

SENSIBILIDAD Y DESEMPEÑO DE DOS NUEVOS ÍNDICES DE DIVERSIDAD DE DOMINANCIA Y EQUIDAD

SENSITIVITY AND PERFORMANCE OF TWO PROPOSED DOMINANCE AND EVENNESS BIODIVERSITY INDICES

Daniel Barona¹

RESUMEN

El presente trabajo tuvo como objetivo analizar el desempeño de dos nuevos índices de equidad y dominancia, así como compararlos con los índices clásicos de Pielou (equidad) y Berger-Parker (dominancia). Se generó y empleó un set de datos de 1400 comunidades artificiales, las cuales variaron en cuatro atributos: riqueza, abundancia, especies raras y especies dominantes. Los índices de equidad y dominancia deben cumplir dos requisitos mínimos: independencia de la riqueza y amplio rango de variación. Se formuló un índice de equidad basado en medidas de amplitud (E_{amp}) y un índice de dominancia basado en cuartiles (Dom_q). Posteriormente, se realizó un análisis de correlación de Spearman entre los cuatro índices evaluados y cada uno de los atributos comunitarios. Además, se analizó el rango de variación de cada índice a través de coeficientes de variación y diagramas de caja (*boxplots*). Todos los índices evaluados cumplieron con ambos criterios. El índice

E_{amp} ha resultado ser casi equivalente en su desempeño y sensibilidad al índice de Pielou, en relación con varios atributos comunitarios, además de poseer un mayor rango de variación en comparación con el mismo referente, mientras que el índice Dom_q es claramente más sensible que Berger-Parker tanto a especies raras como a especies dominantes, y su sensibilidad a especies dominantes es notoriamente superior a dicho índice.

Palabras clave: diversidad, equidad, dominancia, índice, Pielou, Berger-Parker

ABSTRACT

The objective of this study was to analyze the performance of two new indices of evenness and dominance and their comparison with the classical indices of Pielou (evenness) and Berger-Parker (dominance). A dataset of 1400 artificial communities, which varied in four attributes: richness, abundance, rare species and dominant species, was created and

¹ CARRERA DE BIOLOGÍA MARINA, UNIVERSIDAD CIENTÍFICA DEL SUR, LIMA, PERÚ.

used. Evenness and dominance indices must meet two minimum requirements: independence with richness and a wide range of variation. An evenness index based on amplitude measures (E_{amp}) and a quartile-based dominance index (Dom_q) were formulated. Subsequently, a Spearman correlation analysis was performed among the four evaluated indices and each of the community attributes. In addition, the range of variation of each index was analyzed through coefficients of variation and boxplots. All the evaluated indices were found to meet both criteria. The E_{amp} index was found to be almost equivalent in its performance and sensitivity with respect to the Pielou index in relation to various community attributes. It also showed a higher range of variation compared to Pielou, while the Dom_q index was clearly more sensitive than Berger-Parker to both rare and dominant species, having a markedly higher sensitivity to dominant species compared to that of Berger-Parker.

Keywords: diversity, evenness, dominance, index, Pielou, Berger-Parker

INTRODUCCIÓN

La cuantificación de la diversidad de las comunidades biológicas depende en gran medida de la utilización de índices, los cuales permiten integrar aspectos como la riqueza y la estructura (1). En la actualidad, existen numerosas herramientas matemáticas en forma de índices, pero también diversas dificultades en el momento de su elección y uso (2-4). Estas dificultades se producen debido a que la interpretación de los índices y la comparación entre ellos no siempre es sencilla (5-8). Otras razones están relacionadas con la sensibilidad de los índices a los atributos que se desea medir, ya que existen algunos índices más o menos sensibles a unos u otros atributos comunitarios (por ejemplo, especies raras, especies dominantes,

abundancia y riqueza) (9). Dos criterios importantes que deberían poseer los índices de equidad y dominancia son los siguientes: a) la independencia entre el índice y la riqueza, y b) un amplio rango de variación de los valores que puede tomar el índice (10).

Por este motivo, en la presente investigación se analiza el desempeño y la sensibilidad de dos índices propuestos: un índice de dominancia y un índice de equidad. En ambos casos, evaluamos su sensibilidad a algunos atributos de las comunidades, como riqueza, abundancia, especies dominantes y especies raras, con la finalidad de determinar en qué condiciones puede ser útil uno u otro índice. De manera complementaria, se comparan los dos índices propuestos con otros clásicos, como el de equidad de Pielou, que fue elegido por su popularidad, y el de dominancia de Berger-Parker, debido a que ha demostrado ser una buena medida de diversidad en diversos contextos (4, 11-14).

MATERIALES Y MÉTODOS

FORMULACIÓN MATEMÁTICA DE LOS ÍNDICES PROPUESTOS

Para la construcción de ambos índices, se ha partido de diferentes enfoques. De los dos índices propuestos en el presente trabajo, el índice de equidad se ha construido con base en medidas de amplitud de datos, mientras que el de dominancia propuesto parte del uso de cuartiles, tal y como se detalla a continuación.

A. ÍNDICE DE EQUIDAD BASADO EN MEDIDAS DE AMPLITUD

La amplitud de los datos de abundancia de la muestra comunitaria, representada por la diferencia entre las abundancias máxima y mínima, podría ser una buena medida indirecta de la equidad comunitaria. Esto porque se espera

que una comunidad con mayor equidad muestre una menor diferencia entre la abundancia máxima y la mínima, mientras que lo contrario sucedería para una comunidad poco equitativa. Al contrastar la diferencia con la abundancia total de la muestra comunitaria, se tendría la siguiente relación:

$$d_1 = \frac{(Ab_{\max} - Ab_{\min})}{N} \quad (\text{Ec. 1})$$

En donde:

d_1 : relación de dominancia

Ab_{\max} : n.º de individuos de la especie más abundante

Ab_{\min} : n.º de individuos de la especie más escasa

N : n.º de individuos totales de la muestra comunitaria

La ecuación 1 produce valores pequeños para comunidades con alta equidad y valores grandes para comunidades con baja equidad, siendo el valor mínimo posible cero y el máximo algún valor cercano a uno, siempre que el número de especies que conforman la muestra comunitaria sea como mínimo de dos. Debido a que la ecuación 1 indica dominancia, el cálculo del complemento de dicha ecuación se convertiría en una medida de equidad (debido a que varía de manera directamente proporcional con la equidad):

$$E_{\text{amp}} = 1 - d_1 = 1 - \frac{(Ab_{\max} - Ab_{\min})}{N} \quad (\text{Ec. 2})$$

