γ) respecto de una unidad de muestreo promedio (α).

Las unidades de medida de las diversidades α , γ y β^+ son especies; en cambio, las de β representan ensamblajes virtuales o unidades de composición completamente distintas. Si resulta adoptada la perspectiva de diversidad verdadera, β representaría el número efectivo de unidades de composición completamente distintas del conjunto de unidades (Jost, 2007; 2010b; Veech y Crist, 2010; Toumisto, 2010b), mientras que α y γ se expresarían en NEE (Jost, 2006; 2007; 2010b; Jost *et al.*, 2011; Baselga, 2010).

La Figura 2 ilustra un conjunto de tres unidades de muestreo, cada una con las mismas cinco especies. Como la riqueza de especies promedio (α) iguala la riqueza global (γ), el valor de β es el mínimo posible, al estar representado sólo un ensamblaje o unidad de composición únicos entre todas las unidades de muestreo del conjunto. Al existir una unidad única de composición, la riqueza en exceso por unidad de muestreo (β^+) es nula. En la Figura 3, la riqueza global es de 15 especies y cada unidad exhibe una composición de cinco especies diferentes cada una. En este caso, la diversidad beta del conjunto es máxima, al igualar el número de unidades de composición el de unidades de muestreo. Por su parte, la riqueza regional (γ) excede en 10 especies a cada unidad promedio (α).

Toumisto (2010b) hizo notar que, no obstante ser β un índice de heterogeneidad de composición, no mide en sí misma la heterogeneidad de la composición entre unidades. Esta variable puede exhibir el mismo valor, tanto con un número pequeño como grande de unidades. Por ejemplo, el conjunto con tres unidades de muestreo temporales (Anexo 1) tiene la distribución de especies por unidad que sigue: I= 26, 16, 17, donde $\gamma = 32$, $\alpha = 19,7$, y $\beta = 1,6$ unidades de composición. Supongamos el siguiente conjunto hipotético con cinco unidades de muestreo: II= 15, 25, 25,

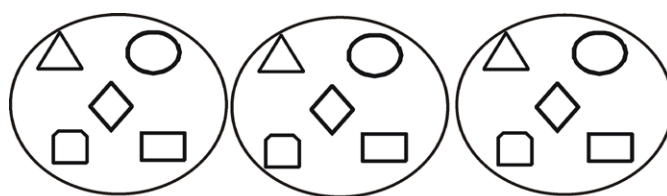


FIGURA 2. Unidades hipotéticas de muestreo, cada una con una composición idéntica de cinco especies. $\gamma = 5$, $\alpha = 5$, $\beta = 1,0$, $\beta^+ = 0,0$. Significado de los símbolos en el texto.
 FIGURE 2. Hypothetical sampling units, with an identical five species composition each one.

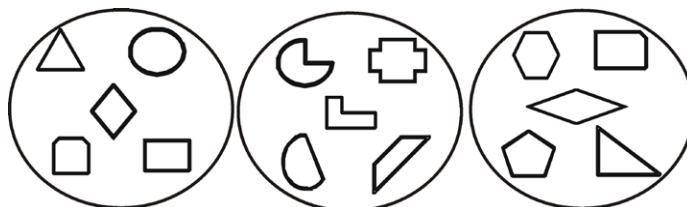


FIGURA 3. Unidades hipotéticas de muestreo, cada una con una composición de cinco especies diferentes. $\gamma = 15$, $\alpha = 5$, $\beta = 3$ y $\beta^+ = 10$. Significado de los símbolos en el texto.
 FIGURE 3. Hypothetical sampling units, with a different five species composition each one.

13, 20, donde $\gamma = 32$, $\alpha = 19,6$ y $\beta = 1,6$. Los conjuntos I y II exhiben el mismo número de unidades de composición ($\beta = 1,6$), pero, según se verá a continuación, difieren en heterogeneidad, la cual depende tanto del valor de β como de N .

La heterogeneidad entre unidades de muestreo es cuantificada por la expresión $H_{he} = \beta/N$ (Toumisto, 2010b). Sus valores corresponden a $1/N$, cuando la diversidad beta es mínima ($\beta = 1,0$) y a la unidad cuando la diversidad beta es máxima ($\beta = N$). En el conjunto I: $\beta/N = 0,53$ y en el conjunto II: $\beta/N = 0,32$. En el conjunto I la diversidad de la composición está repartida entre menos unidades de muestreo, lo cual resulta en la mayor heterogeneidad de este conjunto respecto del conjunto II. Del mismo modo, la heterogeneidad del conjunto de la Fig. 2, ($\beta = 1,0$) equivale a 0,33 y el de la Fig. 3 ($\beta = 3,0$) equivale a la unidad, porque cada unidad de muestreo tiene una composición 100% diferente por completo a cualquier otra.

La diversidad beta puede abordarse desde tres perspectivas. Según se ha visto, una de ellas consiste en la expresión de relaciones entre la escala local (α) y la global (γ) de las observaciones. Otra perspectiva sería considerarla como una medida de disimilitud entre pares de unidades de muestreo, y la tercera, como medida de disimilitud entre unidades múltiples, donde $N \geq 3$ (Baselga, 2010).

La disimilitud beta resulta de la contribución de los dos componentes que la integran: el reemplazo o sustitución de especies y la diferencia de la riqueza de especies entre unidades de muestreo. De modo que la diversidad beta total (β_{to}) se desglosa en un componente de reemplazo (β_{re}) más un componente de diferencia de riqueza (β_{ri}). Así: $\beta_{to} = \beta_{re} + \beta_{ri}$. Los componentes de reemplazo y de diferencia de riqueza pueden ser relacionados con procesos intrínsecos de los ecosistemas, tales como los niveles de tolerancia ecológica de las especies, y sus respuestas a procesos y fluctuaciones de los sistemas ecológicos (Legendre, 2014).

