

2EJ



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

EVALUACION DE ALGUNOS MODELOS ESTADISTICOS PARA ESTIMAR LA RIQUEZA ESPECIFICA POR EXTRAPOLACION

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A :
LEOPOLDO GOMEZ CAUDILLO

L



DIRECTOR DE TESIS: SALVADOR SANCHEZ COLON

MEXICO, D. F.



1999

FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

Evaluación de algunos modelos estadísticos para estimar la
riqueza de especies por extrapolación.

realizado por Leopoldo Gómez Caudillo

con número de cuenta 8434820 - 3 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

M. en C. Salvador Sánchez Colón

Propietario

Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo.

Propietario

M. en C. Irene Pisanty Baruch.

Suplente

M. en C. Margarito Alvarez Rubio.

Suplente

M. en C. Benjamín Alvarez Rubio.

FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.



Consejo Departamental de Biología

Edna María Suárez Díaz

DRA. EDNA MARÍA SUÁREZ DÍAZ
DEPARTAMENTO
DE BIOLOGÍA

A mis padres:

Dr. Leopoldo Gómez Peralta †

Sra. Guadalupe Caudillo Vda. De Gómez

A mis abuelos:

Sr. Eduardo Robles Jalteco

Sra. Carmen Caudillo Valtierra †

A mis Hermanos:

Arturo, Laura y Alejandro

A los pocos que me quieren y a los que quiero, a los que sienten más que a los que piensan, a los soñadores y a los que depositan su fe en sus sueños como únicas realidades, ofrezco este libro de verdad, no como anunciador de verdad sino por la belleza que en su verdad abunda. A ellos ofrezco esta creación.

(Edgar Allan Poe)

Le agradezco

A la Universidad Nacional Autónoma de México por haberme dado la oportunidad de hacerme biólogo.

A los profesores, compañeros y en especial a mis amigos de la facultad de ciencias, que me enseñaron a madurar y ser una mejor persona.

A mi director de tesis y amigo el M. En C. Salvador Sánchez Colón por todo su tiempo y conocimientos transmitidos durante la realización de este trabajo.

A los miembros del jurado: M. En C. Irene Pisanty Baruch, Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo, M. En C. Benjamín Álvarez Rubio y al M. En C. Margarito Álvarez Rubio por su tiempo y disposición para revisar mi trabajo.

A todos Ellos:

¡Gracias!

INDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCION	2
OBJETIVOS	8
METODOLOGIA	9
Estimación de la riqueza específica en comunidades simuladas	9
Modelo lineal	9
Modelo exponencial ($S = b + m \log A$)	10
Modelo exponencial ($S = b e^{mA}$)	11
Modelo potencial	12
Modelo logístico	12
Método Jackknife	13
Estimación de la riqueza específica de la familia Rhamnaceae	14
RESULTADOS	16
Comunidades simuladas	16
Modelo lineal	18
Modelo exponencial ($S = b + m \log A$)	22
Modelo exponencial ($S = b e^{mA}$)	25
Modelo logístico	28
Modelo potencial	33
Método Jackknife	36
Familia Rhamnaceae	39
Modelo exponencial ($S = b + m \log A$)	41
Modelo logístico	42
Método Jackknife	44
DISCUSION Y CONCLUSIONES	46
BIBLIOGRAFIA	52

RESUMEN

Se comparó el desempeño de cinco modelos para estimar la riqueza específica por extrapolación. Los modelos (lineal, exponencial, potencial, logístico y Jackknife) se aplicaron a comunidades simuladas en la computadora que difieren en su riqueza específica y abundancia. Los mejores modelos se utilizaron luego para estimar la riqueza de especies de Rhamnaceae, familia que ha sido intensamente estudiada. El desempeño de los modelos se juzgó en términos de la diferencia entre las estimaciones y la riqueza real de especies, la amplitud de los intervalos de confianza y el sesgo de las estimaciones. Los modelos que mejor predijeron la riqueza de especies en las comunidades simuladas fueron el exponencial, el logístico y el Jackknife, Aun con muestras pequeñas en comunidades muy diversas (>200 especies). Los tres modelos estimaron adecuadamente la riqueza específica de Rhamnaceae, siempre y cuando el área muestreada represente, al menos, el 25% del total. Los resultados indican que puede haber dos o tres especies más de Rhamnaceae en México y que estos métodos pueden ser de gran utilidad para estimar la biodiversidad de otros taxa.

INTRODUCCION

La ICBP (1992; en Gaston, 1996) ha definido a la biodiversidad como toda la variedad de vida del planeta, incluyendo todos los genes, especies y ecosistemas y los procesos ecológicos de los que son parte. La biodiversidad es resultado del proceso evolutivo y se manifiesta tanto en las características como en la cantidad de variaciones que existen en un lugar y momento dados. Sin embargo, en un contexto conservacionista, al hablar de biodiversidad nos referimos a la diversidad que existe a tres niveles particulares: genética, de especies, y de ecosistemas (Solbrig, 1991. Gaston, 1996).

La diversidad o variación genética es muy importante a nivel poblacional y es la fuente más importante de materia prima para el proceso evolutivo. La variabilidad genética está dada por los diferentes alelos de la especie (variabilidad genotípica) y los caracteres que esos alelos codifican en el organismo (variabilidad fenotípica). A nivel ecológico, la biodiversidad comprende tanto la diversidad presente en un sitio (diversidad α) como la diversidad resultante de la heterogeneidad espacial (diversidad β). La diversidad α es una función del número de especies presentes en un lugar dado y de la abundancia de cada una de ellas. En contraste, la diversidad β es una medida del grado de partición del ambiente en parches biológicos, es decir, mide la diversidad de hábitats. A nivel biogeográfico, la diversidad de ecosistemas existentes en una región determina lo que se conoce como diversidad Γ (Halfiter y Ezcurra, 1992).

Como resultado de su muy compleja topografía, su extraordinaria heterogeneidad climática, y su variada historia biogeográfica, México es (junto con Brasil, Colombia e Indonesia) uno de los cuatro países más ricos del planeta en

cuanto a diversidad biológica (Mittermeier y Mittermeier, 1992). Prácticamente todos los tipos de vegetación que se conocen en el mundo se encuentran representados en México y no hay ningún otro país que abrigue tal variedad de comunidades vegetales (Rzedowski, 1991); ocupa el primer lugar en el mundo en diversidad de reptiles (707 especies), el segundo en mamíferos (439 especies), el cuarto en cuanto a especies de anfibios (282 especies) y su flora (total estimado en más de 30,000 especies, incluyendo plantas vasculares y criptógamas) es tal vez la cuarta más diversa del planeta, por debajo de la diversidad florística de Brasil, Colombia y China. Además existaten poco más de mil especies de aves, casi 20 mil especies de peces y cientos de miles de especies de invertebrados que aquí prosperan. Se calcula que México concentra entre el 10% y el 12% de la biota total del planeta (Rzedowski, 1991; Dirzo, 1992; Mittermeier y Mittermeier, 1992; Ramamoorthy et al., 1993; Williams-Linera et al., 1993; Toledo, 1994).

Desafortunadamente, en México, como en otros muchos países de alta diversidad (Wilson, 1988), no se cuenta todavía con un catálogo detallado y completo de la riqueza biológica del país. Grandes áreas de México que son particularmente ricas en especies o donde se concentra un alto número de endemismos han sido pobre o sólo parcialmente exploradas y para varios grupos de organismos, la taxonomía es todavía poco clara (Ramamoorthy et al., 1993). Una parte importante de la abundante literatura científica que se ha producido en el extranjero acerca de la biota mexicana no se encuentra ampliamente disponible en México y, encima de esto, la información generada localmente en forma de tesis generalmente no llega a publicarse y resulta, por tanto, poco accesible (Ramamoorthy *et al.*, 1993).

Como consecuencia de lo anterior, una importante proporción de la biota mexicana Aun no ha sido descrita o ni siquiera se ha descubierto todavía (Rzedowski

1991, 1992) y, hoy por hoy, ni siquiera se tiene una idea razonablemente aproximada del número de especies que habitan el país. Toledo (1994), por ejemplo, calcula que faltan por descubrir y/o describir entre 300,000 y 3'000,000 de especies de organismos en el planeta. Desafortunadamente, al ritmo al que se están destruyendo los ecosistemas de la Tierra en general y de México en particular, lo más probable es que, antes de que pueda completarse un inventario exhaustivo de los organismos que pueblan el país, muchos ecosistemas habrán sido destruidos y se habrán extinguido especies que ni siquiera habrán sido descubiertas (Wilson, 1988; Williams-Linera *et al.*, 1993). Toledo (1994) señala que esta labor requeriría (siguiendo el argumento de Wilson, 1988) del trabajo de toda la vida de unos 250 a 2,500 taxónomos profesionales.

La falta de un inventario biológico pormenorizado constituye una seria limitante para diversos propósitos y actividades, pero sobre todo, la planeación e instrumentación de medidas tendientes a la conservación misma de la biodiversidad (e.g. evaluación de la diversidad local, identificación de áreas ricas en especies y/o en endemismos. Ambas cuestiones son prioritarias para conservación, evaluación del impacto ambiental de proyectos de desarrollo, formulación de políticas de conservación y uso sustentable de los recursos, etc.) (Nicholls, 1991; Bojórquez-Tapia *et al.*, 1994). Elaborar un inventario biológico completo tomaría décadas, Aun si se acelerase el ritmo de exploración, identificación y descripción (Williams-Linera *et al.*, 1993; Bojórquez-Tapia *et al.*, 1994; Toledo, 1994) y resultaría absurdo el posponer la realización de acciones de conservación hasta que se cuente con información biológica completa, además de que sería irreal el posponer también la realización de todos los proyectos de desarrollo (Nicholls, 1991; Bojórquez-Tapia *et al.*, 1994; Bojórquez-Tapia *et al.*, 1995).

Es menester, por tanto, contar con un enfoque alternativo y predictivo que sea capaz de utilizar la limitada y sesgada información disponible, extrapolándola hacia las áreas no muestreadas, para estimar y predecir, de manera relativamente rápida y oportuna, la magnitud de la biodiversidad local de diferentes taxa y la probable ocurrencia de áreas de alta diversidad de especies o de alta concentración de endemismos y orientar hacia ellas los esfuerzos de colecta o de investigación y las acciones de conservación más inmediatas (Nicholls, 1991; Bojórquez-Tapia *et al.*, 1995; Hawksworth y Kalin-Arroyo, 1995).

Aunque el análisis de la diversidad de especies tiene una larga historia en ecología, en la mayor parte de los estudios sobre este tema se han utilizado medidas relativas de la diversidad (*e.g.* los índices de diversidad de Simpson o de Shannon-Wiener, técnicas de rarificación, etc.) y pocas veces se ha tratado de obtener estimaciones de la diversidad absoluta de especies (Gaston, 1996). En el contexto del conocimiento y conservación de la biodiversidad, sin embargo, lo que es de interés es el número absoluto de especies que pueblan un área o región dada. La mucho mayor dificultad técnica y logística que implica el obtener un inventario completo de las especies de un área y la relativamente fácil alternativa que brinda el uso de las medidas relativas de diversidad han tenido como resultado el que se haya dedicado poco esfuerzo al desarrollo, prueba y validación de métodos para obtener estimaciones absolutas de la diversidad de especies (Gaston, 1996).

Los pocos métodos actualmente disponibles para la estimación de la diversidad absoluta de especies se pueden dividir en dos clases:

1.- Métodos indirectos.- En estos métodos la estimación se obtiene, en forma indirecta, a partir de algún tipo de correlación -previamente establecida- entre la diversidad de especies del taxón de interés y alguna

otra variable (e.g., algún factor ambiental, la diversidad de especies de otro taxón mejor conocido, el número de géneros, familias, u otra categoría supraespecífica, etc; ver, por ejemplo, May, 1994, 1995).

La desventaja principal de los métodos indirectos es que requieren del riguroso establecimiento empírico de la correlación entre la diversidad y alguna variable “predictora”, lo que presupone conocer, de manera muy confiable, el número real de especies en alguna o algunas áreas particulares. Esto puede ser posible para algunos taxa en ciertas regiones del mundo, particularmente en países desarrollados de la zona templada, pero es difícil que ocurra en países de zonas tropicales (Gaston, 1996).

2.- Métodos de extrapolación.- Estos métodos se basan simplemente en el análisis estadístico de los datos obtenidos de una muestra del área de estudio. La riqueza de especies de la totalidad del área de estudio se estima por extrapolación a partir de la información contenida en dicha muestra (ver, por ejemplo, Palmer, 1990, Soberón y Llorente, 1993, Colwell y Coddington, 1994; Gaston, 1996).

Estos métodos se pueden dividir en tres categorías (Palmer, 1990):

a) Métodos basados en el modelado y extrapolación de la curva de acumulación de especies con respecto al esfuerzo de muestreo. A partir de la observación de que en la naturaleza existe un gran número de especies raras y que cuanto más grande es una muestra biológica, mayor es el número observado de estas especies, Fisher et al. (1943) concluyeron que debería haber una relación entre el tamaño de la muestra y el número de especies. A partir de entonces se han propuesto diversos modelos teóricos que buscan describir, en términos estadísticos, el comportamiento del número de especies como una función del esfuerzo de muestreo (área o tiempo muestreado; e.g. Soberón y Llorente, 1993).

- b) Métodos basados en el ajuste e integración de algún modelo teórico de la distribución de abundancias de las especies (e.g. la distribución logarítmica [Fisher et al., 1943], la distribución log-normal [Preston, 1948], etc.)
- c) Métodos de remuestreo no paramétricos (e.g. Jackknife o Bootstrap [Colwell y Coddington, 1994]).

De los pocos estudios que a la fecha se han realizado usando métodos de extrapolación, se puede concluir que éstos frecuentemente tienden a subestimar la diversidad real (Palmer, 1990), particularmente cuando las muestras son pequeñas, y que la confiabilidad de las estimaciones tiende a aumentar conforme aumenta la proporción del total de especies representada en la muestra (Gaston, 1996). Sin embargo, los pocos estudios que hasta ahora se han hecho para comparar la exactitud y la precisión de las estimaciones generadas por estos métodos impide hacer una evaluación adecuada de las diferentes técnicas de extrapolación. Algunos trabajos recientes han comenzado a corregir esta situación al evaluar el desempeño de diversos métodos de extrapolación, ya sea comparando las estimaciones obtenidas con la verdadera diversidad de especies de alguna o algunas pocas áreas intensamente estudiadas (e.g. Palmer, 1990, 1991; Coddington et al., 1991; Soberón y Llorente, 1993) o usando simulaciones por computadora (e.g. Heltshe y Forrester, 1983; Smith y van Belle, 1984). Se requiere, sin embargo, de muchos más estudios de este tipo (que comprendan un amplio espectro de taxa, hábitats y escalas espaciales) antes de que sea posible juzgar las bondades o limitaciones de los diferentes métodos de extrapolación.

OBJETIVOS

GENERAL

Explorar la utilidad de los métodos de extrapolación como una alternativa para estimar la riqueza local de diferentes taxa, y contribuir así a subsanar -por lo menos parcialmente- la falta de información básica necesaria para propósitos de conservación de la biodiversidad.