B. ÍNDICE DE DOMINANCIA BASADO EN CUARTILES

Determinar cuáles y cuántas son las especies dominantes y las especies raras de una comunidad es un tema complejo para el cual no existe un único método de análisis (15). Una forma de lograrlo es utilizando cuartiles para los datos de abundancia de cada especie dentro de las muestras comunitarias. El rango intercuartílico (RI) es la diferencia entre el tercer (Q3) y primer cuartil (Q1). De esta forma, las especies con abundancia

$>Q3+(RI \times 1,5)$ (valores atípicos) y abundancia $>Q3+(RI \times 3)$ (valores extremos) serían las especies dominantes. Los valores $\sigma_a = 1,5$ y $\sigma_e = 3$ se refieren al número de desviaciones estándar (σ) de distancia con respecto al rango intercuartílico (RI). Ambos valores de σ se utilizan comúnmente como límites interiores y exteriores, respectivamente, para determinar los *outliers* (valores atípicos y valores extremos) (16). Bajo este criterio, las especies dominantes serían aquellas cuyas abundancias son los *outliers* superiores interiores y exteriores (OS).

El número de *outliers* superiores (OS) puede ser contrastado luego con la diferencia entre la abundancia de la especie más abundante (Ab_{\max}) y la mediana de los datos de abundancia, de lo que se obtiene la relación d_2 :

$$d_2 = \frac{OS}{(Ab_{\max} - Me)} \quad (\text{Ec. 3})$$

Esta ecuación arrojaría valores extremadamente pequeños en el caso de comunidades con abundancias totales moderadamente altas o muy altas. Debido a que en la mayoría de los casos los valores obtenidos a través de la ecuación anterior serían muy pequeños, se puede calcular el negativo del logaritmo decimal, de tal manera que los valores obtenidos no se encontrarían tan agrupados hacia valores muy cercanos a cero, sino que tendrían una mayor variación numérica, lo cual resulta una ventaja para la interpretación del índice. Debido a lo anterior, nos queda la siguiente expresión:

$$\text{Dom}_q = -\log \left(\frac{OS}{(Ab_{\max} - Me)} \right) \quad (\text{Ec. 4})$$

Este índice tiende a arrojar valores más altos para comunidades con más especies dominantes. El mínimo valor que puede tomar es cero para comunidades con ninguna especie dominante, mientras que en teoría podría tomar valores que tienden al infinito en el caso de una comunidad con una única especie

dominante cuya abundancia tenga la misma tendencia. Sin embargo, rara vez se presentan valores mayores a cinco (ver sección Resultados).

COMUNIDADES EVALUADAS A TRAVÉS DE ÍNDICES

Se empleó un set de datos de comunidades artificiales que representan 14 tipos (los tipos difieren en relación con sus atributos de equidad, especies raras y especies abundantes) con 10 comunidades dentro de cada uno (las cuales difieren entre ellas en la riqueza), y con 10 réplicas por cada comunidad. Todo ello implica un total de 1400 comunidades artificiales (tabla 1).

Se utilizaron los 1400 conjuntos de datos de comunidades artificiales para realizar el cálculo de los índices de Pielou, Berger-Parker, E_{amp} y Dom_q . Los datos se procesaron en el programa PAST v2.17 (17). La fórmula utilizada para el índice de equidad de Pielou fue la siguiente:

$$E_J = \frac{H'}{H'_{max}} \quad (\text{Ec. 5})$$

Donde:

H' : Índice de Shannon-Wiener calculado con logaritmos naturales ($H' = -\sum p_i \times \ln(p_i)$), en donde p_i es la abundancia relativa de la especie i .

H'_{max} : Valor máximo de Shannon, dado por el logaritmo natural de la riqueza comunitaria ($\ln S$).

En cuanto al índice de dominancia de Berger-Parker, se calculó utilizando la siguiente fórmula:

$$D_{BP} = \frac{Ab_{max}}{N} \quad (\text{Ec. 6})$$

En donde:

Ab_{max} : Abundancia de la especie con mayor número de individuos en la muestra comunitaria
 N : Número de individuos totales de la muestra comunitaria

ATRIBUTOS COMUNITARIOS EVALUADOS

Se consideraron cuatro atributos comunitarios definidos según los siguientes criterios:

- Riqueza.** Se consideró la riqueza de cada una de las 1400 comunidades artificiales.
- Abundancia.** Se consideró el número total de individuos de cada una de las 1400 comunidades artificiales.
- Especies raras.** Se consideró dos criterios para trabajar especies raras. El primero fue considerar especies raras a aquellas cuyas abundancias corresponden al primer cuartil (Q1) de la distribución. Según Gaston (18), el criterio de determinación de especies raras utilizando proporciones (como el caso de los cuartiles) es bastante consistente. A este atributo se le llamará, en lo sucesivo, "especies raras Q1". El segundo criterio fue utilizar los *singletons* (aquellas especies de la muestra comunitaria cuyas abundancias sean igual a uno) y, luego, calcular la proporción de *singletons*, que sería el número de estos dividido entre la riqueza (18-20). A este atributo se le llamará, en lo sucesivo, "especies raras PS".
- Especies dominantes.** Se consideró especies dominantes a las especies *outliers* superiores (OS): aquellas con abundancia $>Q3+(Rl \times 1.5)$ (valores atípicos) y abundancia $>Q3+(Rl \times 3)$ (valores extremos) (21).

Posteriormente, se realizó un análisis de correlación entre los índices y los atributos comunitarios. Este análisis muestra qué índices covarían en mayor o menor medida respecto de los atributos comunitarios considerados. Para la interpretación de las correlaciones, se usó la regla aproximada de Mukaka,