La expresión generalizada anterior de descomposición de la diversidad se analiza mediante una de dos alternativas. Una de ellas, considera el componente de diferencia de riqueza como una consecuencia del anidamiento del ensamblaje entre unidades (Baselga, 2010, 2012, 2013; Baselga y Leprieur, 2015; Murray y Baselga, 2015; Ricotta y Pavoine, 2015). Esta alternativa, llamada BAS, propone una medida de la diversidad beta (β_{sor}) y su desglose en componentes de reemplazo (β_{sim}) y anidamiento (β_{nes}), basada en el índice de disimilitud de Sørensen ($\beta_{sor} = b + c / 2a + b + c$), donde b y c significan el número de especies exclusivas de las unidades b , c , respectivamente, y a es el número de especies compartidas entre b y c .

En la alternativa BAS, la disimilitud beta total queda expresada como sigue:

$\beta_{to} = (b + c) / 2a + b + c$ y su desglose en componentes:

$\beta_{to} = \beta_{sim} + \beta_{nes}$, donde:

$\beta_{sim} = \min(b, c) / a + \min(b, c)$

$$\beta_{nes} = |b - c| / (2a + b + c) \times [a / a + \min(b, c)]$$

El anidamiento es un patrón particular de la diferencia de riqueza entre sitios (Fig. 4), en el cual la composición de especies de sitios menos ricos en especies representa un subconjunto de la composición de especies en sitios más ricos en especies (Ulrich *et al.*, 2009, 2017; Ulrich y Almeida-Neto, 2012). En ensamblajes anidados, las especies comunes tienden a incidir en todos los sitios y las especies menos frecuentes tienden a incidir en los sitios más ricos en especies (Ricotta y Pavoine, 2015). Estos últimos autores precisaron que en las matrices (especies X unidades de muestreo) donde predomina el anidamiento, las especies tienden a presentar una coexistencia agregada, mientras que en las matrices donde predomina el reemplazo las especies tienden a exhibir una coexistencia segregada.

Los procesos subyacentes en los patrones anidados se encuentran relacionados con la capacidad de colonización y tolerancia ecológica de las especies, fragmentación de los hábitats y procesos selectivos de colonización y extinción. Las especies más abundantes tienen más probabilidades de ocupar más sitios de los que ocuparían especies con densidades bajas, fenómeno llamado "muestreo pasivo" (Ulrich *et al.*, 2009). Un patrón anidado es más esperado, de manera particular, a través de sitios temporalmente estables y homogéneos ecológicamente, así como a través de gradientes ecológicos (Ulrich *et al.*, 2012).

Ulrich y Almeida-Neto (2012) resumieron que los dos patrones básicos causantes de la variación en la composición de especies (diversidad beta) son las diferencias en la riqueza de especies y el reemplazo de especies, consistente este último en la ganancia y pérdida de especies entre unidades. El reemplazo se cuantifica como la suma del número de las incidencias no compartidas entre todos los pares de unidades. Una condición necesaria para el anidamiento es la diferencia de riqueza de especies a través de las unidades de muestreo, pero no es necesario lo contrario. La diferencia de riqueza es un fenómeno independiente al posible anidamiento de una matriz de datos. No obstante, siempre que exista anidamiento, existe una diferencia de riqueza de especies entre las unidades del conjunto considerado. Dichos autores recomiendan evitar la utilización de la perspectiva BAS.

Por otra parte, Almeida-Neto *et al.* (2012) enfatizaron que las medidas de la alternativa BAS no reflejan anidamiento. Incluso, las mismas pueden ofrecer valores de anidamiento aun cuando dicha configuración no exista. En su criterio, el anidamiento debe ser medido con un índice

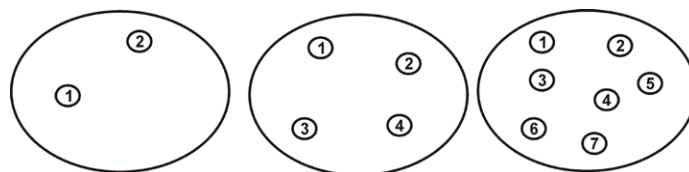


FIGURA 4. Unidades hipotéticas de muestreo con una composición anidada de siete especies.

FIGURE 4. Hypothetical sampling units with a nested composition of seven species.

adecuado, como el NODF (Almeida-Neto y Ulrich, 2011; Ulrich y Almeida-Neto, 2012). Esta medida cuantifica el estado de orden de una matriz, basado en la superposición y llenado decreciente de las especies dentro de la misma, y ofrece tanto una medida global de anidamiento de la matriz, como la contribución específica de las especies entre unidades (filas) y de la composición conjunta presente entre unidades (columnas), lo mismo con datos de presencia-ausencia como de abundancia.

Chen y Schmera (2015) argumentaron que el método de componentes BAS no tiene una significación ecológica evidente, porque su índice de anidamiento no guarda relación con otras medidas de esta variable (por ejemplo, NODF). En defensa de su propuesta, Murray y Baselga (2015) manifestaron que, en realidad, β_{nes} “no es una medida de anidamiento en sí misma, sino una medida de cuán disímiles son dos comunidades debido al anidamiento”. Lo cual resulta confuso.

La otra perspectiva, llamada *POD*, es la seguida en el presente análisis y se basa en el índice de disimilitud de Jaccard ($\beta_{to} = b + c / a + b + c$). Esta alternativa considera un componente de reemplazo (β_{re}) más otro de diferencia de riqueza de especies (β_{ri}) en sentido estricto (Podani y Schmera, 2011; 2016; Tonial *et al.*, 2012; Carvalho *et al.*, 2012, 2013; Cardoso *et al.*, 2014; Chen y Schmera, 2015). Así:

$\beta_{to} = (b + c) / (a + b + c)$, siendo su desglose en componentes: $\beta_{to} = \beta_{re} + \beta_{ri}$, donde:

$$\beta_{re} = 2 \min(b, c) / (a + b + c)$$

$$\beta_{ri} = |b - c| / (a + b + c)$$

Es posible cuantificar la importancia relativa del reemplazo y de la diferencia de riqueza con relación al valor de beta (Tonial *et al.*, 2012). La importancia relativa del reemplazo sería: $T_{re} = \beta_{re} / \beta_{to}$ y la de diferencia en riqueza:

$$T_{ri} = \beta_{ri} / \beta_{to}$$

En los tres meses del ejemplo (Anexo 1), la diversidad beta se aproximó a las dos unidades de composición, de las tres posibles para ese conjunto de datos, mientras que la riqueza gamma excedió en 12 especies a la unidad promedio de composición (Tabla 3). La mayor disimilitud beta ocurrió entre el par junio-diciembre (60.0%). En las disimilitudes con junio prevaleció el componente de diferencia de riqueza, con importancias relativas de 55% y 60%. Entre diciembre y febrero predominó el componente de reemplazo, cuya importancia relativa fue 92.0%. Estos dos meses tuvieron una riqueza de especies muy semejantes, con 16 y 17 especies, respectivamente. Sobre esta base, es de esperar que el aporte mayor a la disimilitud recayera en el reemplazo, o sea, en especies observadas en uno de los meses, pero no en el otro.