PARTICULARES

- 1.- Examinar comparativamente el desempeño de seis diferentes métodos para estimar la riqueza específica, por extrapolación, aplicándolos a comunidades simuladas en computadora.
- 2.- Evaluar el desempeño de estos métodos al ser aplicados a un caso real para estimar la diversidad de especies de la familia Rhamnaceae en México.
- 3.- Evaluar la confiabilidad de estos métodos como una alternativa para estimar la riqueza de taxa locales.

METODOLOGIA

Estimación de la riqueza específica en comunidades simuladas.

Se simularon ocho comunidades con diferente número de especies cada una (10, 20, 50, 100, 150, 200, 250 y 300 especies). En cada comunidad, los “individuos” se distribuyeron entre las especies de acuerdo a una distribución log-normal (Preston, 1948) con parámetros $\mu = 2$ y $\sigma = 1.5$. Se eligió este modelo de distribución de abundancias, ya que es el patrón que más comunmente se ha observado en comunidades reales (Magurran, 1988; Krebs, 1989). Para cada comunidad, los “individuos” se distribuyeron aleatoriamente en un “espacio” de 250 x 250 unidades.

Como unidad de muestreo se empleó un cuadro de 20 x 20 unidades. En cada comunidad se aplicó un muestreo aleatorio simple, para tres diferentes tamaños de muestra ($n = 10, 20$ ó 50 cuadros). En cada cuadro se registró la identidad específica de cada uno de los “individuos” ahí incluidos. Para evaluar el error de muestreo, se hicieron 10 repeticiones del muestreo en cada comunidad y para cada tamaño de muestra.

Con los datos así obtenidos se construyeron curvas de acumulación de especies y se ajustaron seis modelos estadísticos que han sido propuestos por diferentes autores para describir la relación número de especies - área,

El primer modelo probado fue el lineal simple:

$$S = b + m A$$

donde:

S es el número de especies registradas en una muestra de tamaño (= área) A

y b y m son los parámetros del modelo. m representa, teóricamente, la tasa de adición de especies registradas por unidad de área explorada

Este modelo implica que el número de especies registradas depende linealmente del tamaño de la muestra y que la tasa de adición de especies registradas por unidad de área explorada se mantiene invariable (Soberón y Llorente, 1993; Fig. 2.1).

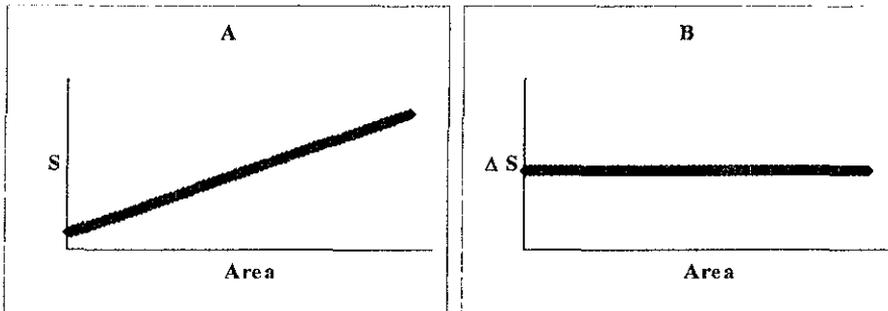


Fig. 2.1. En A se observa el comportamiento de la curva de especies registradas (S) del modelo lineal. En B está representado el comportamiento de la tasa de adición de especies (ΔS).

Hay modelos un poco más complicados que suponen que la probabilidad de registrar nuevas especies al aumentar el tamaño de la muestra no es constante. Por ejemplo, el modelo exponencial

$$S = b + m \log A$$

supone que el número de especies registradas depende del logaritmo del tamaño de la muestra. Esto implica que la tasa de adición de especies registradas por unidad de área disminuye exponencialmente conforme aumenta el área explorada (He y Legendre, 1996; Fig. 2.2).

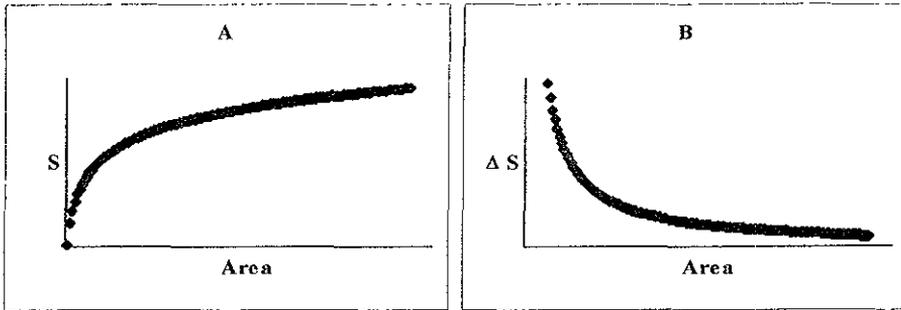


Fig. 2.2 En A se observa el comportamiento de la curva de especies registradas (S) del modelo exponencial $S = b + m \log A$. En B está representado el comportamiento de la tasa de adición de especies (ΔS)

En contraste, el modelo exponencial

$$\log S = \log b + m \log A$$

o, equivalentemente

$$S = b e^{mA}$$

supone que el número de especies registradas aumenta exponencialmente con el tamaño de la muestra. Esto implica que la tasa de adición de especies registradas por unidad de área también aumenta exponencialmente conforme aumenta el área explorada (Palmer 1990; Fig. 2.3).

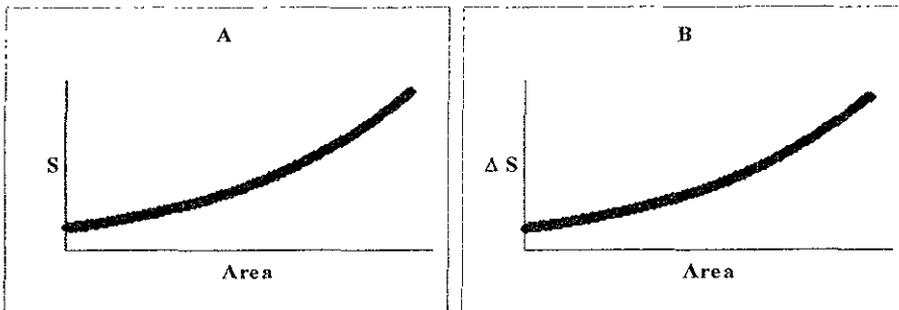


Fig. 2.3 En A se observa el comportamiento de la curva de especies registradas (S) del modelo exponencial $S = b e^{mA}$. En B está representado el comportamiento de la tasa de adición de especies (ΔS)

Por otra parte, el modelo potencial

$$S = b A^m$$

supone que el número de especies colectadas es directamente proporcional a la m -ava potencia del tamaño del área explorada. Esto implica que la tasa de adición de especies registradas por unidad de área cambia con el tamaño del área explorada, en función del valor de m ; si $m < 1$, entonces la tasa de adición de nuevas especies disminuye conforme aumenta el área explorada, si $m = 1$ se mantiene constante y el modelo se convierte en el modelo lineal simple. Finalmente, si $m > 1$ entonces aumenta conforme aumenta el área explorada (He y Legendre, 1996; Fig. 2.4).

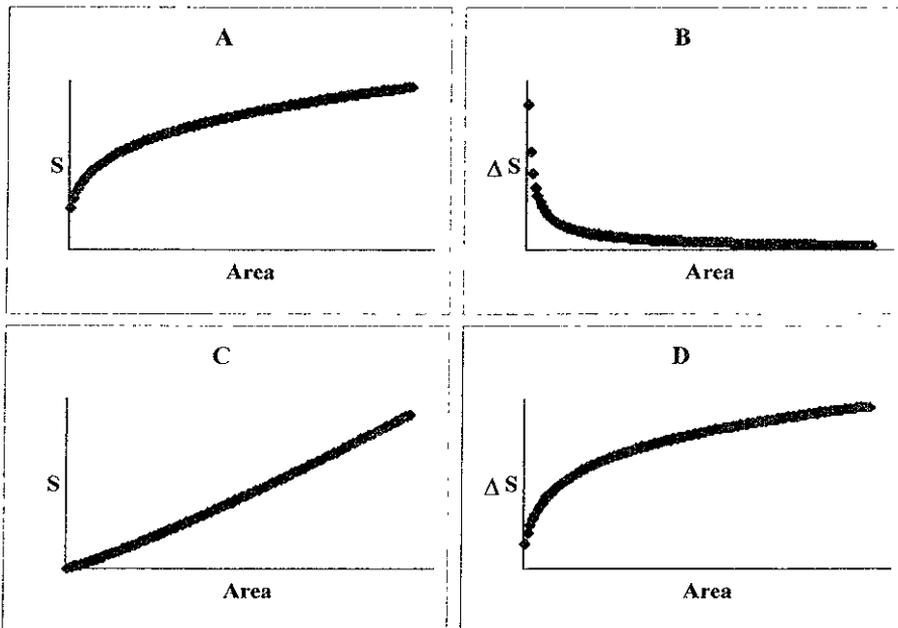


Fig. 2.4 En A se observa el comportamiento de la curva de especies registradas (S) del modelo potencial cuando $m < 1$, en B se muestra su tasa de adición de especies (ΔS) En C se observa el comportamiento de la curva de especies registradas (S) cuando $m > 1$, en D se muestra su tasa de adición de especies (ΔS).

El modelo logístico

$$S = c / (b + A^{-m})$$

supone principalmente que la relación especies - área es asintótica y que el número de especies colectadas alcanza un valor máximo, dado por el cociente c/b . En este modelo, la tasa de adición de nuevas especies disminuye exponencialmente conforme aumenta el tamaño de la muestra, y en el infinito esta tasa llega a valer cero (He y Legendre, 1996; Fig. 2.5).

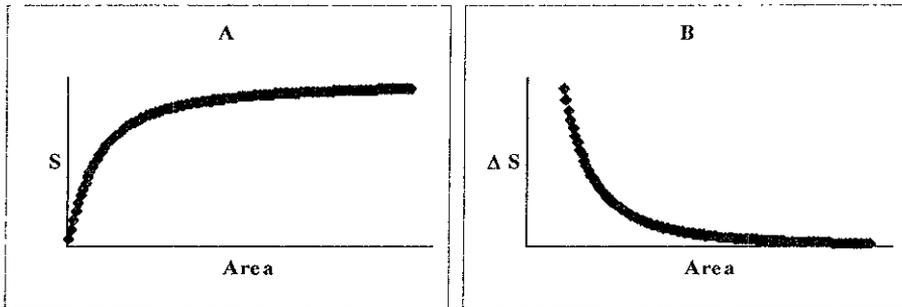


Fig. 2.5 En A se observa el comportamiento de la curva de especies registradas (S) del modelo logístico. En B está representado el comportamiento de la tasa de adición de especies (ΔS).

Finalmente, el Jackknife es un método de remuestreo no paramétrico, en el cual la riqueza total de especies, S , se estima a partir de:

$$S = S_0 + r_1 (n - 1 / n),$$

donde S_0 es el número de especies observadas en la muestra de tamaño n (= número de cuadros en este caso) y r_1 es el número de especies “únicas” (*i.e.*, que fueron registradas en un solo cuadro (Palmer, 1990; Zahl, 1977)).

Cada uno de los seis modelos anteriores se ajustó a los 30 conjuntos (3 tamaños de muestra \times 10 réplicas) de datos de cada una de las comunidades simuladas. Una vez estimados los parámetros de los modelos, se hizo la extrapolación al área total ocupada por cada comunidad (156 cuadros) para obtener la estimación de la riqueza total de especies. Así mismo se construyó el intervalo del 95% de confianza correspondiente y se calculó el error cuadrático medio de las

estimaciones con respecto al valor real.

El desempeño de los modelos se juzgó con base en el sesgo de la predicción promedio de las diez repeticiones, la amplitud del intervalo del 95% de confianza, el coeficiente de determinación (r^2) y el error cuadrático medio (ECM)

Estimación de la riqueza específica de la familia Rhamnaceae en México

Los tres modelos que mejor se ajustaron a las curvas de acumulación de especies y que de manera más precisa predijeron la riqueza de especies de las comunidades simuladas se utilizaron para estimar, con base en muestras de diferente tamaño, la diversidad de especies de un grupo de plantas mexicanas (familia Rhamnaceae) que ha sido intensamente estudiado (ver Fernández-Nava, 1994) y para el cual se conoce, con razonable exactitud, el número total de especies.

Para este estudio, se obtuvieron los originales de los mapas de distribución geográfica de las 96 especies de Rhamnaceae que existen en el país (Fernández-Nava, com. pers.) En cada mapa se sobrepuso una retícula de 189 cuadros de 1° de latitud por 1° de longitud cada cuadro, se tomaron muestras aleatorias simples de cuatro diferentes tamaños ($n = 10, 20, 50$ y 100 cuadros) y se registró la identidad de las especies presentes en cada cuadro de las muestras. Este procedimiento de muestreo se replicó 10 veces.

Con los datos así obtenidos se construyeron las curvas de acumulación de especies y se trató de ajustar los tres modelos elegidos para los cuatro tamaños de muestra. Una vez estimados los parámetros de los modelos, se hizo la extrapolación al área total del país (189 cuadros) para obtener la estimación de la riqueza total de

especies de Rhamnaceae. Se construyó el intervalo al 95% de confianza correspondiente y se calculó el error cuadrático medio de las estimaciones con respecto al valor real (96 especies).

Al igual que en la evaluación de los modelos para la estimación de la riqueza en las comunidades simuladas, el desempeño de los modelos se juzgó con base en el sesgo de la predicción promedio de las diez repeticiones, la amplitud del intervalo del 95% de confianza, el coeficiente de determinación (r^2) y el error cuadrático medio (ECM).

RESULTADOS

COMUNIDADES SIMULADAS

La Fig.3.1 muestra las curvas de acumulación de especies obtenidas del muestreo de las ocho comunidades simuladas. Por una parte, en general se observa una alta variabilidad entre réplicas, pero ésta parece ser mayor en las comunidades de pocas especies y disminuir conforme aumenta el número de especies de la comunidad. Por otra parte, y como era de esperarse, las curvas de acumulación de especies son asintóticas. En las primeras etapas hay un pronunciado ascenso resultado del rápido aumento del número de nuevas especies observadas con el área muestreada. Después, la pendiente de la curva se atenúa gradualmente hasta hacerse casi horizontal, conforme el número de especies registradas se aproxima al número total de especies en la comunidad.

Sin embargo, la percepción de la forma de la curva de acumulación de especies depende fuertemente del tamaño de la muestra. Cuando se examinan muestras pequeñas (i.e., 10 cuadros), la curva de acumulación de especies parece comportarse de manera lineal (Fig. 3.1), lo que sugeriría, por extrapolación, que el número de especies seguiría aumentando indefinidamente. Con muestras de tamaño intermedio (i.e., alrededor de 20 cuadros) ya es posible apreciar la forma no-lineal de la curva, pero no la ubicación de la asíntota. Es sólo con muestras relativamente grandes (i.e., > 30 cuadros) que pueden apreciarse tanto la forma real de la curva como la ubicación aproximada de la asíntota.