TABLA 1. CRITERIOS PARA LA GENERACIÓN DE COMUNIDADES ARTIFICIALES

Tipo de comunidad (T)	N.º de sp. dominantes	Abundancias relativas	Riqueza	N.º de comunidades (C)	Pseudoréplicas	Criterios para la generación de abundancias
Tipo 1	Ninguna	perfectamente homogénea	Riqueza de cada comunidad (C) dentro de cada Tipo (T): C1: 3 sp. C2: 5 sp. C3: 10 sp. C4: 15 sp. C5: 20 sp. C6: 30 sp. C7: 50 sp. C8: 100 sp. C9: 150 sp.	10	10	Abundancias de todas las sp. = 100 ind.
Tipo 2	Ninguna	homogénea		10	10	Aleatorio entre 1 y 100
Tipo 3	1	sp. dom: 90%		10	10	Todas las sp.: aleatorio entre 1 y 100 / sp. dom: 90% abund. relat.
Tipo 4	1	sp. dom: 75%		10	10	Todas las sp.: aleatorio entre 1 y 100 / sp. dom: 75% abund. relat.
Tipo 5	2	sp. dom 1 y 2: 80% y 15%		10	10	Todas las sp.: aleatorio entre 1 y 100 / sp. dom 1 y 2: 80% y 15% abund. relat.
Tipo 6	2	sp. dom 1 y 2: 60% y 25%		10	10	Todas las sp.: aleatorio entre 1 y 100 / sp. dom 1 y 2: 60% y 25% abund. relat.
Tipo 7	Varias	Variación gradual		10	10	Todas las comunidades (C): riqueza múltiplo de 10 (10 grupos de sp. c/abund. aleatoria entre 1-20, ... 180-200) Comunidad con 3 sp.: 3 grupos de sp. (aleatorio 1-10, 20-30, 40-50) Comunidades con 5 y 15 sp.: 5 grupos de sp. (aleatorio 1-10, 20-30, 40-50, 60-70, 80-100)
Tipo 8	Varias	Variación gradual con ligera dominancia		10	10	Todas las comunidades (C): riqueza múltiplo de 10 (10 Grupos de sp. c/abund. aleatoria entre 1-10, ... 90-100) Comunidad con 3 sp.: 3 grupos de sp. (aleatorio 1-10, 10-20, 20-30) Comunidades con 5 y 15 sp.: 5 grupos de sp. (aleatorio entre 1-10, ... 40-50)
Tipo 9	Varias	Variación gradual con ligera dominancia		10	10	Todas las comunidades (C): riqueza múltiplo de 10 (10 Grupos de sp. c/abund. aleatoria entre 1-10, 10-20... (último grupo: 200-400) Comunidad con 3 sp.: 3 grupos de sp. (aleatorio 1-10, 10-20, 80-100) Comunidades con 5 y 15 sp.: 5 grupos de sp. (aleatorio 1-10, 10-20, 20-30, 30-40, 200-300)
Tipo 10	Varias	Variación gradual con moderada dominancia		10	10	Todas las comunidades (C): riqueza múltiplo 10 (10 grupos de sp. c/abund. aleatoria entre 1-10, 10-20... (último grupo: 500-700) Comunidad con 3 sp.: 3 grupos de sp. (aleatorio 1-10, 10-20, 150-200) Comunidades con 5 y 15 sp.: 5 grupos de sp. (aleatorio 1-10, 10-20, 20-30, 30-40, 450-500)
Tipo 11	Ninguna	Caída por sp. rara		10	10	Comunidades con todas las sp. con abundancias idénticas (10 000 ind. c/sp.) + 1 sp. con abundancia = 1
Tipo 12	Ninguna	Caída por sp. rara		10	10	Comunidades con todas las sp. con abundancias idénticas (10 000 ind. c/sp.) + 2 sp. con abundancia = 2
Tipo 13	Ninguna	Caída por sp. rara		10	10	Comunidades con todas las sp. con abundancias idénticas (10 000 ind. c/sp.) + 3 sp. con abundancia = 3
Tipo 14	Ninguna	Caída por sp. rara		10	10	Comunidades con todas las sp. con abundancias idénticas (10 000 ind. c/sp.) + 4 sp. con abundancia = 4
			TOTAL	140	10	
			GRAN TOTAL	1400		

que permite clasificarlas entre variables dentro de cinco categorías en función de los coeficientes de correlación obtenidos (tabla 2) (22).

INFORMACIÓN COMPLEMENTARIA

Se construyeron gráficos de columnas con barras de error correspondientes a intervalos de confianza IC (95%) para ver el patrón de cambio general en los valores de cada índice, según cada atributo comunitario. Las columnas corresponden a los valores para cada decil. Los deciles se determinaron ordenando los valores obtenidos para cada atributo comunitario de menor a mayor, y luego dividiéndolos en diez grupos, cada uno de los cuales contenía el 10% de los datos.

Se calcularon también coeficientes de variación y se construyeron diagramas de cajas (*boxplots*) para cada índice, de forma que se muestre el rango de varia-

ción. Tanto los gráficos de columnas, los diagramas de cajas y los coeficientes de variación sirvieron como información complementaria para el análisis principal de las correlaciones.

RESULTADOS

Los índices de Pielou, E_{amp} y Dom_q se relacionan de forma directamente proporcional con la mayoría de los atributos comunitarios (3 de 5, 3 de 5 y 4 de 5, respectivamente), mientras que el índice de Berger-Parker se relaciona de forma inversa con la mayoría de los atributos comunitarios (4 de 5) (tabla 3).

Los valores que arroja cada índice son variables en su amplitud, lo cual es indicado por sus coeficientes de variación, así como por los valores mínimos y máximos obtenidos y el rango de amplitud de los valores que toma cada índice (figura 1 y tabla 4).

En las figuras 2 a 5 se muestra la variación de los valores obtenidos para cada índice por deciles y según cada atributo comunitario. De este modo se pueden apreciar algunas tendencias importantes relacionadas con el incremento o disminución de cada índice, las cuales pueden variar entre los primeros y los últimos deciles.

TABLA 2. REGLA APROXIMADA DE MUKAKA

Correlación	Interpretación
0,90 a 1,00 (-0,90 a -1,00)	Correlación muy alta
0,70 a 0,90 (-0,70 a -0,90)	Correlación alta
0,50 a 0,70 (-0,50 a -0,70)	Correlación moderada
0,30 a 0,50 (-0,30 a -0,50)	Correlación baja
0,00 a 0,30 (0,00 a -0,30)	Correlación despreciable