Relaciones de la diversidad beta en unidades múltiples ($N \geq 3$) de muestreo

Las métricas para combinaciones entre pares de unidades no son suficientes para representar la similitud entre

TABLA 3. Valores de gamma, alfa, beta y beta aditiva entre los meses de junio, diciembre y febrero de un ensamble de mariposas (Anexo 1). Especies comunes a un par de meses (a), especies presentes en un mes y no en el otro, respectivamente (b, c). Disimilitud beta (β_{to}), componente de reemplazo (β_{re}), componente de diferencia de riqueza (β_{ri}), importancia relativa del reemplazo (T_{re}), importancia relativa de la diferencia de riqueza (T_{ri}).

TABLE 3. Gamma, alpha, beta, and additive beta values across June, December and February months from a butterfly assemblage (Appendix 1). Common species between two months (a), species present in one month, but not in the other, respectively (b, c). Beta dissimilarity (β_{to}), replacement component (β_{re}), difference in species richness component (β_{ri}), replacement relative importance (T_{re}), difference in species richness relative importance (T_{ri}).

Variables	Junio-Diciembre	Junio-Febrero	Diciembre-Febrero
γ (32)			
α (19.7)			
β (1.6)			
β^+ (12.3)			
<i>a</i>	12	14	10
<i>b</i>	14	12	6
<i>c</i>	4	3	7
β_{to} (%)	60,0	51,7	56,5
β_{re} (%)	26,7	20,7	52,1
β_{ri} (%)	33,3	31,0	4,4
T_{re} (%)	44,5	40,0	92,2
T_{ri} (%)	55,5	60,0	7,8

ensamblajes a través de unidades múltiples de muestreo (Diserud y Ødegaard, 2007; Baselga, 2013; Hui y McGeoch, 2014; Ricotta y Pavoine, 2015; Hui *et al.*, 2018). Desde la perspectiva *POD* (disimilitud de Jaccard), Ensing y Pither (2015) enuncian las medidas siguientes de la disimilitud beta y sus componentes para unidades múltiples.

$$\beta_{to} = [\sum \min(b, c)] + [\sum \max(b, c)] / [(\sum S_t - S_i) + [\sum \min(b, c)] + [\sum \max(b, c)]]$$

Las variables *b*, *c* como en las expresiones precedentes, S_t es la riqueza de especies del conjunto de unidades y S_i la riqueza de especies en cada unidad. Sustituyendo los términos con los valores del Anexo 1 se obtiene:

β_{to} (%) = 55.0% de variación en la composición entre el conjunto de los tres meses de observaciones. El desglose en componentes es como sigue:

$$\beta_{re} = 2 [\sum \min(b, c)] / [(\sum S_t - S_i) + [\sum \max(b, c)] + [\sum \min(b, c)]]$$

$$\beta_{re} = 34.0\%$$

$$\beta_{ri} = [\sum \max(b, c)] - [\sum \min(b, c)] / [(\sum S_t - S_i) + [\sum \max(b, c)] + [\sum \min(b, c)]]$$

$$\beta_{ri} = 21.0\%$$

La importancia relativa del reemplazo en el conjunto de observaciones es $(\beta_{re}/\beta_{to})= 62.0\%$ y la de la diferencia de riqueza $(\beta_{ri}/\beta_{to})= 38.0\%$.

Rapoport y Monjeau (2001) formularon un índice C de “cosmopolitismo” o amplitud de la distribución geográfica, el cual es factible interpretarlo como el nivel de superposición espacial o temporal de la composición de las especies entre unidades de muestreo. El índice, modificado de Rapoport y Monjeau (2001), queda expresado como:

$$C = [(\sum nY_i) / (\sum Y_i)] - 1 / (N-1)$$

Y_i es el número de especies que ocupan 1, 2 ... n unidades de muestreo, nY_i es el producto de Y_i por el número de unidades y N es el número total de unidades. La suma total de Y_i equivale a la riqueza gamma. El índice toma el valor 0.0 cuando todas las especies de la matriz ocupan sólo una unidad y 1.0 cuando todas las especies se encuentran en todas las unidades.

La medida anterior se diferencia del “llenado de matriz” (matrix fill: MF) en que esta última equivale a la proporción neta de celdas ocupadas respecto de las posibles a ocupar. En el ejemplo de los tres meses, el llenado completo de la matriz sería equivalente a: $\gamma \times N$ (32 especies \times 3 meses = 96), pero las especies sólo ocupan 59 celdas, lo cual se determina mediante $\sum FY_i$, donde F es la frecuencia de la especie Y_i en los N sitios. De modo que $MF = \sum FY_i / \gamma \times N = 59/96 = 0.60$. MF es siempre mayor que la superposición, excepto cuando todas las especies ocupan todas las celdas de la matriz. La proporción C/MF (0.70 en el ejemplo) expresa la relación entre la superposición de las especies en la matriz y la ocupación neta de la misma (Tabla 4).