La dependencia existente entre la forma percibida de la curva de acumulación de especies y el tamaño de la muestra examinada afectan sensiblemente y de manera diferencial el desempeño de los modelos número

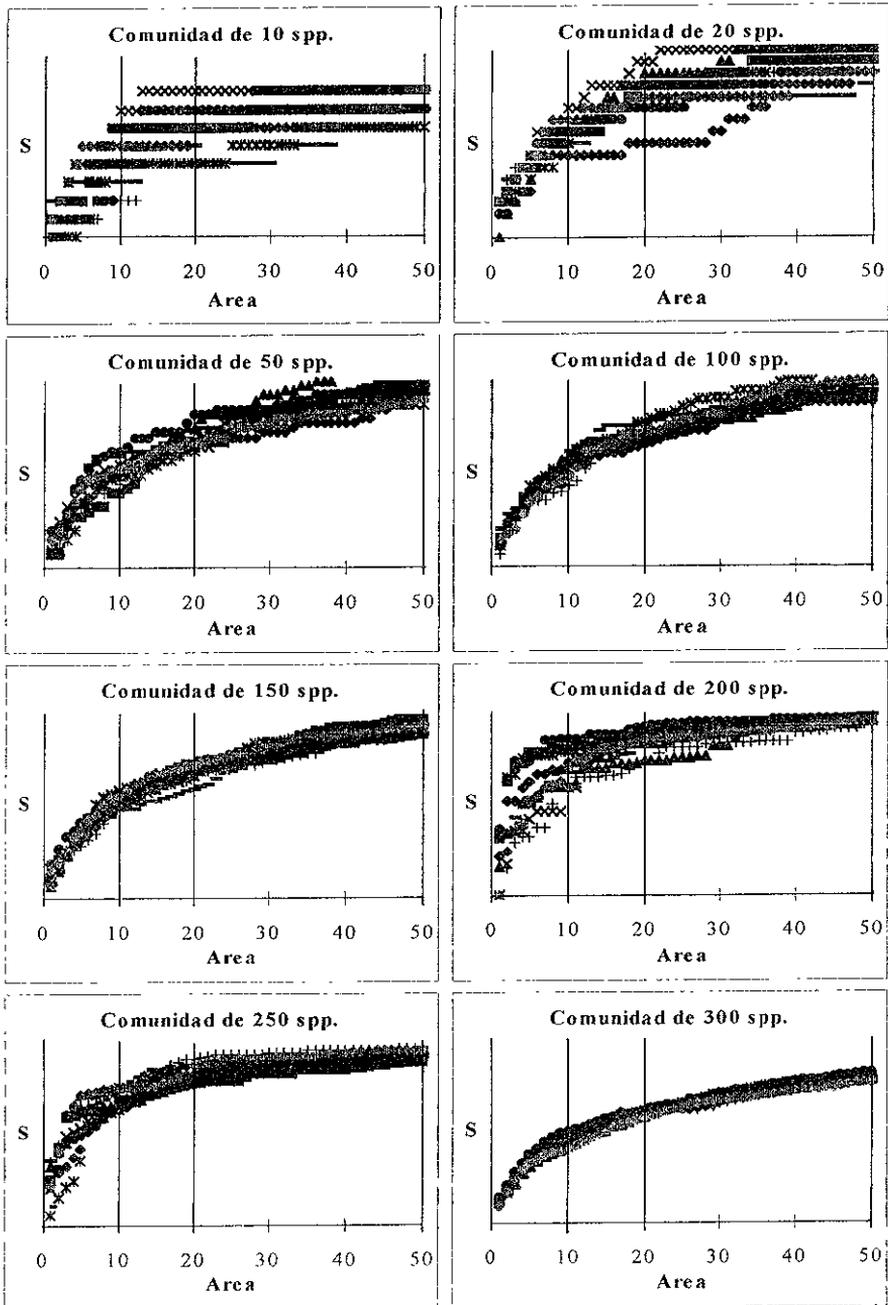


Fig. 3.1. Curvas de acumulación de especies obtenidas de los tres diferentes tamaños de muestra (líneas verticales) en cada una de las comunidades simuladas

de especies - área. En las siguientes secciones se evalúa por separado el desempeño de cada uno de los seis modelos probados, desde dos puntos de vista. En primer lugar, se considera la capacidad de cada modelo para describir adecuadamente los datos observados; en segundo lugar, se considera su utilidad como herramienta para predecir el número total de especies en la comunidad.

El modelo lineal

Bondad de ajuste.- A pesar de la forma no-lineal de las curvas de acumulación de especies, el modelo lineal simple describió razonablemente bien los datos provenientes de muestras chicas (i.e., 10 cuadros) de todas las comunidades (Tabla 3.1). En la mayor parte de las comunidades, con excepción de aquellas con 10, 200 ó 250 especies, el coeficiente de determinación (r^2) de este modelo fue superior a 0.88 en prácticamente todas las réplicas y, de hecho, generalmente fue superior a 0.9. En la comunidad de 10 especies, la alta variabilidad entre réplicas hizo que el desempeño del modelo fuese inconsistente. No obstante, en todos los casos se alcanzaron coeficientes de determinación mayores al 0.73 y, en algunos casos, mayores a 0.9. Finalmente, en las comunidades de 200 y de 250 especies, el ajuste del modelo lineal fue relativamente pobre debido a que, en estos dos casos, por efectos de muestreo, la forma no lineal de la curva de acumulación de especies se hizo evidente. Aun con muestras chicas.

Con muestras de tamaño intermedio (i.e., 20 cuadros) se deterioró sensiblemente la bondad de ajuste del modelo lineal simple (Tabla 3.1), aunque es todavía frecuente encontrar valores de r^2 superiores a 0.75 en casi todas las comunidades, excepto en las de 200 y 250 especies. Con muestras grandes (i.e., 50 cuadros) el modelo ya no brinda una descripción adecuada de los datos. En estas

circunstancias, se vuelven comunes los valores de r^2 menores a 0.75 en casi todas las comunidades y son escasos los valores superiores a 0.90.

Predicción del número total de especies en la comunidad.- Dada la forma no-lineal de la curva de acumulación de especies, el modelo lineal simple tuvo una capacidad muy pobre para predecir por extrapolación el número total de especies en la comunidad. Aun cuando el error cuadrático medio (ECM) de las estimaciones disminuyó sensiblemente conforme aumentó el tamaño de la muestra, el modelo sobrestimó severamente el número total de especies (S) en todas las comunidades (Tabla 3.1). Con muestras chicas (i.e., 10 cuadros), el número estimado de especies fue de cinco a siete veces mayor que el valor real; con las muestras de tamaño intermedio (i.e., 20 cuadros) fue cuatro veces mayor que el real y con muestras grandes (i.e., 50 cuadros) la estimación dobló a la real. Este comportamiento se observó en todas las comunidades, independientemente de su riqueza de especies. Con excepción de algunas réplicas de 50 cuadros de la comunidad de 10 especies, casi ninguno de los intervalos de confianza construidos con este modelo contuvo a la diversidad real de las comunidades y los límites de todos ellos fueron extremadamente amplios ($\pm 100\%$ de la riqueza real de la comunidad; Tabla 3.1).

En resumen, este modelo describió razonablemente bien los datos provenientes de muestras chicas, pero su bondad de ajuste disminuyó conforme aumentó el tamaño de la muestra examinada. Este es el resultado de la dependencia existente entre la forma percibida de la curva de acumulación de especies y el tamaño de la muestra; con muestras chicas la curva de acumulación de especies pareció tener un comportamiento lineal pero cuando se examinaron muestras intermedias o grandes, se puso de manifiesto la forma no-lineal de la curva. Es por

Tabla 3.1. Parámetros para evaluar el desempeño del modelo lineal en las curvas de acumulación de especies obtenidas de los tres tamaños de muestra para cada una de las comunidades simuladas.

Rep.	n = 10				n = 20				n = 50			
	S	r2	Int. de conf.		S	r2	Int. de conf.		S	r2	Int. de conf.	
Comunidad de 10 spp.												
1	71	0.8480	29	112	40	0.8191	10	70	24	0.8275	15	32
2	89	0.9085	48	131	44	0.7525	14	74	17	0.6162	9	25
3	81	0.9496	39	122	52	0.9076	22	82	23	0.7715	14	31
4	70	0.7307	28	112	60	0.8687	30	90	19	0.4871	10	27
5	79	0.8936	37	120	39	0.7567	9	69	18	0.7854	10	27
6	54	0.8220	12	96	71	0.9000	41	101	25	0.6603	17	33
7	28	0.7575	-13	70	43	0.8941	14	73	28	0.8272	20	37
8	43	0.7575	1	85	26	0.7989	-4	56	16	0.8926	8	25
9	59	0.9318	17	100	29	0.7555	-1	59	22	0.8704	14	30
10	67	0.7424	26	109	29	0.6010	-1	59	16	0.7359	7	24
ECM	568.09				359.66				114.61			
Comunidad de 20 spp.												
1	99	0.9104	44	155	45	0.7339	7	82	36	0.9274	25	47
2	101	0.9527	45	156	73	0.9514	35	110	40	0.8501	29	51
3	140	0.9488	84	196	106	0.9604	69	143	46	0.778	35	57
4	137	0.9262	81	192	99	0.9368	61	136	41	0.6695	29	52
5	93	0.9472	37	149	92	0.9828	55	130	44	0.8537	33	55
6	132	0.8804	77	188	66	0.7925	29	103	37	0.8550	26	48
7	75	0.7813	20	131	75	0.9561	38	113	35	0.7623	24	46
8	79	0.8978	23	134	67	0.9605	30	104	29	0.7152	18	41
9	100	0.8905	44	155	72	0.9330	34	109	43	0.9059	32	54
10	134	0.9579	78	190	73	0.8508	36	111	31	0.7138	20	42
ECM	459.90				296.28				95.09			
Comunidad de 50 spp.												
1	286	0.9103	185	387	175	0.8954	141	209	87	0.8439	64	110
2	224	0.8803	123	324	201	0.9658	167	235	115	0.9194	92	138
3	276	0.9079	175	377	177	0.9155	143	211	114	0.9031	91	137
4	278	0.8883	177	379	150	0.8078	116	184	89	0.8331	66	112
5	319	0.9703	218	420	176	0.8828	142	210	106	0.9029	84	129
6	335	0.9289	234	436	189	0.8581	155	223	90	0.7606	67	113
7	249	0.9204	149	350	201	0.9459	167	235	100	0.8516	77	123
8	253	0.9668	153	354	184	0.9288	150	218	108	0.9190	85	131
9	374	0.8984	273	475	173	0.7503	139	207	89	0.7622	66	111
10	275	0.8993	174	376	160	0.8732	126	194	88	0.8653	65	111
ECM	481.48				258.94				99.46			
Comunidad de 100 spp.												
1	602	0.9250	454	751	311	0.8105	259	363	182	0.8704	148	215
2	544	0.9439	396	692	368	0.9144	316	420	185	0.8536	152	218
3	613	0.9883	465	762	367	0.8659	315	419	181	0.8393	148	214
4	544	0.9439	396	692	368	0.9144	316	420	185	0.8536	152	218
5	545	0.9070	397	693	380	0.9352	328	432	219	0.8875	186	252
6	464	0.9209	316	612	349	0.9372	297	401	197	0.8833	164	230
7	434	0.8476	286	582	366	0.9471	314	417	220	0.9002	186	253
8	644	0.9896	496	793	375	0.8560	323	427	184	0.8328	151	217
9	538	0.9873	390	687	397	0.9386	345	449	190	0.8326	157	223
10	501	0.9625	353	649	397	0.9558	346	449	219	0.9000	186	252
ECM	447.43				268.82				97.32			

Tabla 3.1. Continuación.

Rep.	n = 10				n = 20				n = 50			
	S	r2	Int. de conf.		S	r2	Int. de conf.		S	r2	Int. de conf.	
Comunidad de 150 spp.												
1	913	0.9749	661	1165	621	0.9275	478	764	284	0.8020	258	309
2	942	0.9713	690	1194	606	0.9364	464	749	320	0.8788	295	346
3	889	0.9486	638	1141	566	0.9205	423	708	294	0.8575	268	319
4	811	0.9524	560	1063	528	0.9249	385	670	316	0.9120	290	341
5	1094	0.9724	842	1345	569	0.8392	427	712	305	0.8582	280	331
6	783	0.9681	532	1035	464	0.8955	322	607	283	0.9024	258	309
7	799	0.9782	547	1050	571	0.9440	429	714	298	0.8831	272	323
8	1037	0.9584	785	1289	622	0.9033	479	764	305	0.8366	280	331
9	752	0.9351	500	1004	415	0.8659	273	558	287	0.9359	262	313
10	909	0.9845	658	1161	591	0.9243	449	734	296	0.8447	270	321
ECM	500.31				273.67				99.55			
Comunidad de 200 spp.												
1	1213	0.7203	906	1521	770	0.8267	537	1004	346	0.6846	263	428
2	1157	0.5887	906	1521	588	0.6069	354	822	295	0.6029	212	377
3	1225	0.7891	906	1521	712	0.7980	478	946	392	0.8464	310	475
4	1240	0.5574	906	1521	606	0.5696	372	839	311	0.6380	228	393
5	1023	0.5428	906	1521	498	0.5307	264	732	295	0.6977	212	377
6	1247	0.7032	906	1521	588	0.6146	354	822	286	0.5516	204	369
7	1201	0.5547	906	1521	564	0.5295	330	798	306	0.6359	223	388
8	1500	0.9730	906	1521	862	0.8592	629	1096	395	0.7553	312	477
9	1087	0.9717	906	1521	723	0.9306	489	957	370	0.8145	288	453
10	1038	0.7505	906	1521	722	0.8672	488	956	342	0.7434	259	424
ECM	500.72				237.63				69.65			
Comunidad de 250 spp.												
1	1698	0.9769	1076	2319	1100	0.9043	821	1380	465	0.6927	405	525
2	1414	0.6306	792	2035	789	0.7065	510	1069	383	0.6980	323	443
3	1256	0.6893	634	1877	728	0.7647	449	1008	410	0.8011	350	471
4	1924	0.8964	1303	2546	1000	0.8029	721	1280	423	0.6526	363	483
5	1265	0.8912	643	1886	1024	0.9511	745	1304	443	0.7125	383	503
6	1388	0.8929	766	2009	874	0.8806	595	1154	470	0.8140	410	530
7	1391	0.7451	769	2013	853	0.8242	573	1132	418	0.6963	358	478
8	1484	0.8077	863	2106	934	0.8369	654	1213	379	0.5891	319	439
9	986	0.6844	365	1608	707	0.8558	427	986	417	0.8369	356	477
10	1762	0.6787	1140	2383	771	0.5762	492	1051	414	0.6594	354	474
ECM	493.82				256.31				69.81			
Comunidad de 300 spp.												
1	1790	0.9587	1428	2153	1105	0.9137	1033	1176	583	0.8715	558	608
2	1748	0.9671	1385	2110	1133	0.9301	1062	1205	592	0.8604	567	617
3	1497	0.9503	1134	1860	1080	0.9582	1008	1152	614	0.8957	589	639
4	1949	0.9650	1587	2312	1130	0.8919	1058	1202	593	0.8524	568	618
5	1943	0.9585	1580	2306	1153	0.8986	1082	1225	605	0.8603	580	630
6	1912	0.9522	1549	2275	1091	0.8780	1019	1162	598	0.8747	573	623
7	1749	0.9529	1386	2111	1099	0.9171	1028	1171	575	0.8693	550	600
8	1913	0.9697	1550	2275	1097	0.8902	1025	1168	599	0.8700	574	624
9	1633	0.9767	1270	1996	1160	0.9546	1088	1231	615	0.8792	590	640
10	1585	0.8872	1222	1947	1049	0.9319	978	1121	598	0.8854	573	623
ECM	493.24				270.11				99.13			

esta razón que las predicciones resultaron demasiado elevadas haciendo al modelo poco útil para este fin.