TABLA 3. CORRELACIÓN DE SPEARMAN ENTRE LOS ÍNDICES Y LOS ATRIBUTOS COMUNITARIOS

ÍNDICE	Riqueza (S)		Abundancia (Ab)		Sp. raras (Q1)		Sp. raras (PS)		Sp. dominantes (OS)	
	rs	p-valor	rs	p-valor	rs	p-valor	rs	p-valor	rs	p-valor
Pielou	0,27	1 x 10 ⁻²⁵ ***	0,17	6 x 10 ⁻¹¹ ***	-0,26	1 x 10 ⁻²² ***	0,05	0,0708 ns	-0,62	6 x 10 ⁻¹⁵² ***
Berger-Parker	-0,54	2 x 10 ⁻¹⁰⁷ ***	-0,37	5 x 10 ⁻⁴⁶ ***	-0,03	0,2551 ns	-0,17	4 x 10 ⁻¹⁰ ***	0,46	7 x 10 ⁻⁷⁵ ***
E_{amp}	0,43	2 x 10 ⁻⁶² ***	0,24	8 x 10 ⁻²⁰ ***	-0,1	0,0002 ***	0,07	0,0087 **	-0,5	2 x 10 ⁻⁸⁷ ***
Dom_q	0,16	4 x 10 ⁻⁰⁹ ***	0,01	0,7041 ns	0,47	8 x 10 ⁻⁷⁷ ***	-0,23	1 x 10 ⁻¹⁸ ***	0,89	0 ***

rs: coeficiente de correlación de Spearman

* p-valor < 0,05

** p-valor < 0,01

*** p-valor < 0,001

ns: correlación no significativa

TABLA 4. VARIACIÓN GENERAL DE LOS VALORES OBTENIDOS PARA CADA ÍNDICE. SE INCLUYEN LOS COEFICIENTES DE VARIACIÓN (CV), LOS VALORES MÁXIMOS Y MÍNIMOS OBTENIDOS Y LA DIFERENCIA ENTRE ELLOS.

	CV (%)	Máx.	Mín.	Dif.
Pielou	43,3	1	0,002	0,998
Berger-Parker	98,7	0,9998	0,005	0,995
E _{amp}	52,2	1	0,0003	0,9997
Dom _q	134,0	4,97	0	4,97

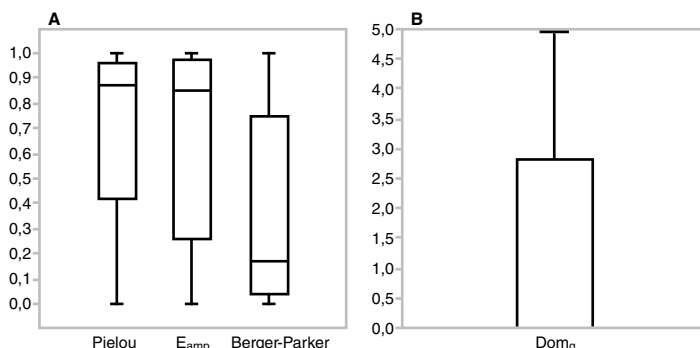


FIGURA 1. DIAGRAMAS DE CAJA QUE MUESTRAN EL RANGO DE VARIACIÓN DE CADA ÍNDICE EVALUADO. EN A SE OBSERVA LA VARIACIÓN PARA CADA UNO DE LOS TRES ÍNDICES CUYO RANGO TEÓRICO VA ENTRE CERO Y UNO: PIELOU, E_{AMP} Y BERGER-PARKER. EN B SE TIENE AL ÍNDICE DOM_Q, EL CUAL POSEE RANGOS TEÓRICOS ENTRE CERO E INFINITO.

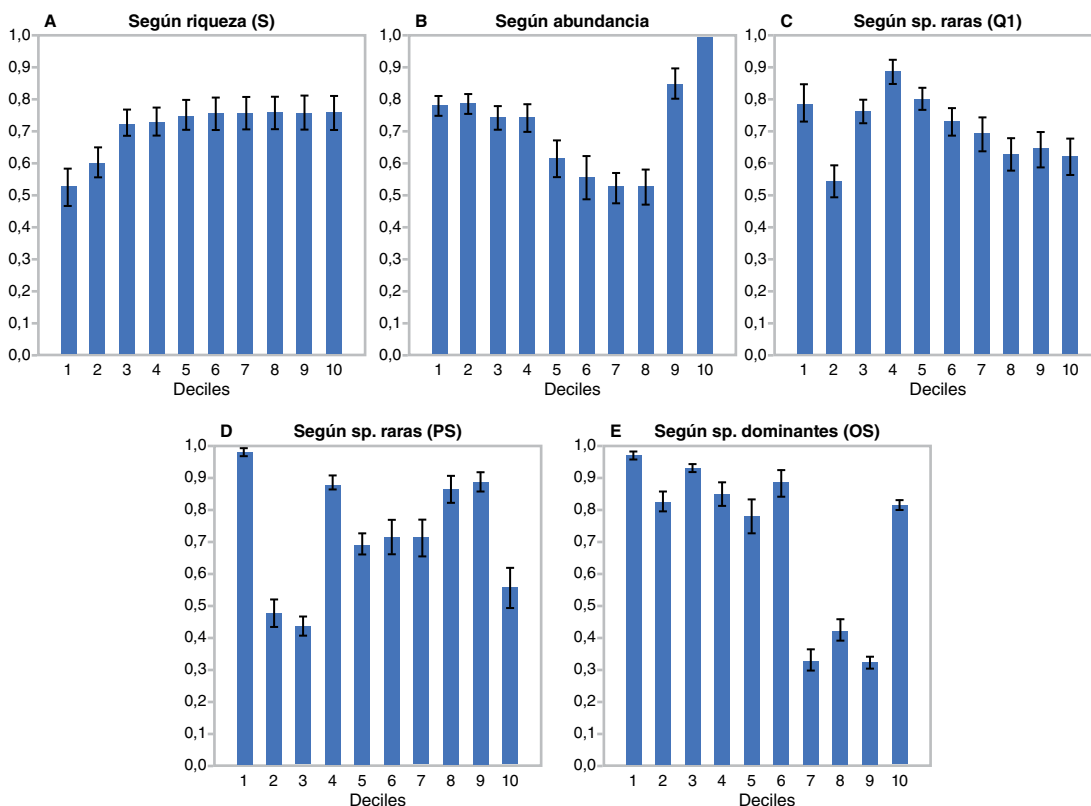


FIGURA 2. VARIACIÓN DEL ÍNDICE DE PIELOU SEGÚN CADA ATRIBUTO COMUNITARIO. LAS BARRAS DE ERROR CORRESPONDEN A INTERVALOS DE CONFIANZA (IC 95%).