La diversidad beta o relación local/regional representa también el inverso de la similitud de la composición de especies en un conjunto de unidades (Lande, 1996). De modo que su inverso, Psi: $\Psi = 1/\beta = \alpha/\gamma$, constituye una medida de similitud entre unidades múltiples y resulta más adecuado interpretarla como la proporción de la riqueza de especies del conjunto contenida en la unidad promedio (Lande, 1996; Ricotta y Pavoine, 2015). Su medida equivalente de disimilitud sería la proporción de la riqueza del conjunto no contenida en la unidad promedio. Esta medida, llamada $\beta_{an} = 1 - \Psi = (1 - 1/\beta) = \beta^+/\gamma$, se incrementa con el incremento de la disimilitud de la composición entre unidades, mientras que Ψ se incrementa con el incremento de la similitud de la composición entre unidades (Ricotta y Pavoine, 2015).

El índice Ψ resulta equivalente al llenado de matriz (MF) (Tabla 4), la cual pudiera considerarse, de igual modo, como una expresión de la similitud proporcional de un conjunto de datos entre unidades de muestreo.

Toumisto (2010b) y Chao *et al.* (2012) resumieron diferentes expresiones de las relaciones de la diversidad beta como medida de diferenciación relativa de la composición entre unidades de muestreo. Entre ellas, se mencionan las siguientes:

TABLA 4. Relaciones de la diversidad beta de la composición de especies de las FIGS 2 y 3 y del ANEXO 1. Explicación de los símbolos en el texto. Valores expresados de manera aproximada excepto los de las variables básicas γ , α , β y β^+ .

TABLE 4. Beta diversity relationships of species composition from FIGS. 2 and 3, and APPENDIX 1. Symbols explanation in text. Values rounded, with the exceptions of the basic variables γ , α , β and β^+ .

Variables	Fig. 2	Fig. 3	Anexo 1
γ	5	15	32
α	5	5	19,7
β	1,0	3,0	1,6
β^+	0,0	10	12,3
H_e	0,33	0,0	0,50
MF	1,0	0,33	0,60
C	1,0	0	0,40
Ψ	1,0	0,33	0,60
$1-\Psi$	0,0	0,67	0,40
C_{qN}	1,0	0	0,40
$1-C_{qN}$	0,0	1	0,60
β_{RA}	0,0	2	0,60
β_{RR}	0,0	1	0,30
β_{RP}	0,0	0,67	0,40
U	0,0	5	6,0
ζ_N	1,0	0,0	0,60

Medida de superposición de composición.

$$C_{qN} = (1/\beta) - (1/N) / (1 - 1/N) = (\Psi - 1/N) / (1 - 1/N)$$

Representa una medida de homogeneidad, la cual expone el nivel de superposición de las especies en la matriz de datos. La superposición en la composición es máxima (1.0) cuando todas las unidades tienen la misma composición y nula (0.0) cuando todas las unidades exhiben una composición de especies por completo diferente entre sí. Chao *et al.* (2012) aseveran que el índice C_{qN} resulta la medida más adecuada para determinar la similitud relativa de la composición entre unidades, mientras que su complemento ($1 - C_{qN}$) ofrece una medida robusta de la diferenciación relativa entre unidades, del nivel de no superposición de las especies en la matriz de datos. Este índice, así como su complemento, resulta equivalente con el índice de cosmopolitismo (C) (Tabla 4).

Reemplazo absoluto.

$$\beta^+ = \gamma - \alpha$$

La diversidad beta aditiva significa, de igual modo, una medida de reemplazo o variación absolutos, al calcular cuántas especies son reemplazadas en la unidad promedio con relación al total de especies. Si el reemplazo absoluto se divide por la diversidad alfa, se obtiene el número de veces que se reemplaza la composición promedio en el conjunto de datos. Así:

$$\beta_{RA} = \beta^+/\alpha = \beta - 1.$$

Sus valores alcanzan, desde 0.0, cuando sólo existe una unidad de composición única y $\beta^+ = 0.0$, hasta el valor $N-1$, cuando cada unidad tiene una composición diferente por completo. El reemplazo absoluto es el complemento de la composición de una unidad promedio con relación al conjunto de especies de las $N-1$ unidades (Tabla 4).

Reemplazo relativo.

$$\beta_{RR} = (\beta - 1 / N - 1)$$

Determina la proporción promedio de la composición que cambia entre una unidad y la otra a través del conjunto de unidades. Obtiene valores desde 0.0, donde la composición entre unidades es idéntica y no ocurre reemplazo entre las mismas, hasta 1.0, donde cada unidad es completamente distinta a las otras y ocurre así reemplazo completo en la composición de cada una de las unidades con relación a la otra (Tabla 4).

Reemplazo proporcional.

$$\beta_{RP} = (\beta^+ / \gamma) = 1 - \Psi.$$

Consiste en la proporción de la riqueza de especies del conjunto de datos no contenida en la unidad promedio de muestreo. Equivale a la medida Ban ($1 - \Psi$) o complemento de la proporción de la riqueza de especies contenida en la unidad promedio. Representa una expresión de heterogeneidad complementaria, es decir, de la heterogeneidad del conjunto no presente en una unidad promedio. Cuando toda la riqueza del conjunto está representada en una unidad de muestreo ($\alpha = \gamma$), el reemplazo proporcional es nulo (Tabla 4).

Chao *et al.* (2012) recomiendan estimar las especies únicas por unidad de muestreo mediante la expresión siguiente:

$$U = \beta^+ / (N - 1) \text{ (Tabla 4).}$$

Hui y McGeoch (2014) y Hui *et al.* (2018) argumentan que la diversidad beta está sesgada hacia el reemplazo causado por especies raras con distribución limitada, mientras ignora la contribución de especies comunes, las cuales suelen ser relevantes en el funcionamiento del ecosistema. Con el propósito de visualizar el patrón de estas especies y diferenciar la cuantía de las especies comunes respecto de las más raras en los reemplazos composicionales, acuñan el término “diversidad zeta” (ζ) en alusión al promedio de especies compartidas (ζ_{ij}) entre i número de sitios o por cualquier combinación de los mismos.

Un cálculo simple de la diversidad zeta es la expresión normalizada, $\zeta_N = \zeta_{ij} / \gamma_j$, donde ζ_{ij} es el número de especies compartidas por los sitios i en la combinación específica j , y γ_j es el número total de especies en los n sitios de la combinación específica j (Tabla 4).