El modelo exponencial ($S = m \log A + b$)

Bondad de ajuste.- En general, el modelo exponencial brinda una muy fiel descripción de los datos y ésta mejora sensiblemente conforme aumenta el tamaño de la muestra y también tiende a mejorar conforme aumenta la riqueza de especies de la comunidad (Tabla 3.2). Aun en el peor de los casos (muestra de 10 cuadros de una comunidad de 10 especies), generalmente se obtuvieron valores de r^2 entre 0.7 y 0.9. En las comunidades de riqueza intermedia ($S=150$ especies), los valores de r^2 casi nunca (con una sola excepción) fueron menores a 0.92 y llegaron a ser hasta de 0.99 con muestras grandes (i.e. 50 cuadros). En las comunidades más ricas en especies ($S=300$), los valores de r^2 fueron siempre superiores a 0.96, aun con las muestras más chicas, y fueron siempre superiores a 0.98 con muestras grandes.

Predicción del número total de especies en la comunidad.- En general, este modelo mostró una muy alta capacidad para predecir, por extrapolación, el número total de especies en la comunidad. El ECM de las estimaciones disminuyó sensiblemente conforme aumentó el tamaño de la muestra y también tendió a disminuir conforme aumentó la riqueza de especies de la comunidad (Tabla 3.2). Aun en el peor de los casos (muestra de 10 cuadros de una comunidad de 10 especies), la diferencia entre los valores predichos y la riqueza real de especies fue, en promedio, de sólo el 27.6% del valor real. En las comunidades de riqueza intermedia ($S=150$ especies), el mayor ECM fue de sólo 17.4% (en las muestras de 10 cuadros) y llegó a ser de sólo 4.8% con las muestras grandes (i.e. 50 cuadros). En las comunidades más ricas en especies ($S=300$), el error de las estimaciones fue

Tabla 3.2. Parámetros para evaluar el desempeño del modelo exponencial ($S = b + m \log A$) en las curvas de acumulación de especies obtenidas de los tres tamaños de muestra para cada una de las comunidades simuladas

Rep.	n = 10				n = 20				n = 50			
	S	r ²	Int. de conf.		S	r ²	Int. de conf.		S	r ²	Int. de conf.	
Comunidad de 10 spp.												
1	10	0.9027	4	15	9	0.8191	4	14	11	0.9421	8	14
2	11	0.7267	6	16	11	0.8508	6	16	9	0.8758	6	12
3	10	0.8769	4	15	11	0.9076	6	16	11	0.9607	8	14
4	10	0.7502	5	16	14	0.8687	9	19	11	0.8108	8	14
5	8	0.6646	3	13	8	0.7567	3	13	8	0.9163	5	11
6	6	0.6820	1	11	13	0.9000	8	18	12	0.8733	9	15
7	4	0.7273	-1	9	8	0.8741	3	13	12	0.8609	9	15
8	6	0.8015	1	12	7	0.7989	2	12	7	0.8531	4	10
9	8	0.7675	3	13	8	0.7555	3	13	10	0.9155	7	14
10	11	0.9216	6	16	9	0.6010	4	14	9	0.8657	5	12
ECM	27.61				22.47				14.67			
Comunidad de 20 spp.												
1	14	0.8637	8	20	12	0.8912	6	19	16	0.8237	11	20
2	16	0.957	10	21	18	0.9193	11	24	20	0.9599	15	24
3	18	0.9711	13	24	23	0.9551	16	29	22	0.9720	18	27
4	19	0.8898	14	25	23	0.9374	17	30	22	0.9290	17	27
5	13	0.8183	7	19	20	0.8532	13	26	21	0.9426	16	25
6	19	0.9413	13	25	18	0.9534	11	24	18	0.9631	14	23
7	14	0.8859	8	19	18	0.8844	12	25	19	0.9415	14	23
8	14	0.9581	8	19	17	0.9030	10	23	16	0.9238	11	21
9	16	0.9496	10	22	18	0.9585	11	24	21	0.9676	16	25
10	19	0.8923	13	25	19	0.9495	13	25	17	0.9291	12	22
ECM	22.79				16.32				11.89			
Comunidad de 50 spp.												
1	42	0.9755	28	56	43	0.9873	38	49	43	0.9811	37	50
2	32	0.9230	18	46	43	0.9014	38	49	51	0.9513	45	57
3	42	0.9456	28	56	44	0.9513	39	50	54	0.9559	47	60
4	43	0.9911	29	57	41	0.9874	36	47	45	0.9702	39	51
5	40	0.8668	26	54	41	0.9442	36	47	48	0.9661	42	55
6	49	0.9282	35	63	49	0.9644	44	55	48	0.9774	42	55
7	35	0.9132	21	49	45	0.9311	40	50	48	0.9750	42	54
8	37	0.9575	23	51	44	0.9567	39	49	50	0.9644	44	56
9	53	0.9423	39	67	47	0.9456	42	52	47	0.9719	41	53
10	42	0.9666	28	56	42	0.9831	37	47	44	0.9894	38	51
ECM	20.74				12.67				7.24			
Comunidad de 100 spp.												
1	88	0.9898	72	105	84	0.9856	74	93	90	0.9810	80	100
2	81	0.9659	65	97	91	0.9735	82	101	93	0.9877	83	103
3	85	0.9178	68	101	92	0.9526	82	101	91	0.9781	81	101
4	81	0.9659	65	97	91	0.9730	82	101	98	0.9877	88	108
5	84	0.9870	67	100	93	0.9785	84	103	105	0.9803	95	115
6	72	0.9891	55	88	85	0.9676	75	94	95	0.9779	84	105
7	67	0.9840	51	84	84	0.9430	75	94	101	0.9628	90	111
8	88	0.9262	72	105	94	0.9553	84	103	93	0.9800	83	103
9	80	0.9184	64	97	97	0.9420	88	107	97	0.9791	87	107
10	72	0.9162	55	88	91	0.9326	82	101	102	0.9692	92	112
ECM	21.35				10.62				6.00			

Tabla 3.2. Continuación.

Rep.	n = 10				n = 20				n = 50			
	S	r2	Int. de conf.		S	r2	Int. de conf.		S	r2	Int. de conf.	
Comunidad de 150 spp.												
1	125	0.9290	98	151	145	0.9591	121	169	143	0.9838	131	155
2	132	0.9554	105	158	144	0.9734	120	168	154	0.9864	142	166
3	125	0.9864	98	152	135	0.9883	111	159	142	0.9933	130	154
4	119	0.9814	93	146	130	0.9832	106	154	149	0.9770	137	161
5	148	0.9429	121	175	144	0.9748	120	168	152	0.9863	140	164
6	122	0.9774	95	148	126	0.9883	102	150	141	0.9802	129	153
7	109	0.8942	83	136	132	0.9429	108	156	141	0.9755	129	153
8	141	0.9571	114	167	148	0.9817	124	173	150	0.9933	138	162
9	114	0.9696	87	140	112	0.9850	87	136	135	0.9569	123	147
10	129	0.9454	103	156	144	0.9706	120	168	148	0.9890	136	160
ECM	17.44				11.80				4.81			
Comunidad de 200 spp.												
1	226	0.9134	174	278	227	0.9506	202	253	210	0.9543	196	224
2	247	0.8492	195	299	218	0.8607	193	244	200	0.8942	186	214
3	206	0.9535	154	258	192	0.9706	166	218	206	0.9695	192	220
4	249	0.8259	197	301	215	0.8344	189	240	199	0.8963	185	213
5	232	0.8082	180	283	201	0.8052	176	227	194	0.9001	180	208
6	255	0.9017	203	306	223	0.8834	197	248	202	0.8802	188	216
7	249	0.8216	198	301	212	0.8113	187	238	200	0.8959	186	214
8	226	0.9466	174	278	232	0.9701	207	258	220	0.9805	206	234
9	187	0.9356	136	239	204	0.9662	179	230	207	0.9839	193	221
10	203	0.9320	151	255	215	0.9707	190	241	204	0.9767	190	218
ECM	17.77				9.12				3.94			
Comunidad de 250 spp.												
1	251	0.9180	178	324	287	0.9461	243	330	261	0.9511	242	280
2	267	0.8304	194	340	250	0.9017	207	294	233	0.9417	214	252
3	249	0.8721	176	322	238	0.9279	194	281	241	0.9751	222	260
4	306	0.9624	234	379	289	0.9746	245	333	257	0.9510	238	276
5	231	0.9974	159	304	273	0.9513	229	316	257	0.9575	238	276
6	239	0.9624	166	312	250	0.9832	206	293	258	0.9861	239	277
7	276	0.9387	203	348	269	0.9465	225	313	259	0.9536	240	278
8	277	0.9619	204	350	283	0.9814	239	327	247	0.9226	228	266
9	222	0.9008	149	295	229	0.9171	185	273	242	0.9667	223	261
10	322	0.9120	249	395	266	0.8564	222	310	256	0.9239	237	275
ECM	13.42				9.54				3.61			
Comunidad de 300 spp.												
1	263	0.9842	213	312	277	0.9900	255	300	289	0.9925	278	300
2	254	0.9780	204	303	278	0.9839	256	300	293	0.9921	282	304
3	228	0.9875	178	277	262	0.9703	240	284	294	0.9802	283	305
4	283	0.9774	233	332	288	0.9905	266	310	299	0.9952	288	310
5	282	0.9770	232	331	291	0.9899	269	314	302	0.9939	292	313
6	287	0.9820	238	337	288	0.9924	266	310	302	0.9926	291	313
7	259	0.9864	210	309	276	0.9898	254	298	287	0.9924	276	298
8	278	0.9662	228	327	282	0.9862	260	304	299	0.9908	288	310
9	233	0.9634	184	283	273	0.9654	251	295	296	0.9839	285	307
10	239	0.9939	189	288	260	0.9765	238	282	290	0.9825	279	301
ECM	14.87				8.16				2.37			

siempre inferior al 15%, aun con las muestras más chicas, y de sólo 2.4% con las muestras grandes.

Las predicciones del modelo generalmente subestimaron el número total de especies de las comunidades aunque, en la gran mayoría de los casos, éste sí fue incluido en el intervalo de confianza correspondiente. De hecho, las estimaciones obtenidas a partir de muestras grandes (50 cuadros) fueron siempre muy cercanas al valor real (ECM = 2.4 a 14.7%) y el intervalo de confianza siempre lo incluyó (Tabla 3.2).

El modelo exponencial ($S = m \log A + b$) fue capaz de describir adecuadamente la curva de acumulación de especies y estimó de manera muy exacta el número total de especies en la comunidad, aun con muestras pequeñas. Fue particularmente exitoso con muestras relativamente grandes de comunidades ricas en especies.

El modelo exponencial ($S = b * e^{mA}$)

Bondad de ajuste. - De los seis modelos probados, éste resultó ser el menos adecuado para describir la relación entre el número observado de especies y el esfuerzo de muestreo. La bondad de ajuste de este modelo fue relativamente alta ($r^2 = 0.66 - 0.95$ en la mayoría de los casos) con muestras chicas, pero se deterioró notablemente conforme aumentó el tamaño de la muestra (Tabla 3.3). Con las muestras más grandes (50 cuadros), los coeficientes de determinación r^2 estuvieron por debajo de 0.87 en casi todas las réplicas de todas comunidades, con solo una excepción en la comunidad de 20 especies (Tabla 3.3)

Tabla 3.3. Parámetros para evaluar el desempeño del modelo exponencial ($S = b e^{m\lambda}$) en las curvas de acumulación de especies obtenidas de los tres tamaños de muestra para cada una de las comunidades simuladas.