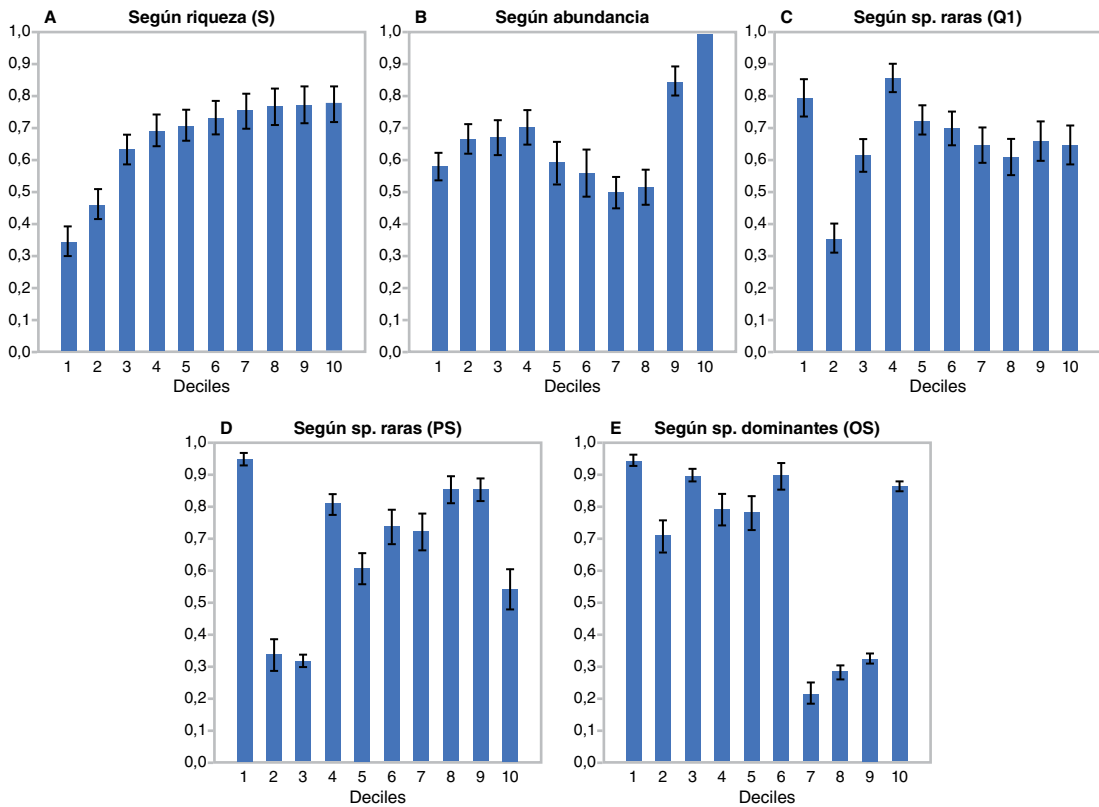


FIGURA 3. VARIACIÓN DEL ÍNDICE E_{AMP} SEGÚN CADA ATRIBUTO COMUNITARIO. LAS BARRAS DE ERROR CORRESPONDEN A INTERVALOS DE CONFIANZA (IC 95%).

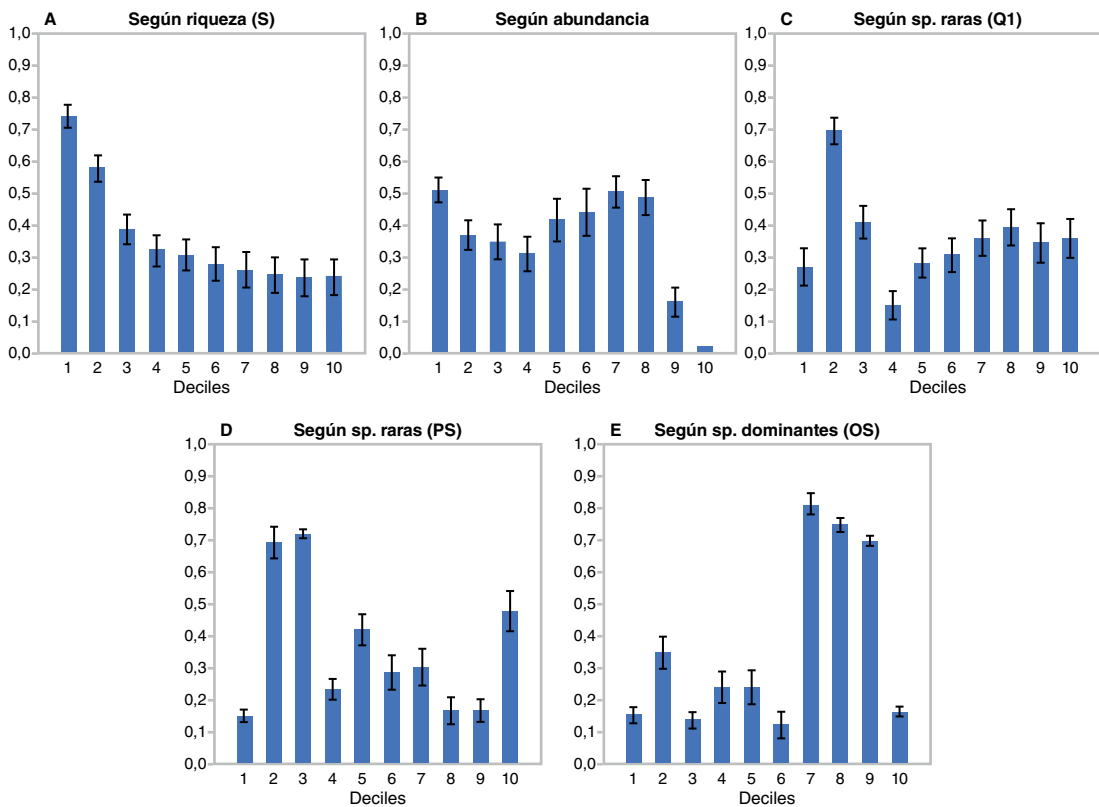


FIGURA 4. VARIACIÓN DEL ÍNDICE DE BERGER-PARKER SEGÚN CADA ATRIBUTO COMUNITARIO. LAS BARRAS DE ERROR CORRESPONDEN A INTERVALOS DE CONFIANZA (IC 95%).