CONSIDERACIONES GENERALES

Cadenasso *et al.* (2006) propugnaron que un concepto debe definirse de la manera más inclusiva posible, además de explicitar el modo de cuantificar la fenomenología observada. Para Morris *et al.* (2014), los índices ecológicos

describirían propiedades generales de las comunidades. Es posible interpretar ambos criterios en el sentido de concepciones amplias o polifiléticas de la diversidad ecológica, contrapuestas a la estrecha o monofilética de Toumisto (2011), la cual constriñe la diversidad ecológica a una expresión de números efectivos de componentes.

La diversidad ecológica, más que constreñida a una definición, puede ser conceptualizada e interpretada como una combinación analítica de propiedades emergentes de los ensamblajes, tales como la riqueza de especies, la abundancia total y la heterogeneidad taxonómica, incluida una interpretación acerca del tipo de especies que integran el ensamblaje. Un ensamblaje con una proporción elevada de especies “raras” pudiera indicar, tanto la presencia de especialistas con requerimientos ambientales estrictos y así permitir la inferencia de que se encuentran en un entorno óptimo o, por el contrario, indicar la ausencia o escasez de recursos, sugerencia de un ambiente físico depauperado. La simple expresión numérica de un índice no reflejaría tal diferencia. No debemos dejar de tener en cuenta, al menos de manera considerativa, la red funcional que subyace embebida en la relación múltiple ensamblaje-ecosistema.

La diversidad máxima de un ensamblaje no tiene que estar relacionada de manera necesaria con una representatividad semejante de cada uno de sus componentes. La dominancia taxonómica, consecuencia natural de un NEE pobre, combinada con una riqueza de especies elevada, puede señalar la existencia de una estructura ecológica óptima, su diversidad máxima posible, *para ese tipo de ensamblaje*, embebido en un contexto ecosistémico determinado.

Los NEE representan el desvío de una diversidad ideal para un conjunto en específico; pero en ese mismo desvío pudiera subyacer la expresión de una diversidad máxima u óptima si analizamos las otras variables mencionadas y las condiciones del entorno ecológico. Por ejemplo, una apreciación sobre el estado de la diversidad de otros componentes del ecosistema. La estructura óptima de un ensamblaje –con independencia de su NEE– pudiera ser un fenómeno emergente paralelo con otras estructuras análogas del ecosistema común en el cual se encuentran embebidos. Estructuras que se mantienen con fluctuaciones, no necesariamente simétricas, en la distribución de las abundancias por especies. La diversidad representa un producto variable del ecosistema (Baumgärtner, 2006) y, como tal, materializa una cualidad dinámica emergente que se resiste a una cuantificación inequívoca o única (Cadenasso *et al.*, 2006).

Por su parte, las diferentes expresiones de la diversidad beta resultan herramientas útiles para explorar relaciones entre la escala local (alfa) y la regional (gamma) de los ensamblajes, así como posibilitar la diferenciación espacial y temporal entre unidades de *muestreo u observación* y unidades de *composición*, las cuales, según se ha visto, no siempre son coincidentes. Desde la perspectiva de la diversidad beta es posible determinar también la disimilitud entre pares de unidades o unidades múltiples, considerada dicha disimilitud como una consecuencia integrada de componentes de reemplazo y diferencia de riqueza de especies de ensamblajes, bien en el espacio, bien en

el tiempo. En definitiva, las distintas expresiones de la diversidad beta nos permiten conocer aspectos de la estructura y dinámica de la composición de especies en una matriz de datos.

De cualquier modo, todo índice ecológico, por su propia naturaleza, conlleva una reducción notable del epifenómeno que intenta cuantificar (Baumgärtner, 2006). Reducción inevitable al tratarse de fenómenos emergentes, de manifestaciones globales visibles de un entramado que no es sólo físico, sino también funcional. Sin dudas, pudiéramos convenir con Rajaram *et al.* (2017), quienes reconocen a la diversidad dentro de los sistemas -y el reto implícito en medirla- como un tema fundamental de la ciencia.

AGRADECIMIENTOS: A la Dra. Claudia Moreno del Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México y al Dr. Jorge Sánchez, del Instituto de Ecología y Sistemática, La Habana, Cuba, por sus valiosas críticas y sugerencias al manuscrito