Rep.	n=10				n=20				n=50			
	S	r2	Int. de conf.		S	r2	Int. de conf.		S	r2	Int. de conf.	
Comunidad de 10 spp												
1	4.5E+09	0.7280	-1.4E+21	1.4E+21	2.2E+04	0.7489	-1.5E+07	1.5E+07	74	0.7323	-1	149
2	1.6E+12	0.9457	-1.4E+21	1.4E+21	6.3E+03	0.6463	-1.5E+07	1.5E+07	31	0.5523	-44	106
3	2.3E+13	0.8323	-1.4E+21	1.4E+21	1.4E+05	0.7825	-1.5E+07	1.5E+07	67	0.6779	-8	142
4	1.4E+08	0.7116	-1.4E+21	1.4E+21	2.5E+04	0.7841	-1.5E+07	1.5E+07	28	0.4281	-47	104
5	1.9E+21	0.9124	5.5E+20	3.3E+21	7.8E+04	0.6019	-1.5E+07	1.5E+07	71	0.6916	-4	146
6	6.5E+17	0.8788	-1.4E+21	1.4E+21	3.4E+06	0.7795	-1.2E+07	1.9E+07	72	0.5534	-3	147
7	6.6E+09	0.7520	-1.4E+21	1.4E+21	2.3E+07	0.9057	8.0E+06	3.9E+07	143	0.6961	67	218
8	1.1E+07	0.6653	-1.4E+21	1.4E+21	2.6E+03	0.7238	-1.5E+07	1.5E+07	62	0.8692	-13	137
9	7.3E+07	0.9458	-1.4E+21	1.4E+21	8.9E+02	0.6765	-1.5E+07	1.5E+07	60	0.7966	-16	135
10	3.0E+06	0.6377	-1.4E+21	1.4E+21	5.2E+02	0.5502	-1.5E+07	1.5E+07	30	0.7109	-45	105
ECM	6.1E+21				7.4E+07				623.24			
Comunidad de 20 spp												
1	1.8E+08	0.8490	-3.1E+10	3.2E+10	1.7E+03	0.6616	-1.7E+05	1.7E+05	164	0.9124	82	247
2	6.8E+06	0.9026	-3.2E+10	3.2E+10	1.3E+04	0.9179	-1.5E+05	1.8E+05	94	0.7708	11	176
3	4.4E+10	0.8339	1.3E+10	7.6E+10	2.4E+05	0.8699	7.7E+04	4.1E+05	125	0.6799	42	208
4	1.8E+08	0.8711	-3.1E+10	3.2E+10	2.9E+04	0.8649	-1.4E+05	2.0E+05	76	0.5902	-7	158
5	7.8E+07	0.9458	-3.1E+10	3.2E+10	1.3E+05	0.9441	-3.5E+04	3.0E+05	130	0.7738	47	213
6	1.6E+08	0.7810	-3.1E+10	3.2E+10	4.3E+03	0.7158	-1.6E+05	1.7E+05	91	0.7979	8	173
7	1.8E+05	0.7448	-3.2E+10	3.2E+10	1.4E+04	0.9302	-1.5E+05	1.8E+05	69	0.6860	-14	152
8	4.1E+05	0.8546	-3.2E+10	3.2E+10	8.5E+03	0.9323	-1.6E+05	1.8E+05	52	0.6494	-31	135
9	7.4E+06	0.8425	-3.2E+10	3.2E+10	9.1E+03	0.8760	-1.6E+05	1.8E+05	121	0.8345	38	204
10	2.1E+08	0.9160	-3.1E+10	3.2E+10	5.1E+03	0.7705	-1.6E+05	1.7E+05	55	0.6647	-27	138
ECM	7.0E+10				4.4E+05				424.96			
Comunidad de 50 spp												
1	4.2E+08	0.8240	-1.2E+11	1.2E+11	2.8E+04	0.8155	-9.1E+06	9.1E+06	212	0.7526	-10	435
2	7.2E+08	0.8022	-1.2E+11	1.2E+11	3.8E+05	0.9071	-8.7E+06	9.5E+06	457	0.8324	234	679
3	3.9E+07	0.8313	-1.2E+11	1.2E+11	2.1E+04	0.8628	-9.1E+06	9.1E+06	328	0.8253	106	551
4	4.9E+07	0.8094	-1.2E+11	1.2E+11	6.2E+03	0.7288	-9.1E+06	9.1E+06	201	0.7627	-22	423
5	1.7E+11	0.9086	5.0E+10	3.0E+11	1.4E+07	0.7870	4.7E+06	2.3E+07	378	0.8232	156	601
6	1.5E+08	0.8548	-1.2E+11	1.2E+11	1.3E+04	0.7820	-9.1E+06	9.1E+06	171	0.6918	-52	393
7	7.5E+08	0.8433	-1.2E+11	1.2E+11	1.3E+05	0.8627	-9.0E+06	9.2E+06	286	0.7653	64	509
8	2.5E+08	0.9028	-1.2E+11	1.2E+11	4.3E+04	0.8453	-9.1E+06	9.1E+06	356	0.8472	134	579
9	1.2E+09	0.7927	-1.2E+11	1.3E+11	9.7E+03	0.6658	-9.1E+06	9.1E+06	182	0.6928	-41	405
10	4.0E+07	0.8131	-1.2E+11	1.2E+11	1.1E+04	0.8021	-9.1E+06	9.1E+06	204	0.8008	-19	426
ECM	1.1E+11				8.7E+06				491.81			
Comunidad de 100 spp												
1	5.6E+08	0.8397	-6.1E+09	7.2E+09	1.8E+04	0.7256	-9.1E+04	1.3E+05	440	0.8044	176	703
2	1.8E+08	0.8737	-6.4E+09	6.8E+09	4.8E+04	0.8335	-6.0E+04	1.6E+05	430	0.7847	166	693
3	4.8E+09	0.9588	-1.8E+09	1.1E+10	4.3E+04	0.7715	-6.5E+04	1.5E+05	437	0.7756	173	700
4	1.8E+08	0.8737	-6.4E+09	6.8E+09	4.8E+04	0.8335	-6.0E+04	1.6E+05	430	0.7847	166	693
5	9.3E+07	0.8288	-6.5E+09	6.7E+09	6.3E+04	0.8696	-4.5E+04	1.7E+05	597	0.8093	333	860
6	6.6E+07	0.8537	-6.6E+09	6.7E+09	6.4E+04	0.8652	-4.5E+04	1.7E+05	535	0.8041	271	798
7	7.8E+07	0.7597	-6.5E+09	6.7E+09	1.7E+05	0.8840	6.2E+04	2.8E+05	722	0.8123	458	985
8	8.8E+09	0.9539	2.1E+09	1.5E+10	4.5E+04	0.7587	-6.3E+04	1.5E+05	444	0.7680	180	708
9	1.2E+08	0.9683	-6.5E+09	6.7E+09	5.4E+04	0.8658	-5.4E+04	1.6E+05	408	0.7643	144	672
10	5.1E+08	0.9046	-6.1E+09	7.1E+09	1.6E+05	0.8854	5.5E+04	2.7E+05	687	0.8196	424	951
ECM	3.2E+09				8.7E+04				427.37			

Tabla 3.3. Continuación

Rep.	n=10				n=20				n=50			
	S	r2	Int. de conf.		S	r2	Int. de conf.		S	r2	Int. de conf.	
Comunidad de 150 spp.												
1	2.5E+10	0.9438	3.4E+08	4.9E+10	4.3E+10	0.8388	3.7E+09	8.3E+10	666	0.7220	476	855
2	4.5E+09	0.9015	-2.0E+10	2.9E+10	7.1E+09	0.858	-3.2E+10	4.7E+10	893	0.5022	704	1082
3	1.9E+10	0.8615	-5.8E+09	4.3E+10	3.0E+10	0.8341	-9.4E+09	7.0E+10	800	0.7764	611	989
4	5.4E+08	0.8775	-2.4E+10	2.5E+10	7.9E+08	0.8498	-3.9E+10	4.0E+10	932	0.8402	743	1121
5	2.9E+10	0.8954	4.7E+09	5.4E+10	5.2E+10	0.8412	1.2E+10	9.1E+10	817	0.7845	628	1007
6	4.7E+07	0.9199	-2.4E+10	2.4E+10	6.4E+07	0.8288	-3.9E+10	4.0E+10	664	0.8394	474	853
7	1.2E+10	0.9691	-1.3E+10	3.6E+10	1.9E+10	0.8621	-2.0E+10	5.9E+10	856	0.8079	667	1045
8	9.0E+09	0.8683	-1.5E+10	3.3E+10	1.5E+10	0.8104	-2.4E+10	5.5E+10	777	0.7583	588	966
9	1.5E+08	0.8707	-2.4E+10	2.5E+10	2.1E+08	0.7955	-3.9E+10	4.0E+10	863	0.8743	674	1052
10	1.5E+09	0.9309	-2.3E+10	2.6E+10	2.4E+09	0.7417	-3.7E+10	4.2E+10	700	0.7700	511	889
ECM	9.5E+09				1.6E+10				435.32			
Comunidad de 200 spp.												
1	1.7E+06	0.6622	-1.9E+08	1.9E+08	1.6E+04	0.7829	-9.5E+03	4.1E+04	500	0.6366	180	820
2	2.1E+05	0.5358	-1.9E+08	1.9E+08	2.9E+03	0.5749	-2.2E+04	2.8E+04	356	0.5754	36	677
3	1.5E+07	0.7062	-1.7E+08	2.0E+08	2.1E+04	0.7302	-4.3E+03	4.6E+04	808	0.7957	488	1128
4	6.5E+05	0.4972	-1.9E+08	1.9E+08	4.0E+03	0.5336	-2.1E+04	2.9E+04	405	0.6083	85	725
5	8.9E+04	0.4978	-1.9E+08	1.9E+08	1.7E+03	0.5036	-2.4E+04	2.7E+04	368	0.6749	48	688
6	3.6E+05	0.6559	-1.9E+08	1.9E+08	2.5E+03	0.7584	-2.3E+04	2.8E+04	335	0.5252	15	655
7	3.6E+05	0.5000	-1.9E+08	1.9E+08	2.7E+03	0.4967	-2.3E+04	2.8E+04	392	0.6071	72	713
8	2.6E+08	0.9265	7.7E+07	4.5E+08	3.9E+04	0.7820	1.4E+04	6.5E+04	693	0.6962	372	1013
9	3.4E+06	0.9485	-1.8E+08	1.9E+08	1.9E+04	0.8815	-6.7E+03	4.4E+04	613	0.7571	293	933
10	5.7E+05	0.7021	-1.9E+08	1.9E+08	1.3E+04	0.8231	-1.3E+04	3.8E+04	502	0.6966	182	822
ECM	4.2E+07				8.3E+03				166.94			
Comunidad de 250 spp.												
1	4.3E+08	0.9352	1.2E+08	7.3E+08	1.1E+05	0.8244	4.3E+04	1.8E+05	787	0.6281	582	993
2	2.4E+06	0.5694	-3.0E+08	3.1E+08	9.6E+03	0.66	-5.9E+04	7.9E+04	546	0.6581	340	751
3	4.9E+05	0.6287	-3.0E+08	3.1E+08	6.9E+03	0.6274	-6.2E+04	7.6E+04	631	0.7580	425	837
4	9.0E+07	0.8384	-2.1E+08	4.0E+08	2.5E+04	0.7353	-4.4E+04	9.4E+04	622	0.6046	417	828
5	1.8E+06	0.8400	-3.0E+08	3.1E+08	5.0E+04	0.9088	-1.9E+04	1.2E+05	681	0.6528	475	886
6	7.7E+06	0.8556	-3.0E+08	3.1E+08	2.2E+04	0.8236	-4.7E+04	9.1E+04	817	0.7531	612	1023
7	5.7E+05	0.6863	-3.0E+08	3.1E+08	1.0E+04	0.7918	-5.9E+04	7.9E+04	580	0.6506	375	786
8	1.7E+06	0.7531	-3.0E+08	3.1E+08	1.4E+04	0.7828	-5.4E+04	8.3E+04	483	0.5482	278	689
9	7.5E+04	0.6397	-3.0E+08	3.0E+08	6.7E+03	0.8374	-6.2E+04	7.6E+04	634	0.7933	428	840
10	4.4E+06	0.6010	-3.0E+08	3.1E+08	6.0E+03	0.5339	-6.3E+04	7.5E+04	585	0.6192	379	791
ECM	5.5E+07				1.6E+04				159.50			
Comunidad de 300 spp.												
1	1.3E+09	0.8904	-1.1E+09	3.7E+09	1.3E+05	0.8375	-3.5E+04	3.0E+05	1413	0.8029	1194	1633
2	6.1E+08	0.9005	-1.8E+09	3.0E+09	1.9E+05	0.8535	2.0E+04	3.6E+05	1459	0.7857	1239	1678
3	2.7E+08	0.8839	-2.1E+09	2.7E+09	2.0E+05	0.897	3.7E+04	3.7E+05	1664	0.8199	1444	1883
4	2.1E+09	0.8953	-2.9E+08	4.5E+09	1.1E+05	0.8118	-5.8E+04	2.8E+05	1395	0.7819	1176	1615
5	2.2E+09	0.8872	-1.6E+08	4.6E+09	1.3E+05	0.8182	-3.7E+04	3.0E+05	1439	0.7898	1219	1659
6	3.1E+09	0.8813	6.8E+08	5.5E+09	6.8E+04	0.8018	-1.0E+05	2.4E+05	1387	0.8123	1167	1606
7	8.4E+08	0.8814	-1.6E+09	3.2E+09	1.3E+05	0.8419	-3.5E+04	3.0E+05	1364	0.8014	1144	1583
8	1.6E+09	0.9054	-8.5E+08	4.0E+09	9.3E+04	0.8123	-7.5E+04	2.6E+05	1433	0.8010	1213	1652
9	3.0E+09	0.9151	5.9E+08	5.4E+09	3.5E+05	0.8804	1.9E+05	5.2E+05	1655	0.7881	1435	1875
10	1.8E+08	0.8009	-2.2E+09	2.6E+09	1.6E+05	0.8736	-5.6E+03	3.3E+05	1557	0.8102	1337	1777
ECM	6.1E+08				5.8E+04				393.69			

Predicción del número total de especies de la comunidad.- Las predicciones de este modelo siempre sobrestimaron, por varios órdenes de magnitud, a la riqueza real de las comunidades simuladas. Aunque las estimaciones tendieron a mejorar conforme aumentó el tamaño de la muestra, aun con las muestras más grandes (50 cuadros) resultaron ser extraordinariamente elevadas (Tabla 3.3). Aunque el error cuadrático medio de las predicciones también disminuyó conforme aumentó el tamaño de la muestra, fue superior al 150% Aun para las muestras más grandes. Los intervalos de confianza casi siempre comprendieron desde valores muy grandes negativos hasta valores muy grandes positivos o, en el caso de las comunidades más ricas en especies, estuvieron muy por arriba de la riqueza real de especies (Tabla 3.3).

Este modelo resultó ser completamente inadecuado. No pudo describir adecuadamente la forma de las curvas especies-área de muestreo y sus predicciones fueron totalmente inútiles y alejadas de la realidad en todas las comunidades examinadas y con cualquier tamaño de muestra.

El modelo logístico

Bondad de ajuste.- La bondad de ajuste de este modelo dependió fuertemente del tamaño de la muestra y de cómo ésta reflejó la forma real de la curva de acumulación de especies. Cuando se examinaron muestras pequeñas (i.e., 10 cuadros), la curva de acumulación de especies frecuentemente pareció comportarse de manera lineal y no pudo apreciarse su carácter asintótico (Fig.3.1). La única forma en que el modelo logístico (que es asintótico por definición) pudo ajustarse a este tipo de datos es adoptando valores negativos para el parámetro c , lo que lo convierte en un modelo hiperbólico discontinuo, con una asíntota vertical en el punto $\text{Area muestreada} = 1/-c$ (Fig. 3.2). En esas circunstancias el modelo se ajusta

con mucha precisión a los datos muestrales (con altos valores de r^2 ; Fig. 3.2) pero resulta completamente inútil como descripción de la curva de acumulación de especies y para predecir el número total de especies de la comunidad. Este problema se presentó muy frecuentemente con las muestras de 10 cuadros de comunidades de pocas especies, también en varias ocasiones con las muestras de 20 cuadros y sólo rara vez con las muestras de 50 cuadros de las comunidades de pocas especies (datos faltantes en la Tabla 3.4). Los resultados de esas réplicas no se tomaron en cuenta para calcular el ECM del modelo.

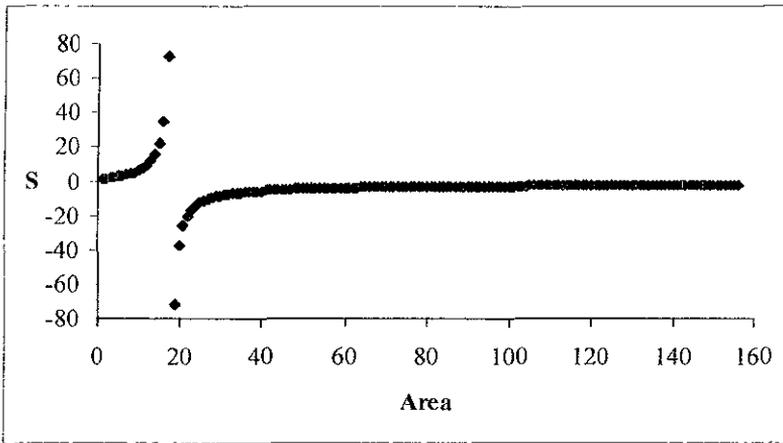


Fig. 3.2. Comportamiento del modelo logístico cuando se ajusta a la curva de acumulación de especies de muestras chicas y se obtiene un valor de C negativo ($r^2 = 0.94$).