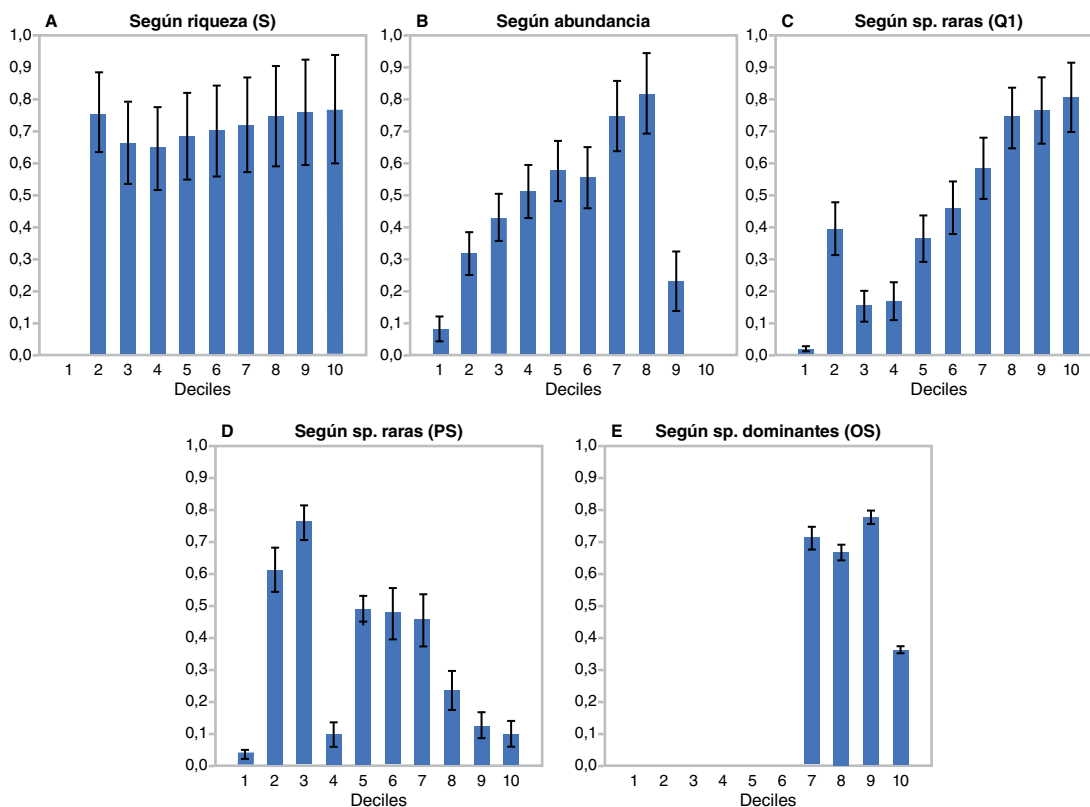


FIGURA 5. VARIACIÓN DEL ÍNDICE DOM_q SEGÚN CADA ATRIBUTO COMUNITARIO. LAS BARRAS DE ERROR CORRESPONDEN A INTERVALOS DE CONFIANZA (IC 95%).

ANÁLISIS DE LOS DATOS

Los cuatro índices evaluados muestran un amplio rango de variación, lo cual da cuenta de su sensibilidad general a uno o más atributos (10). En la figura 1A se observa que los índices de Pielou, E_{amp} y Berger-Parker arrojaron valores que abarcan prácticamente todo el rango teórico, desde 0 hasta 1 (Pielou mín = 0, Pielou máx = 1; E_{amp} mín = 0, E_{amp} máx = 1; Berger-Parker mín = 0,01, Berger-Parker máx = 1). Por otro lado, en la Figura 1B se observa que con el índice de Dom_q ocurre algo similar, ya que abarca un amplio rango de valores (Dom_q mín = 0, Dom_q máx = 4,97). Si bien el índice Dom_q teóricamente puede abarcar valores desde 0 hasta infinito, en la práctica es muy difícil que exceda valores de 5, por lo que el rango desde 0 hasta 4,97 obtenido para el set de 1400 comunidades cumple con uno de los

criterios necesarios para cualquier índice de equidad y dominancia.

De manera complementaria, los coeficientes de variación (CV) dentro de cada índice de equidad muestran una mayor variación de datos para E_{amp} (52,2%) con respecto a Pielou (43,3%), lo cual se aprecia también en la figura 1A, en la que la caja correspondiente al 50% de datos es más amplia para E_{amp} que para Pielou. En cuanto a los índices de dominancia, se ha obtenido una mayor variación de datos para Dom_q (134%) respecto de Berger-Parker (98,7%) (tabla 4).

Los índices de equidad de Pielou y E_{amp} poseen una baja correlación con los atributos riqueza (Pielou: $r_s = 0,27$, $p = 1 \times 10^{-25}$, correlación despreciable; E_{amp} : $r_s = 0,43$, $p = 2 \times 10^{-62}$, correlación baja) y abundancia (Pielou: $r_s = 0,17$, $p = 6 \times 10^{-11}$, correlación despreciable; E_{amp} : $r_s = 0,24$,

$p = 8 \times 10^{-20}$, correlación despreciable), lo cual es una característica útil en estos índices, ya que al existir baja correlación con dichos atributos comunitarios se puede medir la equidad de un ensamble, independientemente de si la muestra es grande o pequeña en términos de número de especies o de individuos (tabla 3).

Por otro lado, ambos índices muestran una correlación moderada con las especies dominantes (OS) (Pielou: $r_s = -0,62$, $p = 6 \times 10^{-152}$, correlación moderada; E_{amp} : $r_s = -0,5$, $p = 2 \times 10^{-87}$, correlación moderada), pero una correlación despreciable con las especies raras Q1 (Pielou: $r_s = -0,26$, $p = 1 \times 10^{-22}$, correlación despreciable; E_{amp} : $r_s = -0,1$, $p = 0,0002$, correlación despreciable) y con las especies raras PS (Pielou: $r_s = 0,05$, $p = 0,0708$, correlación despreciable; E_{amp} : $r_s = 0,07$, $p = 0,0087$, correlación despreciable) (tabla 3). Esto quiere decir que ambos índices de equidad son más sensibles a especies dominantes que a especies raras.

Los índices de dominancia de Berger-Parker y Dom_q , por su parte, muestran diferentes patrones de correlación según el atributo riqueza (Berger-Parker: $r_s = -0,54$, $p = 2 \times 10^{-107}$, correlación moderada; Dom_q : $r_s = 0,16$, $p = 4 \times 10^{-9}$, correlación despreciable) y el atributo abundancia (Berger-Parker: $r_s = -0,37$, $p = 5 \times 10^{-46}$, correlación baja; Dom_q : $r_s = 0,01$, $p = 0,7041$, correlación despreciable). Tal como sucede con los índices de equidad, es conveniente que una medida de dominancia sea independiente de la riqueza o la abundancia, de manera que pueda aplicarse a datos que provienen de muestras grandes y pequeñas. Debido a esto último, el índice Dom_q implica una cierta ventaja sobre el índice de Berger-Parker.