REFERENCIAS

- Alcolado, P. M. 1998. Conceptos e índices relacionados con la diversidad. *Avicennia* 8/9: 7-21.
- Almeida-Neto, M. y W. Ulrich. 2011. A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software* 26: 173-178.
- Almeida-Neto, M., M. Daniella, B. Frensel y W. Ulrich. 2012. Rethinking the relationship between nestedness and beta diversity: a comment on Baselga (2010). *Global Ecology and Biogeography* 21: 772-777.
- Anand, M., A. González, F. Guichard, J. Kolasa y L. Parrott. 2010. Ecological systems as complex systems: Challenges for an emerging science. *Diversity* 2: 395-410.
- Anderson, M. J., T.O. Crist, J. M. Chase., M. Vellend, B. D. Inouye y A. L. Freestone. 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14: 19-28.
- Badii, M., e I. Ruvalcaba. 2006. Sustentabilidad en función de estabilidad y complejidad. *International Journal of Good Conscience* 2: 71-88.
- Barrantes, G. y L. Sandoval. 2009. Conceptual and statistical problems associated with the use of diversity indices in ecology. *Revista de Biología Tropical* 57: 451-460.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19: 14-143.
- Baselga, A. 2012. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography* 21: 1223-1232.
- Baselga A. 2013. Multiple site dissimilarity quantifies compositional heterogeneity among several sites, while average pairwise dissimilarity may be misleading. *Ecography* 36: 14-128.
- Baselga, A. y F. Leprieur. 2015. Comparing methods to separate components of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 1069-1079.
- Baumgärtner, S. 2006. Measuring the Diversity of What? And for What Purpose? A Conceptual Comparison of Ecological and Economic Biodiversity Indices. Available at SSRN: <https://ssrn.com/abstract=894782>.
- Bishop, T. R., M. P. Robertson, V. J. Van Rensburg y C. L. Parr. 2015. Contrasting species and functional beta diversity in montane ant assemblages. *Journal of Biogeography* 42: 1776-1786.
- Buzas, M. A. y T. G. Gibson. 1969. Species diversity: benthonic foraminifera in Western North Atlantic. *Science* 163: 7-75.
- Cadenasso, M. L., S. T. A. Pickett y J. M. Grove. 2006. Dimensions of ecosystem complexity: Heterogeneity, connectivity, and history. *Ecological Complexity* 3: 1-12.
- Calderón, J. M., C. E. Moreno e I. Zuria. 2013. La diversidad beta: medio siglo de avances. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 879-891.
- Cardoso, P., F. Rigal, J. C. Carvalho, M. Fortelius, P. A. Borges, J. Podani y D. Schmera. 2014. Partitioning taxon, phylogenetic and functional beta diversity into replacement and richness difference components. *Journal of Biogeography* 41: 749-761.
- 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.
- Carvalho J., P. Cardoso, P. Borges, D. Schmera, J. Podani. 2013. Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: A theoretical and empirical comparison of novel approaches. *Oikos* 122: 825-834.
- Casti, J. L. y B. D. Fath. 2008. Ecological Complexity. Pp. 991-998. En: *Encyclopedia of Ecology Vol. 2.* (S. E. Jørgensen y B. D. Fath, Eds.). Oxford, Elsevier.
- Chao, A., C. Chun-Huo y T. C. Hsieh. 2012. Proposing a resolution to debates on diversity partitioning. *Ecology* 93: 2037-2051.
- Chao, A., N. J. Gotelli, T. C. Hsieh, E. L. Sander, K. H. Ma, R. K. Colwell y A. M. Ellison. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* 84: 45-67.
- Chao, A. y L. Jost. 2015. Estimating diversity and entropy profiles via discovery rates of new species. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 873-882.
- Chen, Y. y D. Schmera. 2015. Additive partitioning of a beta diversity index is controversial. *Proceeding of the National Academy of Science, USA* 112:E7161.
- Chiarucci, A., G. Bacaro y S. M. Scheiner. 2011. Old and new challenges in using species diversity for assessing biodiversity. *Philadelphia Transaction of the Royal Society* 366: 2426-2437.
- Davic, R. D. 2003. Linking keystone species and functional groups: A new operational definition of the keystone species concept. *Conservation Ecology* 17: 1-11.
- Diserud, O. H. y F. Ødegaard. 2007. A multiple-site similarity measure. *Biological Letters* 3: 20-2.

- Ensing, D. J. y J. Pither. 2015. A novel multiple-site extension to pairwise partitioned taxonomic beta diversity. *Ecological Complexity* 21: 62-69.
- Fauth, J. E., J. Bernardo, M. Camara, W. Resetarits, J. Van Buskirk y S. A. McCollum. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: A conceptual approach. *The American Naturalist* 147: 282-286.
- Francisco-Ramos V. y J. E. Arias-González. 2013. Additive partitioning of coral reef fish diversity across hierarchical spatial scales throughout the Caribbean. *PLoS ONE* 8 (10): e78761.
- García-de-Jesús, S., C. E. Moreno, M. A. Morón, I. Castellanos y N. P. Pavón. 2016. Integrando la estructura taxonómica en el análisis de la diversidad alfa y beta de los escarabajos Melonithidae en la Faja Volcánica Transmexicana. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 1033-1044.
- Gotelli, N. J. y A. Chao. 2013. Measuring and Estimating Species Richness, Species Diversity, and Biotic Similarity from Sampling Data. Pp. 195-211. En: *Encyclopedia of Biodiversity, second edition, Volume 5* (S. A. Levin, Ed.). Waltham, MA: Academic Press.
- Grabchak, M., E. Marcon, G. Lang y Z. Zhang. 2017. The generalized Simpson's entropy is a measure of biodiversity. *PLoS ONE* 12: e0173305.
- Gregorius H. R. 2014. Partitioning of diversity: the "within communities" component. *Web Ecology* 14: 51-60.
- Halffter, G. 2003. Sobre diversidad biológica: una presentación, dos conferencias y un apéndice. *Boletín S.E.A.* 33: 1-17.
- Halffter, G. y M. Rös. 2013. A strategy for measuring biodiversity. *Acta Zoológica Mexicana* 29: 400-411.
- Hamilton, A. J. 2005. Species diversity or biodiversity? *Journal of Environmental Management* 75: 89-92.
- Hanski, I. 1982. Communities of bumblebees: testing the core-satellite species hypothesis. *Annal Zoologica Fennici* 19: 65-73.
- Hejda, M., P. Pysek y V. Jarosik. 2009. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology* 97: 393-403.
- Heip C. H., P. M. Herman y K. Soetaert. 1998. Indices of diversity and evenness. *Océanis* 4: 61-87.
- Hill, M. O. 1973. Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427-431.
- Hoffman, S. y A. Hoffman. 2008. Is there a "true" diversity? *Ecological Economics* 65: 213-15.
- Hooper. D. U., E. S. Chapin., J. Ewel., A. Hector., P. Inchausti., S. Lavorel., A. J. Symstad y D.A. Wardle. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3-35.
- Hui, C. y M. A. McGeoch. 2014. Zeta diversity as a concept and metric that unifies incidence-based biodiversity patterns. *The American Naturalists* 184: 684-694.
- Hui, C. M., W. Vermeulen y G. Durrheim. 2018. Quantifying multiple-site compositional turnover in an Afrotropical forest, using zeta diversity. *Forest Ecosystem* 5: 15.
- Hurlbert, S. H. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52: 577-586.
- 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. 2009. Mismeasuring biological diversity: response to Hoffman and Hoffman (2008). *Ecological Economics* 68: 925-928.
- Jost, L. 2010a. The relation between evenness and diversity. *Diversity* 2: 207-232.
- Jost, L. 2010b. Independence of alpha and beta diversities. *Ecology* 91: 1969-1974.
- Jost, J. y A. González-Oreja. 2012. Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon-Wiener. *Acta Zoológica Lilloana* 56: 3-14.
- Jost L., A. Chao, y R. Chazdon. 2011. Compositional similarity and β (beta) diversity. Pp. 66-84. En: *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment* (A. E. Magurran y B. J. McGill Eds.). Oxford University Press. 345 pp.
- Jurasinski, G. y M. Koch. 2011. Commentary: do we have a consistent terminology for species diversity? We are on the way. *Oecologia* 167: 893-902.
- Kauffman, S. A. 2000. *Investigations*. Oxford University Press, New York. 287 pp.
- Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76: 5-13.
- Legendre, P. 2014. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 23: 1324-1334.
- Lennon, J. J., P. Koleff, J. D. Greenwood y K. Gaston. 2004. Contribution of rarity and commonness to patterns of species richness. *Ecology Letters* 7: 81-87.
- Levins S. A. 1998. Ecosystems and the biosphere as complex adaptive systems. *Ecosystems* 18: 431-436.
- MacArthur, R. H. 1965. Patterns of species diversity. *Biological Reviews* 40: 510-533.
- MacDonald, Z. G., S. E. Nielsen y J. H. Acorn. 2017. Negative relationships between species richness and evenness render common diversity indices inadequate for assessing long-term trends in butterfly diversity. *Biodiversity and Conservation* 26: 617-69.
- Marion, Z. H., J. A. Fordyce y B. M. Fitzpatrick. 2015. Extending the concept of diversity partitioning to characterize phenotypic complexity. *The American Naturalists* 186: 134-145.
- Maurer, B. A. y B. J. McGill. 2011. Measurement of species diversity. Pp. 55-65. En: *Biological Diversity: Frontiers in measurement and assessment*. (A. E. Magurran y B. J. McGill, Eds.) Oxford University Press Oxford. 345 pp.
- Mendes, R. S., L. R. Evangelista, S. M. Thomaz, A. A. Agostinho y L. C. Gómez. 2008. A unified index to measure ecological diversity and species rarity. *Ecography* 31: 450-456.
- Monge-Nájera, J. 2015. ¿Existen realmente los ensamblajes y ensamblajes ecológicos? *Revista de Biología Tropical* 63: 575-577.
- Moreira, F. M., E. J. Huising y D. E. Bignell. 2012. *Manual de Biología de suelos tropicales*. Secretaría del medio ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) e Instituto Nacional de Ecología (INE). México DF. 350 pp.