En aquellos casos en que la muestra sí permitió percibir la forma no-lineal de la curva de acumulación de especies, el modelo logístico produjo una descripción muy precisa de ésta, aun con muestras chicas e independientemente de la diversidad de la comunidad (Tabla 3.4). En estos casos, se obtuvieron valores de r^2 muy consistentes (i.e., con pequeñas diferencias entre réplicas), casi siempre superiores a 0.9 y frecuentemente incluso mayores a 0.95, sobre todo en las comunidades más ricas en especies (Tabla 3.4).

Predicción del número total de especies de la comunidad.- En los casos en que la muestra permitió hacer un ajuste adecuado del modelo logístico, la exactitud de las predicciones del número total de especies se vio fuertemente influida por el tamaño de la muestra. Con las muestras más pequeñas (10 cuadros) resultó difícil ubicar correctamente la asíntota, lo que produjo grandes diferencias entre réplicas y predicciones con un alto ECM (generalmente superior al 30% y en ocasiones superior incluso al 100% del valor real), sobre todo en las comunidades con menos especies (Tabla 3.4). Con las muestras intermedias (20 cuadros) las predicciones del modelo fueron mucho más consistentes y exactas, con un ECM generalmente inferior al 30% de la riqueza real de especies (Tabla 3.4). Finalmente, con las muestras más grandes examinadas (50 cuadros) se obtuvieron estimaciones muy exactas y precisas, con ECM's generalmente inferiores al 20% y frecuentemente incluso menores al 10% del valor real e intervalos de confianza razonablemente estrechos (con errores de estimación de alrededor de $\pm 20\%$; Tabla 3.4).

Resumiendo, el modelo logístico fue capaz de describir adecuadamente la curva de acumulación de especies y de estimar de manera muy exacta el número total de especies en la comunidad siempre y cuando la muestra fuese lo suficientemente grande (alrededor del 30% del área total o superior) para apreciar la forma no-lineal de la curva y para ubicar adecuadamente la posición de la asíntota. Fue particularmente exitoso con muestras grandes de comunidades ricas en especies.

Tabla 3.4. Parámetros para evaluar el desempeño del modelo logístico en las curvas de acumulación de especies obtenidas de los tres tamaños de muestra para cada una de las comunidades simuladas.

Rep.	n = 10				n = 20				n = 50			
	S	r2	Int. de conf.		S	r2	Int. de conf.		S	r2	Int. de conf.	
Comunidad de 10 spp.												
1	5	0.9966	2	8	7	0.8852	0	14	10	0.9541	7	13
2	-	-	-	-	6	0.9005	-1	13	7	0.9238	4	10
3	5	0.9981	2	8	7	0.9809	0	14	8	0.9748	5	11
4	-	-	-	-	14	0.9091	8	21	8	0.9053	5	12
5	7	0.9950	4	10	5	0.9647	-2	11	7	0.9178	3	10
6	-	-	-	-	9	0.9516	2	16	8	0.9649	5	12
7	-	-	-	-	-	-	-	-	9	0.9623	6	12
8	4	0.9953	1	7	5	0.8993	-2	12	-	-	-	-
9	-	-	-	-	7	0.8900	0	13	11	0.9481	8	15
10	5	0.9982	3	8	5	0.9200	-1	12	8	0.8512	5	11
ECM	34.52				37.51				18.52			
Comunidad de 20 spp.												
1	28	0.9183	-43	99	9	0.9111	-8	26	-	-	-	-
2	26	0.9798	-45	97	-	-	-	-	19	0.9774	13	25
3	11	0.9868	-60	82	22	0.9895	5	39	18	0.9899	12	23
4	38	0.9374	-33	109	27	0.9759	10	44	17	0.9704	12	23
5	-	-	-	-	-	-	-	-	19	0.9693	13	25
6	11	0.9676	-60	82	12	0.9650	-5	28	19	0.9612	13	24
7	38	0.8846	-33	109	-	-	-	-	17	0.9562	11	22
8	13	0.9572	-58	84	-	-	-	-	14	0.9387	8	20
9	14	0.9683	-57	85	25	0.9772	8	42	22	0.9902	17	28
10	-	-	-	-	15	0.9644	-2	32	14	0.9408	9	20
ECM	151.26				27.34				16.00			
Comunidad de 50 spp.												
1	27	0.9183	2	52	35	0.9874	12	58	41	0.9772	25	56
2	20	0.9798	-5	45	-	-	-	-	53	0.9886	38	68
3	23	0.9868	-2	48	53	0.9666	29	76	58	0.9843	43	74
4	26	0.9374	1	51	29	0.9905	6	52	43	0.9712	28	59
5	50	0.9127	25	75	20	0.9775	-3	43	49	0.9875	34	64
6	47	0.9676	22	73	37	0.9764	14	60	41	0.9877	26	57
7	31	0.8846	6	56	49	0.9793	26	72	43	0.9913	27	58
8	48	0.9572	23	73	42	0.9863	19	65	55	0.9910	40	71
9	32	0.9683	7	57	29	0.9742	6	52	40	0.9723	25	55
10	29	0.9563	4	54	34	0.9860	11	57	43	0.9920	28	59
ECM	39.27				31.47				14.29			
Comunidad de 100 spp.												
1	58	0.9976	26	89	56	0.9962	-6	118	91	0.9821	73	108
2	74	0.9858	42	105	83	0.9907	21	145	87	0.9922	69	105
3	-	-	-	-	71	0.9743	8	132	84	0.9796	66	102
4	74	0.9858	42	105	83	0.9907	21	145	87	0.9922	69	105
5	58	0.9858	26	89	104	0.9908	41	165	106	0.9954	88	123
6	53	0.9879	22	85	97	0.9884	34	158	94	0.9940	76	111
7	36	0.9876	4	67	144	0.9742	82	205	101	0.9902	84	119
8	-	-	-	-	69	0.9761	7	131	84	0.9803	66	102
9	-	-	-	-	124	0.9808	62	185	89	0.9881	71	107
10	46	0.9714	15	78	116	0.9855	53	177	102	0.9943	84	120
ECM	37.66				26.55				10.66			

Tabla 3.4. Continuación

Rep.	n = 10			n = 20			n = 50					
	S	r2	Int. de conf.	S	r2	Int. de conf.	S	r2	Int. de conf.			
Comunidad de 150 spp.												
1	-	-	-	132	0.9859	92	173	120	0.9937	83	158	
2	151	0.9914	-181	484	138	0.9948	97	178	148	0.9965	110	185
3	84	0.9959	-248	417	112	0.9966	72	153	130	0.9981	92	167
4	103	0.9962	-230	435	121	0.9959	80	162	159	0.9967	122	196
5	16	0.9897	-317	349	96	0.9913	55	136	143	0.9877	106	181
6	208	0.9967	-125	540	115	0.9945	75	156	119	0.9960	81	156
7	-	-	-	-	145	0.9845	104	185	137	0.9906	99	174
8	98	0.9921	-234	431	109	0.9954	69	150	132	0.9954	94	169
9	110	0.9831	-223	442	90	0.9877	49	130	172	0.9912	135	210
10	380	0.9943	47	712	132	0.9948	91	172	135	0.9967	97	172
ECM	61.43				23.60				12.76			
Comunidad de 200 spp.												
1	128	0.9559	101	155	197	0.9411	103	290	183	0.9712	157	210
2	144	0.9913	117	170	156	0.9529	62	249	174	0.9509	148	201
3	117	0.9707	90	144	149	0.9717	56	243	208	0.9657	181	234
4	133	0.9969	106	159	144	0.9509	50	237	171	0.9277	145	198
5	139	0.9832	112	166	146	0.9555	53	240	177	0.9104	151	204
6	155	0.9592	128	182	164	0.9643	71	257	176	0.9691	149	202
7	137	0.9979	111	164	146	0.9656	53	239	174	0.9300	147	201
8	-	-	-	-	193	0.9809	99	286	190	0.9907	163	216
9	-	-	-	-	273	0.9876	180	367	198	0.9895	171	224
10	124	0.9679	97	151	209	0.9661	115	302	185	0.9827	158	212
ECM	29.69				22.55				9.92			
Comunidad de 250 spp.												
1	-	-	-	-	282	0.9734	202	362	215	0.9813	183	247
2	151	0.8959	73	228	180	0.9194	99	260	205	0.9537	173	237
3	163	0.9035	85	240	190	0.9335	110	270	231	0.9732	199	263
4	258	0.9580	181	336	219	0.9772	139	299	215	0.9875	183	248
5	179	0.9978	102	257	219	0.9807	139	299	227	0.9728	194	259
6	214	0.9562	136	291	238	0.9832	158	318	244	0.9884	212	276
7	176	0.9745	99	254	234	0.9420	154	314	233	0.9669	200	265
8	179	0.9772	101	256	240	0.9800	160	320	211	0.9830	179	243
9	149	0.9591	71	227	267	0.9174	187	347	248	0.9698	216	280
10	171	0.9920	93	248	176	0.9698	96	256	220	0.9447	188	252
ECM	28.52				16.87				11.39			
Comunidad de 300 spp.												
1	250	0.9966	126	375	245	0.9976	143	347	280	0.9965	259	302
2	264	0.9985	139	388	262	0.9991	160	363	273	0.9991	251	295
3	207	0.9981	83	332	365	0.9978	263	467	298	0.9984	276	320
4	278	0.9981	153	403	231	0.9976	129	333	279	0.9975	257	301
5	257	0.9950	133	382	238	0.9972	136	340	286	0.9967	264	308
6	259	0.9975	134	384	230	0.9976	128	332	300	0.9956	278	322
7	225	0.9983	100	350	248	0.9986	147	350	277	0.9962	255	299
8	335	0.9953	211	460	230	0.9952	128	332	291	0.9961	269	313
9	324	0.9964	200	449	309	0.9975	207	411	276	0.9984	254	298
10	144	0.9982	19	269	303	0.9852	201	405	291	0.9949	269	313
ECM	23.12				18.26				5.79			

El modelo potencial

Bondad de ajuste.- En general, este modelo se ajustó muy bien a los datos de todas las comunidades y para los tres tamaños de muestra examinados (Tabla 3.5). Aun en los peores casos (muestras de 10 cuadros de comunidades de 10 y 200 especies), se obtuvieron coeficientes de determinación superiores a 0.74 y frecuentemente mayores a 0.90. En el resto de las comunidades, casi siempre se obtuvieron valores de r^2 mayores a 0.90 e incluso superiores a 0.95 (e.g. en las comunidades de 100, 150 ó 300 especies), aun con las muestras más pequeñas.

Predicción del número total de especies de la comunidad.- Este modelo consistentemente sobrestimó la verdadera riqueza de especies de las comunidades examinadas. Las estimaciones obtenidas a partir de las muestras más pequeñas (10 cuadros) fueron de tres a cinco veces mayores que los valores reales y hubo grandes variaciones entre réplicas, lo que resultó en ECM's superiores al 100% del valor real e intervalos de confianza extremadamente amplios. Aunque las estimaciones mejoraron con el tamaño de la muestra, aun en los mejores casos (comunidades de 300 especies examinadas con muestras de 50 cuadros), las predicciones fueron entre el 11 y el 25% superiores al valor real, el ECM fue del 24% y, aunque los intervalos de confianza son relativamente estrechos, siempre estuvieron por arriba de la riqueza real de la comunidad (Tabla 3.5).

Aunque este modelo fue capaz de describir muy adecuadamente el comportamiento de los datos muestrales, resultó poco útil como herramienta para predecir por extrapolación, la riqueza total de especies de las comunidades. Sus predicciones fueron siempre sesgadas y mostraron grandes errores de sobrestimación, aun con las muestras más grandes consideradas .

Tabla 3.5. Parámetros para evaluar el desempeño del modelo potencial en las curvas de acumulación de especies obtenidas de los tres tamaños de muestra para cada una de las comunidades simuladas

Rep.	n = 10				n = 20				n = 50			
	S	r2	Int. de conf.		S	r2	Int. de conf.		S	r2	Int. de conf.	
Comunidad de 10 spp.												
1	44	0.8646	-2178	2266	20	0.8679	-44	84	15	0.9240	9	21
2	117	0.9096	-2105	2339	20	0.8305	-43	84	11	0.8098	5	17
3	142	0.9313	-2079	2364	34	0.9306	-30	98	14	0.8985	8	20
4	27	0.7496	-2195	2249	41	0.9017	-23	105	12	0.7273	6	18
5	3174	0.9554	952	5395	25	0.7797	-39	89	12	0.8739	6	18
6	414	0.8557	-1808	2636	88	0.8893	24	151	16	0.7942	10	22
7	17	0.7571	-2204	2239	93	0.8955	29	157	20	0.8770	14	26
8	17	0.8016	-2205	2238	11	0.8740	-53	75	10	0.9054	4	17
9	23	0.8515	-2199	2245	12	0.8610	-52	76	14	0.9432	8	20
10	23	0.8444	-2199	2245	11	0.7679	-52	75	10	0.8412	4	16
ECM	10100.56				385.85				45.02			
Comunidad de 20 spp.												
1	43	0.9180	-10	97	18	0.8542	-13	49	24	0.9126	17	31
2	33	0.9795	-21	86	32	0.9657	1	63	25	0.9605	18	32
3	101	0.9565	48	155	67	0.9807	36	98	29	0.9167	22	36
4	57	0.9371	3	110	47	0.9723	16	78	26	0.8693	19	33
5	35	0.9127	-18	89	55	0.9742	24	86	28	0.9470	21	35
6	56	0.9240	2	110	27	0.9047	-4	58	23	0.9531	16	30
7	21	0.8611	-33	74	33	0.9491	2	64	22	0.9188	15	29
8	22	0.9534	-32	76	28	0.9596	-3	59	19	0.8920	12	26
9	32	0.9368	-22	86	31	0.9766	0	62	27	0.9850	20	34
10	56	0.9563	2	109	31	0.9388	0	62	19	0.8859	13	26
ECM	170.41				110.13				26.40			
Comunidad de 50 spp.												
1	119	0.9520	-1	240	78	0.9678	38	118	54	0.9589	37	70
2	99	0.9130	-21	219	124	0.9736	84	164	76	0.9781	59	93
3	97	0.9522	-23	217	75	0.9647	35	115	72	0.9784	55	88
4	98	0.9527	-23	218	61	0.9366	21	101	55	0.9544	39	72
5	264	0.9702	144	385	86	0.9400	46	126	68	0.9760	52	85
6	127	0.9562	6	247	79	0.9488	39	119	56	0.9362	40	73
7	114	0.9409	-7	234	107	0.9733	67	147	63	0.9598	46	80
8	102	0.9875	-18	222	86	0.9766	46	126	68	0.9863	52	85
9	175	0.9322	55	296	72	0.8807	32	112	55	0.9254	39	72
10	98	0.9551	-23	218	66	0.9636	26	106	54	0.9793	38	71
ECM	188.03				76.19				29.11			
Comunidad de 100 spp.												
1	244	0.9724	121	367	129	0.9335	91	167	113	0.9725	89	136
2	202	0.9786	79	324	162	0.9781	124	200	115	0.9729	91	138
3	289	0.9854	166	412	163	0.9439	125	200	112	0.9586	89	136
4	202	0.9786	79	324	162	0.9781	124	200	115	0.9729	91	138
5	192	0.9638	69	315	168	0.9868	130	206	137	0.9829	114	161
6	160	0.9734	37	282	157	0.9845	119	195	123	0.9801	100	147
7	154	0.9236	31	277	182	0.9739	144	220	141	0.9766	117	164
8	322	0.9899	199	445	166	0.9387	128	204	114	0.9562	91	138
9	183	0.9760	61	306	176	0.9788	138	214	118	0.9636	95	141
10	205	0.9713	82	328	199	0.9828	161	237	139	0.9817	115	162
ECM	126.18				68.63				25.22			

Tabla 3.5. Continuación.