Respecto de las correlaciones con los atributos comunitarios, ambos índices de

dominancia mostraron ser más sensibles a especies dominantes que a especies raras, lo cual es algo esperable dada la naturaleza de sus formulaciones matemáticas, orientadas a medir justamente ese atributo. Por ejemplo, para el atributo especies dominantes (OS), el índice de Berger-Parker mostró una correlación baja ($r_s = 0,46$, $p = 7 \times 10^{-75}$), mientras que el índice Dom_q mostró una correlación alta ($r_s = 0,89$, $p = 0,000$). Para el atributo especies raras Q1, Berger-Parker mostró una correlación despreciable ($r_s = -0,03$; $p = 0,25508$) y Dom_q mostró una correlación baja ($r_s = 0,47$, $p = 8 \times 10^{-77}$). Por último, para el atributo especies raras PS, Berger-Parker mostró una correlación despreciable ($r_s = -0,17$, $p = 4 \times 10^{-10}$) y Dom_q una correlación despreciable ($r_s = -0,23$, $p = 1 \times 10^{-18}$) (tabla 3).

DISCUSIÓN

ÍNDICES DE EQUIDAD

Los índices de equidad y dominancia, idealmente, deben ser poco sensibles a la riqueza y la abundancia (10), de tal modo que puedan aplicarse y ser útiles para la comparación entre muestras, independientemente de si estas poseen riquezas y abundancias altas o bajas. Por el contrario, los índices deberían ser sensibles al atributo que se desea evaluar. En ese sentido, la correlación entre los atributos riqueza y abundancia, y los índices de Pielou y E_{amp} ha mostrado ser muy baja, lo cual indica que ambos índices son poco sensibles a dichos atributos comunitarios. Adicionalmente, de manera complementaria, en las figuras 2A y 3A (deciles según riqueza) y 2B y 3B (deciles según abundancia) se observa una ligera variación en forma de ligera tendencia de incremento para los primeros deciles, aunque aproximadamente a partir del decil 3 no se observa ninguna tendencia de aumento o disminución. Ello quiere

decir que ambos índices serían más convenientes de usar cuando se tienen riquezas y abundancias medias o altas, ya que es cuando los valores del índice se vuelven independientes de estos atributos comunitarios.

En cuanto a la correlación entre especies raras (Q1 y PS) y los índices de Pielou y E_{amp} , se observa poca sensibilidad general (tabla 3). Como complemento de esos resultados, no se observa en las figuras 2C, 2D, 3C y 3D ninguna tendencia de incremento o disminución entre deciles, lo cual concuerda con las correlaciones despreciables halladas entre ambos índices y atributos. Esto quiere decir que ninguno de los dos índices resulta particularmente sensible a especies raras. Además, la correlación entre Pielou y E_{amp} con las especies dominantes (OS) resulta moderada en ambos casos. Por ello, el nuevo índice propuesto E_{amp} resulta bastante similar al índice clásico de Pielou en su desempeño y sensibilidad, aunque este último es ligeramente más sensible a especies raras Q1 y especies dominantes (OS). El hecho de que Pielou se construya a partir de las abundancias relativas de todas las especies, mientras E_{amp} solo utilice en su cálculo la especie más y menos abundante de la muestra, nos dice que Pielou recoge más información de la muestra. Sin embargo, la amplitud de valores dentro del 50% de datos centrales es mayor para E_{amp} que para Pielou (figura 1A), lo cual sugiere que el primero toma un mayor rango para valores intermedios, lo cual va en la línea del criterio de que un índice de equidad es mejor mientras mayor sea su rango de variación.

ÍNDICES DE DOMINANCIA

Las figuras 4A y 5A muestran que el índice de Berger-Parker es notoriamente variable y tiende a la disminución según se incrementa la riqueza de la muestra comunitaria, mientras que

Dom_q es mucho más estable, sobre todo a partir del segundo decil. Para la abundancia ocurre algo distinto. En las figuras 4B y 5B se observa que Berger-Parker muestra poca variación entre el segundo y octavo decil, mientras que Dom_q muestra un incremento sostenido desde el primer hasta el noveno decil, aunque la gran caída en los valores relacionados al décimo decil causa que la correlación hallada entre el índice y la abundancia sea despreciable ($r_s = 0,01$). Sin embargo, en la gráfica (figura 5B) se observa que el índice Dom_q no parece ser independiente de la abundancia, mientras que Berger-Parker muestra menor variación proporcional con el mismo atributo, a pesar de que tenga un coeficiente de correlación mayor ($r_s = -0,37$). Esto quiere decir que el índice Dom_q en el caso de comparaciones entre comunidades, podría funcionar mejor para muestras con cualquier valor de riqueza y con abundancias totales similares. Berger-Parker, por su parte, funcionaría mejor para comparaciones entre muestras con riqueza similar y con cualquier valor de abundancia total.

En cuanto a la relación entre Dom_q y especies raras, se tiene que el índice varía de forma directamente proporcional con las especies raras Q1 (figura 5C), a diferencia de la variación inversa que tiene respecto de especies raras PS (figura 5D). Esto podría deberse a que los *singletons* pueden ser pocos, muchos o incluso ninguno en una muestra comunitaria, mientras que el cuartil 1 (Q1) implica que siempre habrá una misma proporción de datos encajados dentro de esa categoría, así las abundancias de las especies ubicadas en el primer cuartil no sean tan pequeñas. En el caso de Berger-Parker, los valores del índice respecto de especies raras Q1 y PS son muy variables, y sin tendencia clara al aumento o la disminución entre deciles (figuras 4C y 4D). Eso se traduce en su poca correlación ($r_s = -0,03$ y

rs = -0,166, respectivamente). Por ello, Dom_q resulta ligeramente sensible también a especies raras, aunque la correlación es baja respecto de especies raras Q1 y despreciable respecto de especies raras PS (tabla 3). Esta diferencia se puede explicar analizando las ecuaciones de ambos índices: el índice Dom_q (Ec.4) incorpora en su fórmula la mediana (Me) que, como toda medida de tendencia central, se calcula en función de la cantidad de datos presentes en la distribución. Por ello, Dom_q resulta más sensible a Berger-Parker, cuya fórmula (Ec. 6) solo incluye la especie más abundante y la abundancia total.