- Moreno, C. E. 2001. *Métodos para medir la diversidad biológica*. Vol. 1. M & T. Manuales y Tesis. SEA, Zaragoza.
- Moreno, C. E. y P. Rodríguez. 2011. Commentary: Do we have a consistent terminology for species diversity? Back to the basis and toward a unifying framework. *Oecologia* 167: 889-892.
- 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: 149-1261.
- Morin, E. 2008. Complejidad restringida y complejidad generalizada o las complejidades de la complejidad. *Pensando la Complejidad V*: 25-37. Disponible en: <http://www.complejidad-cuba.org/>.
- Morris, E. K., T. Caruso, F. Buscot, M. Fischer, C. Hancock, T. S. Majer, T. Meiners y M. C. Rillig. 2014. *Ecology and Evolution* 4: 3514-3524.
- Mouquet, N., D. Gravel, F. Massoi y V. Calcagno. 2013. Extending the concept of keystone species to communities and ecosystems. *Ecology Letters* 16: 1-8.
- Murray, K. A. y A. Baselga. 2015. Reply to Chen and Schmera: Partitioning beta diversity into replacement and nestedness-resultant components is not controversial. *PNAS* 112: 52.
- Page, S. E. 2010. *On diversity and complexity*. Princeton University Press. 296 pp.
- Patil, G.P. y C. Taille. (1979) An overview of diversity, En: *Ecological Diversity in Theory and Practice*. Pp. 3-27. (J.F. Grassle, G.P. Patil, W. Smith y C. Taille Eds). Fairland (Maryland) International Cooperative Publishing House.
- Patill, G. P. y C. Taille. 1982. Diversity as a concept and its measurement. *Journal of American Statistical Association* 77: 548-567.
- Peet, R. K. 1975. Relative diversity indices. *Ecology* 56: 496-498.
- Pecenko, Y. A. 1982. *Principios y métodos del análisis cuantitativo en las investigaciones faunísticas*. Editorial Ciencia ("Nauka"). 285 pp.
- Pereyra, L. y C. 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.
- Podani, J. y D. Schmera. 2011. A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence-absence data *Oikos* 11: 1625-1638.
- Podani, J. y D. Schmera. 2016. Once again on the components of pairwise beta diversity. *Ecological Informatics* 32: 63-68.
- Rajaram, R., B. Castellani y A. N. Wilson. 2017. Advancing Shannon-Wiener Entropy for Measuring Diversity in Systems. *Complexity* ID 8715605: 1-10.
- Rapoport, E. H. y J. A. Monjeau. 2001. Aerografía. Pp. 23-30. En: *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones* (J. Llorente y J. J. Morrone Eds.). Facultad de Ciencias UNAM, México.
- Ricotta, C. 2003a. On parametric evenness measures. *Journal of Theoretical Biology* 222: 189-197.
- Ricotta, C. 2003b. Parametric scaling from species relative abundances to absolute abundances in the computation of biological diversity: a first proposal using Shannon-Wiener's entropy. *Acta Biotheoretica* 51: 181-188.
- Ricotta, C. 2005. Through the jungle of biological diversity. *Acta Biotheoretica* 53: 29-38.
- Ricotta, C. 2007. A semantic taxonomy for diversity measures. *Acta Biotheoretica* 55:23-33.
- Ricotta, C. 2010. On beta diversity decomposition: Trouble shared is not trouble halved. *Ecology* 91: 1981-1983.
- Ricotta, C. 2017. Of beta diversity, variance, evenness, and dissimilarity. *Ecology and Evolution* 7: 4835-4843.
- Ricotta, C. y S. Burrascano. 2008. *Preslia* 61: 61-71.
- Ricotta, C. y S. Pavoine. 2015. A multiple-site dissimilarity measure for species presence/absence data and its relationship with nestedness and turnover. *Ecological Indicators* 54: 20-206.
- Sanjit, L. y D. Bhatt. 2005. How relevant are the concepts of species diversity and species richness? *Journal of Bioscience* 30: 557-560.
- Scheiner, S. M., E. Kosman, S. J. Presley y M. R. Willig. 2017. The components of biodiversity, with a particular focus on phylogenetic information. *Ecology and Evolution* 7: 6444-6454.
- Spelleberg I. E. y P. J. Fedor. 2003. A tribute to Claude Shannon-Wiener (1916-2001) and a plea for more rigorous use of species richness, species diversity and the "Shannon-Wiener-Wiener" index. *Global Ecology and Biogeography* 1: 177-179.
- Stroud, J. T., M. R. Bush., M. C. Ladd., R. J. Nowicki, A. A. Shantz y J. Sweatman. 2015. Is a community still a community? Reviewing definitions and key terms in community ecology. *Ecology and Evolution* 5: 4757-4765.
- Stuart-Smith, R. D., A. E. Bates, J. S Lefcheck, J. M. Duffy, S. C. Baker y G. J. Edgar. 2013. Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature* 501: 539-542.
- Tonial, M. L. S., H. L. R. Silva., I. J. Tonial., M. C. Costa, N. J. Silva y J. A. F. Diniz-Filho. 2012. Geographical patterns and partition of turnover and richness components of beta-diversity in faunas from Tocantins river valley. *Brazilian Journal of Biology* 72: 497-504.
- Toumisto, H. 2010a. A consistent terminology for quantifying species diversity? Yes, it does exist. *Oecologia* 164: 853-860.
- Toumisto, H. 2010b. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha nad gamma diversity.
- Toumisto, H. 2011. Commentary: do we have a consistent terminology for species diversity? Yes, if we choose to use it. *Oecologia* 167: 903-911.
- Toumisto, H. 2012. An updated consumer's guide to evenness and related indices. *Oikos* 11: 1203-1218.
- Ulrich, W. y M. Zalewski. 2006. Abundance and co-occurrence patterns of core and satellite species of ground beetles on small lake islands. *Oikos* 114: 338-348.
- Ulrich, W. y M. Almeida-Neto. 2012. On the meaning of nestedness: back to the basis. *Ecography* 35: 1-7.