Rep.	n = 10				n = 20				n = 50			
	S	r2	Int. de conf.		S	r2	Int. de conf.		S	r2	Int. de conf.	
Comunidad de 150 spp.												
1	475	0.9778	204	746	305	0.9731	210	400	177	0.9454	160	195
2	440	0.9881	169	711	285	0.9855	190	380	200	0.9797	183	218
3	427	0.9775	156	698	268	0.9791	173	363	184	0.9721	166	201
4	318	0.9871	47	589	235	0.9855	140	330	199	0.9903	181	216
5	610	0.9846	339	881	251	0.9352	156	346	194	0.9686	177	211
6	251	0.9966	-20	522	187	0.9828	92	282	175	0.9921	158	193
7	387	0.9684	116	658	283	0.9787	188	378	187	0.9754	170	205
8	578	0.9754	307	849	296	0.9667	201	391	191	0.9623	173	208
9	267	0.9772	-4	538	170	0.9638	74	265	180	0.9910	163	198
10	382	0.9943	111	653	267	0.9824	172	362	184	0.9703	167	202
ECM	191.36				75.39				25.35			
Comunidad de 200 spp.												
1	337	0.8536	184	491	299	0.9277	219	379	227	0.9093	194	259
2	320	0.7798	167	474	245	0.8091	165	325	208	0.8525	175	240
3	375	0.8959	221	528	283	0.9278	204	363	243	0.9585	210	275
4	348	0.7369	194	502	248	0.7694	168	327	210	0.8525	177	242
5	286	0.7432	133	440	219	0.7548	139	299	203	0.8754	170	235
6	337	0.8529	183	491	249	0.5339	169	328	207	0.8355	175	240
7	343	0.7403	189	497	238	0.7484	158	318	209	0.8555	177	242
8	517	0.9854	363	671	351	0.9577	272	431	249	0.9404	217	282
9	293	0.9703	139	446	281	0.9876	201	361	232	0.9718	200	265
10	281	0.8855	127	434	279	0.9601	199	359	222	0.9443	189	255
ECM	78.72				39.01				13.01			
Comunidad de 250 spp.												
1	607	0.9761	349	864	493	0.9644	355	631	296	0.8993	266	325
2	397	0.7698	140	655	311	0.8575	172	449	251	0.9018	222	280
3	343	0.8330	86	601	286	0.9013	148	425	263	0.9590	234	293
4	612	0.9494	355	870	397	0.9361	258	535	278	0.8933	249	307
5	344	0.9808	86	601	407	0.9822	268	545	285	0.9208	256	314
6	389	0.9510	131	647	342	0.9747	204	481	295	0.9686	265	324
7	378	0.8948	121	636	330	0.9294	192	469	277	0.9190	248	307
8	406	0.9253	148	664	364	0.9598	226	502	260	0.8679	231	290
9	271	0.8607	14	529	273	0.9174	134	411	266	0.9664	236	295
10	510	0.8296	252	767	313	0.7842	175	452	274	0.8770	244	303
ECM	82.54				47.73				11.23			
Comunidad de 300 spp.												
1	682	0.9909	468	897	480	0.9838	417	542	362	0.9819	344	380
2	709	0.9943	495	923	507	0.9890	444	569	369	0.9776	351	387
3	515	0.9911	301	730	483	0.9970	421	546	384	0.9874	366	402
4	775	0.9929	560	989	484	0.9746	421	546	368	0.9767	350	386
5	805	0.9882	591	1020	499	0.9766	436	561	376	0.9783	358	394
6	677	0.9900	463	892	451	0.9728	389	514	370	0.9848	352	388
7	668	0.9899	453	882	476	0.9860	414	539	357	0.9814	339	375
8	759	0.9929	544	973	464	0.9737	402	527	372	0.9819	354	390
9	680	0.9950	466	894	556	0.9933	493	618	386	0.9761	368	404
10	533	0.9575	318	747	458	0.9826	396	521	373	0.9831	355	391
ECM	130.25				62.66				24.03			

El método Jackknife

Bondad de ajuste.- A diferencia de los otros modelos probados, el método Jackknife no se ajusta explícitamente a la totalidad de los datos muestrales, sino que únicamente considera al número total de especies y al número de especies raras observados en la muestra para, a partir de ellos, tratar de predecir (mediante un procedimiento de remuestreo) el número de especies raras que no fueron observadas en el muestreo y, así estimar el probable total de especies en la comunidad.

Predicción del número total de especies de la comunidad.- Las estimaciones de este modelo mejoraron conforme aumentó el tamaño de la muestra (Tabla 3.6). Las predicciones hechas a partir de muestras pequeñas o de tamaño intermedio consistentemente subestimaron la riqueza real de especies en todas las comunidades. Con las muestras de 10 cuadros este sesgo llegó a ser de hasta el 40% del valor real; con las de 20 cuadros el sesgo disminuyó a alrededor del 20-25%. Por el contrario, con las muestras de 50 cuadros se obtuvieron ECM's siempre inferiores al 15% y, en ocasiones, tan bajos como 2.5% del valor real, particularmente en las comunidades más ricas en especies. Los intervalos de confianza obtenidos con estas muestras generalmente encerraron al valor real (Tabla 3.6) y son razonablemente estrechos.

En resumen, el método Jackknife constituye una herramienta muy eficiente para estimar el número total de especies siempre y cuando se cuente con muestras lo suficientemente grandes como para poder obtener una adecuada estimación del número de especies raras.

Tabla 3.6. Parámetros para evaluar el desempeño del modelo Jackknife para los tres tamaños de muestra en cada una de las comunidades simuladas.

Rep.	n = 10			n = 20			n = 50		
	S	Int. de conf.		S	Int. de conf.		S	Int. de conf.	
Comunidad de 10 spp.									
1	5	0	10	10	5	15	9	6	12
2	9	4	14	7	2	12	7	4	10
3	6	1	11	8	3	13	11	8	14
4	11	5	16	12	7	17	8	5	11
5	6	1	11	5	0	10	8	5	11
6	7	2	12	11	6	16	11	8	14
7	3	-2	8	12	7	17	10	7	13
8	5	0	10	6	1	11	9	6	12
9	9	3	14	7	2	12	11	8	14
10	8	3	13	9	4	14	10	7	13
ECM	39.87			27.19			14.81		
Comunidad de 20 spp.									
1	10	4	15	14	8	19	17	11	23
2	13	7	18	15	9	21	20	14	26
3	12	6	17	20	14	25	19	13	25
4	16	10	21	23	17	28	17	11	23
5	10	4	15	16	10	22	21	15	27
6	12	6	17	14	8	20	22	16	28
7	13	7	18	17	11	23	15	9	21
8	10	4	15	17	11	23	18	12	24
9	14	8	19	19	13	24	25	19	31
10	17	12	23	17	11	23	17	11	23
ECM	39.80			20.05			14.69		
Comunidad de 50 spp.									
1	29	19	39	37	28	47	47	40	53
2	24	14	34	37	28	47	52	45	58
3	31	21	41	39	29	48	51	44	57
4	30	20	40	35	25	44	43	36	49
5	30	20	40	35	25	44	54	47	60
6	39	29	49	50	40	60	47	40	53
7	27	17	37	39	29	49	46	39	52
8	29	19	39	33	23	43	50	43	56
9	37	27	47	39	30	49	48	41	54
10	30	20	40	38	28	48	50	43	56
ECM	39.69			25.17			6.69		
Comunidad de 100 spp.									
1	63	52	73	69	60	79	82	69	94
2	62	51	72	79	69	88	91	78	103
3	65	54	76	80	70	89	87	74	99
4	66	55	76	75	66	84	92	79	104
5	65	54	75	87	77	96	103	90	115
6	60	49	70	76	66	85	93	80	105
7	54	43	64	76	66	85	92	79	104
8	67	56	77	80	70	89	93	80	105
9	67	56	78	79	70	88	98	85	110
10	55	45	66	80	70	89	102	89	114
ECM	38.02			22.45			9.27		

Tabla 3.6. Continuación.

Rep.	n = 10			n = 20			n = 50		
	S	Int. de conf.		S	Int. de conf.		S	Int. de conf.	
Comunidad de 150 spp.									
1	108	94	122	119	110	129	133	118	147
2	101	87	115	118	108	127	151	137	165
3	98	84	112	112	103	122	137	123	152
4	96	82	110	111	101	120	152	138	166
5	111	97	125	112	102	121	152	138	166
6	107	93	121	112	103	122	143	129	158
7	97	83	111	108	98	117	143	129	157
8	109	94	123	116	106	125	146	132	160
9	92	78	107	105	96	115	136	122	151
10	106	92	120	118	108	127	148	134	162
ECM	31.94			24.82			5.82		
Comunidad de 200 spp.									
1	173	137	209	201	181	221	209	201	218
2	191	155	226	201	181	221	212	204	221
3	144	108	179	173	153	193	208	200	217
4	179	143	215	193	173	213	214	206	223
5	192	156	228	191	171	211	212	204	221
6	193	158	229	206	186	226	213	205	222
7	185	149	221	197	177	217	212	204	221
8	174	138	210	194	174	214	215	207	224
9	158	122	194	183	163	203	200	192	209
10	174	138	210	194	174	214	211	203	220
ECM	14.06			5.68			5.75		
Comunidad de 250 spp.									
1	196	171	220	237	215	259	245	232	259
2	203	179	227	223	201	245	238	225	252
3	188	164	212	231	209	253	246	233	260
4	207	183	232	236	215	258	259	245	272
5	195	171	219	238	217	260	245	232	259
6	196	171	220	217	196	239	253	240	266
7	220	196	245	253	231	275	256	243	270
8	213	189	237	242	221	264	243	230	257
9	189	164	213	235	213	257	250	237	264
10	208	184	232	246	224	268	256	243	269
ECM	19.84			6.85			2.57		
Comunidad de 300 spp.									
1	185	157	212	231	220	242	287	277	297
2	179	152	206	234	223	245	291	280	301
3	171	143	198	232	221	243	293	282	303
4	189	162	217	244	232	255	296	285	306
5	192	164	219	241	230	252	297	286	307
6	191	163	218	243	231	254	293	283	303
7	184	157	212	232	221	243	281	271	291
8	196	169	224	239	228	250	298	287	308
9	166	139	194	232	221	243	288	277	298
10	160	132	187	229	218	240	293	282	303
ECM	39.76			21.52			3.27		

FAMILIA RHAMNACEAE

La Fig. 3.2 muestra las curvas de acumulación de especies obtenidas del muestreo de las ramnáceas. Al igual que en las comunidades simuladas, en general se observó una alta variabilidad entre réplicas, sobre todo con las muestras más pequeñas (i.e., 10 cuadros), que disminuyó conforme aumentó el tamaño de la muestra. Las curvas de acumulación de especies son, como era de esperarse, asintóticas; en las primeras etapas hay un pronunciado ascenso resultado del rápido aumento del número de nuevas especies observadas con el área muestreada. Después, la pendiente de la curva se atenúa gradualmente hasta hacerse casi horizontal, conforme el número de especies registradas se aproxima al número total de especies en la comunidad (96).

Al igual que con las comunidades simuladas, las muestras pequeñas (i.e., 10 cuadros) frecuentemente no permitieron percibir la forma no lineal de la curva de acumulación de especies, sino que ésta pareciera ser lineal (Fig. 3.2). Con muestras de tamaño intermedio (i.e., alrededor de 20 cuadros) ya fue posible apreciar la forma no-lineal de la curva, pero resulta difícil ubicar correctamente la posición de la asíntota. Es sólo con muestras relativamente grandes (i.e., ≥ 50 cuadros) que pudo apreciarse tanto la forma real de la curva como la ubicación aproximada de la asíntota.

A continuación se evalúa el desempeño de los modelos exponencial ($S = m \log A + b$), logístico y Jackknife. Del mismo modo que para las comunidades simuladas, se considera la utilidad de cada modelo como una herramienta para describir adecuadamente los datos observados y para predecir el número total de especies en la comunidad.

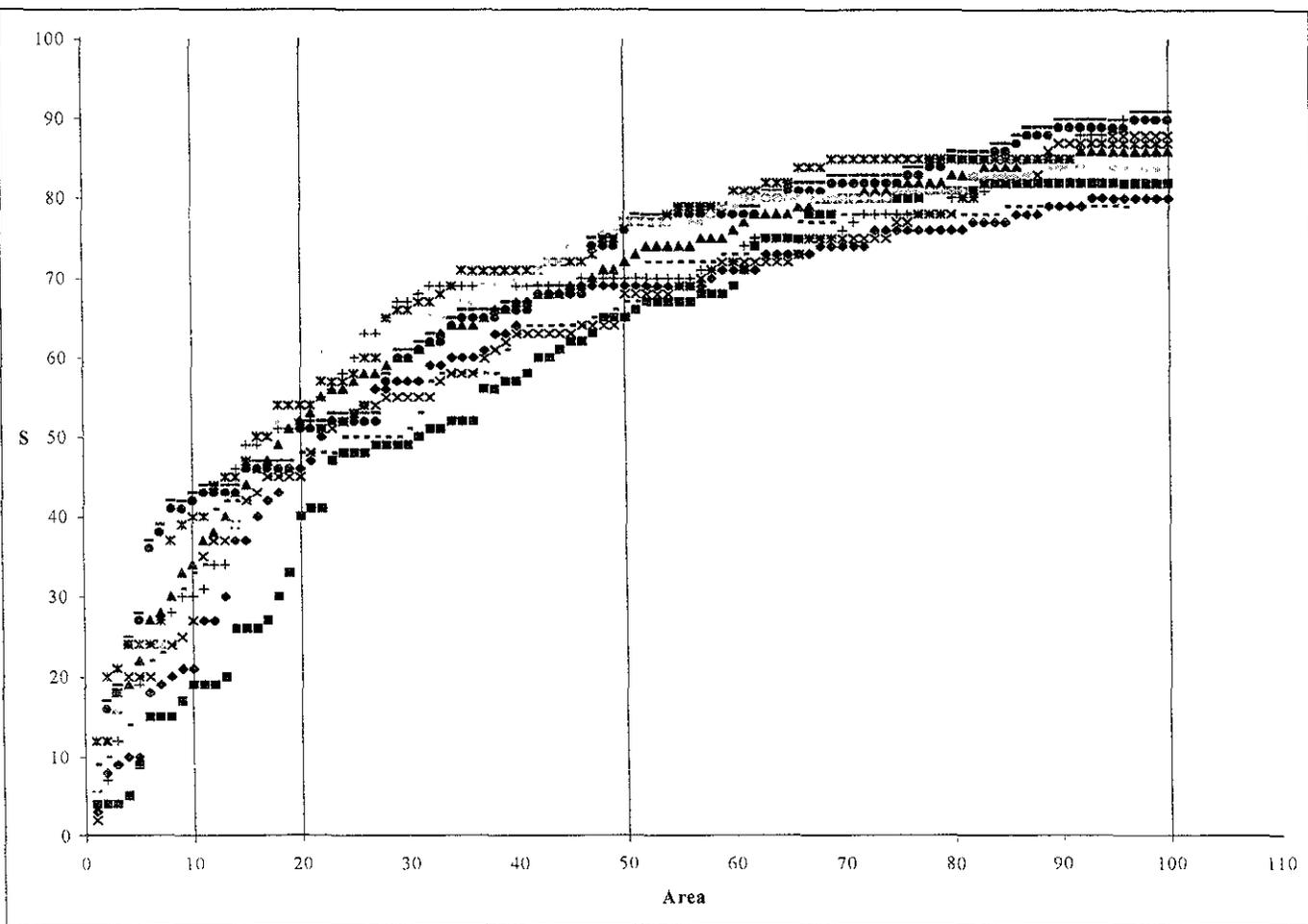


Fig. 3.3. Curvas de acumulación de especies obtenidas de los cuatro tamaños de muestra (líneas verticales) para la familia Rhamnaceae

El modelo exponencial ($S = m \log A + b$)

Bondad de ajuste.- Este modelo proporcionó una buena descripción de los datos para todos los tamaños de muestra considerados, especialmente para las muestras más grandes (i.e., 50 y 100 cuadros; Tabla 3.7). Aun con las muestras más pequeñas, generalmente se obtuvieron valores de r^2 superiores a 0.90, en tanto que, con las muestras más grandes (50 ó 100 cuadros) se alcanzaron valores casi siempre superiores a 0.95 (Tabla 3.7).