Las figuras 4E y 5E muestran, sin embargo, una diferencia entre ambos índices: la variación en Berger-Parker es fluctuante, mientras que en Dom_q ocurre un cambio abrupto entre los primeros seis deciles y los siguientes cuatro, debido a que este último índice arroja valores de cero cuando no hay ninguna especie cuya abundancia constituya un *outlier* superior y valores mayores a cero cuando hay al menos una especie con abundancia *outlier* superior. Por otro lado, en las mismas figuras 4E y 5E se observa una caída en los valores de ambos índices en el último decil. Esto se debe a que, en el último decil, el promedio de los *outliers* superiores (OS) es de 8,29 especies, mientras que en los dos deciles anteriores son de 2 y 1,15 especies, respectivamente. Con más de 8 especies con alta abundancia dentro del ensamble, varias de ellas automáticamente dejan de ser especies claramente dominantes respecto de las demás por una simple cuestión estadística (ya no se cuentan como *outliers* debido a su mayor frecuencia) y algunas de ellas se convierten probablemente en especies comunes. Por ello, los valores de ambos índices disminuyen notoriamente dentro de ese último decil. El índice Dom_q logra mostrar mayor sensibilidad, tanto por

la mayor correlación que tiene con las especies dominantes (OS) como por la mayor diferencia obtenida entre los primeros y los últimos deciles. Además, permite obtener valores positivos únicamente para las muestras comunitarias que presentan especies dominantes.

VARIACIÓN GENERAL DE LOS ÍNDICES

En cuanto a la variación obtenida para los 1400 valores de cada índice, los de equidad de Pielou y E_{amp} muestran variaciones numéricas similares, la cual es ligeramente superior para la segunda. Por su parte, la variación obtenida para los índices de dominancia de Berger-Parker y Dom_q favorece ampliamente a este último. Estas diferencias en los coeficientes no indican la sensibilidad de cada índice, sino la amplitud de los valores que toman los índices calculados para todo el set de datos. Además, los valores mínimos y máximos obtenidos abarcan rangos muy amplios, los cuales se acercan mucho a los valores mínimos y máximos teóricos para cada índice. Esto demuestra que la cantidad de datos trabajados es suficientemente grande como para abarcar prácticamente todo el rango de valores que puede tomar cada índice (tabla 4).

CONCLUSIONES

Los cuatro índices evaluados cumplen con los dos criterios mínimos requeridos por los índices de dominancia y equidad en general: independencia de la riqueza y amplio rango de variación de sus valores. Entre los índices de equidad evaluados, el que muestra mayor nivel de independencia de la riqueza es el de Pielou, mientras que entre los índices de dominancia evaluados es Dom_q el que muestra mayor independencia de la riqueza con respecto a Berger-Parker.

Los índices de equidad de Pielou y E_{amp} muestran un desempeño similar, ligeramente favorable al primero. Sin embargo, el segundo demuestra ser una medida alternativa para la medición de la equidad de una muestra comunitaria, además de que posee un rango de variación mayor que Pielou. Por otro lado, el índice de dominancia Dom_q tiene como desventaja que es una medida discontinua, ya que se basa en la presencia o ausencia de especies dominantes (OS). Pero, entre sus ventajas, muestra un mejor

desempeño que el índice de Berger-Parker, al ser más sensible a las especies dominantes (OS). Adicionalmente, Dom_q es insensible a la riqueza, lo cual lo convierte en un índice ideal para muestras que tengan mucha o poca riqueza de especies.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. José Pérez Zúñiga por sus valiosos comentarios y observaciones.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Margalef R. On certain unifying principles in ecology. *Amer Naturalist*. 1963; 97 (897): 357-74.
2. Heip CHR, Herman PMJ, Soetaert K. Indices of diversity and evenness. *Oceanis* 1998; 24 (4): 61-87.
3. Moreno CE, Barragán F, Pineda E, Pavón NP. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Rev Mex Biodivers*. [Internet]. 2011; 82 (4). Disponible en: <http://www.revista.ib.unam.mx/index.php/bio/article/view/745>
4. Jost L. The relation between evenness and diversity. *Diversity*. 2010; 2 (2): 207-32.
5. Shannon CE, Weaver W. *The mathematical theory of communication*. Urbana, Illinois: University of Illinois Press; 1949.
6. Simpson EH. Measurement of diversity. *Nature*. 1949; 163: 688.
7. Hill MO. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*. 1973; 54 (2): 427-32.

8. Jost L. Entropy and diversity. *Oikos*. 2006; 113 (2): 363-75.
9. Tuomisto H. An updated consumer's guide to evenness and related indices. *Oikos*. 2012; 121 (8): 1203-18.
10. Beisel J-N, Usseglio-Polatera P, Bachmann V, Moreteau J-C. A Comparative analysis of evenness index sensitivity. *Int Revue ges Hydrobiol Hydrogr*. 2003; 88 (1): 3-15.
11. Pielou EC. Shannon's formula as a measure of specific diversity: Its use and misuse. *Amer Naturalist* 1966; 100 (914): 463-5.
12. Berger WH, Parker FL. Diversity of planktonic foraminifera in deep-sea sediments. *Science*. 1970; 168 (3937): 1345-7.
13. Caruso T, Pigino G, Bernini F, Bargagli R, Migliorini M. The Berger-Parker index as an effective tool for monitoring the biodiversity of disturbed soils: a case study on Mediterranean oribatid (Acari: Oribatida) assemblages. *Biodivers Conserv*. 2007; 16 (12): 3277-85.
14. Moreno CE. Métodos para medir la biodiversidad. Zaragoza: M&T–Manuales y Tesis SEA; 2001.
15. Kunin WE, Gaston KJ, editores. *The Biology of Rarity* [Internet]. Dordrecht: Springer Netherlands; 1997. Disponible en <http://link.springer.com/10.1007/978-94-011-5874-9>
16. Tukey JW. *Exploratory data analysis*. Reading, Massachusetts: Addison-Wesley; 1977.
17. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. Disponible en http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
18. Gaston KJ. *Rarity* [Internet]. Dordrecht: Springer Netherlands; 1994. Disponible en: <http://link.springer.com/10.1007/978-94-011-0701-3>
19. Magurran AE. *Measuring biological diversity*. Oxford: Blackwell Science; 2004.
20. Lopez LCS, de Aguiar Fracasso MP, Mesquita DO, Palma ART, Riul P. The relationship between percentage of singletons and sampling effort: A new approach to reduce the bias of richness estimates. *Ecol Indic*. 2012; 14 (1): 164-9.
21. Magurran AE, McGill BJ. *Biological diversity. Frontiers in measurement and assessment*. Nueva York: Oxford University Press; 2011.
22. Mukaka MM. Statistics corner: a guide to appropriate use of correlation coefficient in medical research. *Malawi Med J*. 2012; 24 (3): 69-71.

RECIBIDO: 25/03/2020

ACEPTADO: 26/04/2020

CORRESPONDENCIA: fbarona@ucientifica.edu.pe (DANIEL BARONA)