- Ulrich, W., M. Almeida-Neto y N. J. Gotelli. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118: 3-17.
- Ulrich, W., W. Kryszeński, P. Sewerniak, R. Puchalka y N. J. Gotelli. 2017. A comprehensive framework for the study of species co-occurrences, nestedness and turnover. *Oikos* 126: 1607-1616.
- Vermeij, G. J. 2003. From phenomenology to first principles: Toward a theory of diversity. Pp 12-23. En: *Proceedings of the Symposia Biodiversity. Past, present, and future and the future of taxonomy*. Held on the occasion of the 150th of the California Academy of Sciences June 17-18. 2003.
- Vermeij, G. J. y R. K. Grosberg. 2018. Rarity and persistence. *Ecology Letters* 21: 3-8.
- Veech J. A. y T. O. Crist. 2010. Toward a unified view of diversity partitioning. *Ecology* 91: 1988-1992.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- Whittaker, R. H. 1977. Evolution of species diversity in land communities. Pp. 1-67. En: *Evolutionary Biology* (M. K. Hecht, W. C. Steere y B. Wallace Eds.). Plenum Press, New York.
- Zhang, H., J. R. Peng, Z. Yuan y J. Chu. 2012. The relationship between species richness and evenness in plant community along a successional gradient: a study from sub-alpine meadows of the Eastern Qinghai-Tibetan Plateau, China. *PLoS ONE* e49024.
- Zwerschke, N., P. R. Holliman, R. Wild, R. Strigner, J. R. Turner y J. W. King. 2018. Limited impact of an invasive oyster on intertidal assemblage structure and biodiversity: the importance of environmental

ANEXO 1. Composición taxonómica y abundancia relativa de las especies de un ensamblaje de mariposas de un complejo de vegetación de costa rocosa al este de la Bahía de la Habana en tres meses de estudio.

APPENDIX 1. Taxonomic composition and relative abundance of species from a butterfly assemblage in a rocky coast vegetation complex at the East of the Havana Bay in three studied months.

Mariposas	Junio	Diciembre	Febrero
Papilionidae			
<i>Battus polydamas</i>	16	0	0
<i>Heraclides andraemon</i>	2	0	0
Hesperiidae			
<i>Atalopedes mesogramma</i>	0	0	3
<i>Cymaenes tripunctus</i>	12	0	0
<i>Hylephila phylaeus</i>	6	0	3
<i>Panoquina lucas</i>	10	0	0
<i>Polites baracoa</i>	14	1	3
<i>Pyrgus oieleus</i>	0	1	0
<i>Urbanus proteus</i>	7	0	4
<i>Urbanus dorantes</i>	0	1	0
Pieridae			
<i>Abbaeis nicippe</i>	4	0	0
<i>Eurema daira</i>	60	0	0
<i>Nathalis iole</i>	467	0	0
<i>Phoebis sennae</i>	45	6	1
<i>Phoebis agarithe</i>	1	1	0
<i>Pyrisitia nise</i>	140	12	7
<i>Ascia monuste</i>	46	2	9
Lycaenidae			
<i>Ministrymon azia</i>	3	0	2
<i>Strymon limenia</i>	3	0	0
<i>Strymon istapa</i>	0	1	0
Polyommatainae			
<i>Hemiargus hanno</i>	44	3	3
<i>Leptotes cassius</i>	39	0	3
Nymphalidae			
<i>Danaus gilippus</i>	15	1	3
<i>Danaus plexippus</i>	0	1	1
<i>Agraulis vanillae</i>	24	3	5
<i>Dryas iulia</i>	6	0	0
<i>Helichonius charitonia</i>	4	0	1
<i>Anartia jatrophae</i>	8	1	8
<i>Junonia genoveva</i>	10	1	0
<i>Junonia evarete</i>	0	0	3
<i>Phyciodes phaon</i>	8	1	0
<i>Calisto herophile</i>	3	1	1
Total	997	37	60