Predicción del número total de especies en la comunidad.- Este modelo mostró una muy alta capacidad para predecir, por extrapolación, el número total de especies de Rhamnaceae, sobre todo con muestras grandes. Aunque las diferencias (ECM) entre los valores predichos a partir de las muestras chicas (10 y 20 cuadros) y la riqueza real de especies fluctuaran, en promedio, entre el 20 % (con las muestras de 20 cuadros) y el 37% (para las de 10 cuadros). Todos los intervalos de confianza incluyeron al número real de especies (96), aunque fueron demasiado amplios ($\pm 25\%$ del valor real). En contraste, con las muestras más grandes (50 ó 100 cuadros) se obtuvieron estimaciones del número total de especies que difirieron, en promedio, tan sólo el 4.2% (para los datos de las muestras de 100 cuadros) o el 6% (para los datos de las muestras de 50 cuadros) del valor real y tuvieron intervalos de confianza muy estrechos (alrededor de $\pm 9\%$) que, en todos los casos, incluyeron el número total de especies (96) de Rhamnaceae (Tabla 3.7).

El modelo exponencial $S = m \log A + b$ describió de manera muy adecuada la curva de acumulación de especies de la familia Rhamnaceae y permitió estimar, con notable exactitud, el número total de especies de este taxón, particularmente cuando se tuvieron muestras relativamente grandes (que representen al menos el 25% del área total)

Tabla 3.7. Parámetros para evaluar el desempeño del modelo exponencial ($S=b+m \log A$) en las curvas de acumulación de especies obtenidas de los cuatro tamaños de muestra en la familia Rhamnaceae.

Rep.	S	r2	Int. de conf.		S	r2	Int. de conf.		
n = 10					n = 20				
1	45	0.883	-5	95	75	0.845	52	97	
2	38	0.772	-12	88	54	0.816	32	77	
3	70	0.973	20	120	84	0.957	62	107	
4	56	0.951	6	106	77	0.92	55	99	
5	69	0.814	19	119	86	0.909	63	108	
6	94	0.967	44	144	84	0.961	62	106	
7	65	0.933	15	115	87	0.891	65	110	
8	59	0.835	9	109	81	0.9	59	103	
9	97	0.972	47	147	86	0.96	64	108	
10	54	0.977	4	104	84	0.809	62	106	
ECM	37.69				19.46				
n = 50					n = 100				
1	96	0.934	83	110	95	0.967	89	102	
2	87	0.89	73	100	98	0.938	92	105	
3	96	0.977	82	109	100	0.987	93	106	
4	89	0.965	75	102	96	0.966	90	103	
5	100	0.955	86	113	102	0.975	95	108	
6	93	0.959	79	106	101	0.969	95	108	
7	102	0.945	88	115	99	0.962	93	106	
8	88	0.956	74	101	94	0.969	87	101	
9	94	0.961	81	107	102	0.97	96	109	
10	104	0.928	90	117	101	0.957	95	108	
ECM	6.02				4.19				

El modelo logístico

Bondad de ajuste.- Al igual que con las comunidades simuladas, la bondad de ajuste de este modelo se vio fuertemente afectada por el tamaño de la muestra y por cómo ésta reflejó la forma real de la curva de acumulación de especies. Las muestras más pequeñas (i.e., 10 y 20 cuadros) frecuentemente no dejaron apreciar el carácter asintótico de la curva (Fig.3.2), lo que hizo que se obtuvieran (al ajustar el modelo a los datos) valores negativos para el parámetro c del modelo, lo que lo hizo completamente inútil como descripción de la curva de acumulación de especies y para predecir el número total de especies de la comunidad. Los

resultados de esas réplicas no se tomaron en cuenta para calcular el ECM del modelo (datos faltantes en la Tabla 3.8).

En los casos en que la muestra sí permitió percibir la forma no-lineal de la curva de acumulación de especies, el modelo logístico produjo una muy precisa descripción de ésta, aun con muestras chicas e independientemente de la diversidad de la comunidad (Tabla 3.8). En estos casos, se obtuvieron valores de r^2 muy consistentes (i.e., con pequeñas diferencias entre réplicas), casi siempre superiores a 0.95, aun con las muestras más chicas (Tabla 3.8).

Predicción del número total de especies de la comunidad.- En los casos en que la muestra permitió hacer un ajuste adecuado del modelo logístico, la exactitud de las predicciones del número total de especies se vio fuertemente influida por el tamaño de la muestra. Con las muestras más pequeñas (10 ó 20 cuadros) resultó difícil ubicar correctamente la asíntota, lo que produjo diferencias relativamente grandes entre réplicas, predicciones con un ECM de alrededor del 40% e intervalos de confianza extremadamente amplios (Tabla 3.8). En contraste, con muestras grandes (50 y 100 cuadros) se obtuvieron estimaciones muy exactas y precisas, con ECM's de alrededor del 10% (11% con las muestras de 50 cuadros y 8.2% con las de 100 cuadros) e intervalos de confianza razonablemente estrechos (con errores de estimación de alrededor de $\pm 20\%$; Tabla 3.8)

En resumen, el modelo logístico fue capaz de describir adecuadamente la curva de acumulación de especies y de estimar con buena exactitud el número total de especies de ramnáceas, siempre y cuando el análisis estuviese basado en muestras relativamente grandes (que representen, por lo menos, al 25% del área total del país) que permitieran apreciar la forma no-lineal de la curva y ubicar

adecuadamente la posición de la asíntota. Sus estimaciones, sin embargo, fueron sensiblemente menos exactas que las obtenidas con el modelo exponencial

Tabla 3.8. Parámetros para evaluar el desempeño del modelo logístico en las curvas de acumulación de especies obtenidas de los cuatro tamaños de muestra en la familia Rhamnaceae.

Rep.	S	r2	Int. de conf.		S	r2	Int. de conf.		
n = 10					n = 20				
1	57	0.928	23	91	-	-	-	-	
2	51	0.913	17	85	-	-	-	-	
3	66	0.995	32	100	120	0.998	-2	241	
4	26	0.953	-8	60	143	0.961	21	264	
5	-	-	-	-	-	-	-	-	
6	59	0.977	25	93	51	0.978	-71	172	
7	48	0.982	14	82	188	0.967	66	309	
8	-	-	-	-	92	0.975	-30	213	
9	57	0.974	23	92	51	0.977	-70	173	
10	37	0.98	3	71	-	-	-	-	
ECM	70 37				287 12				
n = 50					n = 100				
1	85	0.993	61	110	84	0.995	64	104	
2	85	0.984	60	109	95	0.991	75	116	
3	90	0.999	65	115	97	0.999	77	117	
4	83	0.987	59	108	104	0.989	84	124	
5	104	0.987	79	129	97	0.991	77	117	
6	109	0.967	85	134	108	0.986	88	128	
7	83	0.981	59	108	85	0.962	65	105	
8	84	0.981	60	109	92	0.987	72	112	
9	110	0.965	85	134	109	0.986	89	129	
10	92	0.976	67	117	89	0.987	69	109	
ECM	11 30				8 82				

El método Jackknife

Predicción del número total de especies de la comunidad.- Al igual que los modelos exponencial y logístico, el método Jackknife sólo produjo predicciones satisfactorias con las muestras grandes (50 ó 100 cuadros). Las estimaciones obtenidas a partir de las muestras chicas (10 ó 20 cuadros) consistentemente estuvieron muy por debajo del número total de especies de ramnáceas (ECM = 47.3% para las muestras de 10 cuadros y de 21% para las de 20 cuadros) y, aunque

la mayoría de los intervalos de confianza sí las incluyen, éstos son muy amplios (Tabla 3.10). En contraste, con las muestras de 50 y 100 cuadros, la diferencia promedio entre las estimaciones y el número real de especies estuvo alrededor del 10% y todos los intervalos de confianza las incluyeron, además tuvieron una amplitud muy razonable ($\pm 20\%$) (Tabla 3.10).

Este método constituyó una herramienta muy eficiente para estimar el número total de especies siempre y cuando se cuente con muestras lo suficientemente grandes como para poder obtener una adecuada estimación del número de especies raras. La exactitud y precisión de las estimaciones hechas con este modelo fueron muy semejantes a las de las obtenidas con el modelo logístico.

Tabla 3.9. Parámetros para evaluar el desempeño del modelo Jacknife para los cuatro tamaños de muestra en la familia Rhamnaceae

Rep.	S	Int. de Conf.		S	Int. de Conf.	
		n = 10			n = 20	
1	31	-108	170	70	48	91
2	31	-109	170	68	46	89
3	66	-73	206	87	66	109
4	43	-96	183	69	47	90
5	67	-72	206	83	61	104
6	74	-65	214	85	64	107
7	50	-90	189	79	57	100
8	55	-85	194	67	45	89
9	71	-68	210	81	60	103
10	44	-95	183	94	73	116
ECM	47.34			20.78		
		n = 50			n = 100	
1	91	71	110	94	79	109
2	85	65	104	103	88	118
3	98	79	118	106	91	121
4	93	73	112	110	95	125
5	107	88	127	106	98	121
6	101	82	121	113	91	128
7	93	73	112	114	99	129
8	92	72	111	97	82	112
9	112	93	132	110	95	125
10	104	85	124	101	86	116
ECM	8.75			11.62		

DISCUSION Y CONCLUSIONES

El ejercicio realizado con las comunidades simuladas mostró claramente que los modelos lineal y exponencial ($S = b * e^{mA}$) son incapaces de describir adecuadamente la forma de la curva de acumulación de especies y, por consecuencia, constituyen una herramienta muy pobre para predecir, por extrapolación, la riqueza total de especies. La incapacidad de estos modelos deriva de su estructura misma, la cual difiere fuertemente del comportamiento observado en las curvas de acumulación de especies de las comunidades simuladas. La pendiente de la curva de acumulación representa la tasa de adición de nuevas especies y, en todas las comunidades simuladas, la pendiente de esta curva siempre disminuyó conforme aumentó el área explorada (ver Fig. 3.1). En contraste, estos modelos implican que la tasa de adición de especies se mantiene constante (en el modelo lineal) o, incluso, que aumenta (en el modelo exponencial) conforme aumenta el área explorada. Aunque estos modelos sí pueden describir satisfactoriamente la parte inicial de la curva de acumulación (i.e., la que se percibe con muestras pequeñas), por su estructura resulta imposible que puedan describir la totalidad de la curva y, por tanto, no pueden ser usados para hacer extrapolaciones y estimaciones de la riqueza total de especies en las comunidades.

Por otra parte, el modelo potencial tiene una estructura muy flexible que permite acomodar, en función del valor ajustado del parámetro m , tanto curvas de acumulación con pendiente constante ($m=1$), como con pendiente creciente ($m>1$) o decreciente ($m<1$). Esta flexibilidad permitió al modelo potencial ajustarse de manera muy precisa a los datos muestrales, incluso con las muestras más pequeñas. Al mismo tiempo, sin embargo, esto limitó fuertemente su capacidad para hacer predicciones por extrapolación. Cuando la muestra en turno no mostraba

adecuadamente el carácter decreciente de la pendiente (por ejemplo, por tratarse de una muestra muy pequeña), entonces el mejor ajuste del modelo se obtenía con valores de m de alrededor de 1, o incluso superiores a 1 (ver Tabla 3.5), los cuales maximizaban localmente el ajuste del modelo a los datos observados al tiempo que hacían que el modelo tuviese una pendiente constante o creciente y, al extrapolar, resultaba en predicciones absurdas del número total de especies en la comunidad. Sólo en aquellos casos en que la muestra era lo suficientemente grande para revelar adecuadamente el carácter asintótico de la curva de acumulación de especies es que se obtuvieron valores de m menores a 1 y el modelo potencial pudo arrojar estimaciones razonables de la riqueza de especies de la comunidad (ver, por ejemplo, resultados de las muestras de 50 cuadros en la Tabla 3.5) Esto limitaría la utilidad de este modelo sólo a casos en que se tengan muestras muy grandes.

Finalmente, los modelos exponencial y logístico, por su estructura, predicen curvas de acumulación con pendiente siempre decreciente y son, por tanto, intrínsecamente los mejores candidatos para modelar la curva de acumulación de especies y estimar, por extrapolación, la riqueza total de especies de las comunidades simuladas. Sin embargo, el carácter asintótico del modelo logístico resultó ser demasiado rígido y, en aquellos casos en que la muestra no permitía detectar con claridad la curvatura de la curva de acumulación de especies, el modelo cambiaba drásticamente de forma para convertirse en un modelo estructuralmente diferente (hiperbólico discontinuo) que, aunque ajustaba muy bien a los datos muestrales, resultaba totalmente inútil como herramienta para extrapolación. Esto limita la utilidad del modelo a aquellos casos en que se tienen muestras razonablemente grandes que permitan percibir adecuadamente el carácter asintótico de la curva de acumulación de especies.

En contraste, el modelo exponencial es mucho más flexible, ya que no involucra una asíntota fija y predice, simplemente, que la tasa de adición de nuevas especies disminuye exponencialmente conforme aumenta el área muestreada. No hay forma de que el modelo exponencial resulte en pendientes constantes o crecientes. Esto explica el buen ajuste y las buenas predicciones hechas con este modelo aun a partir de muestras pequeñas.

Como ya se ha mencionado, el Jackknife es un método que sigue un procedimiento de remuestreo, que impone un límite superior al número total estimado de especies en la comunidad, el cual siempre será inferior al doble del número total observado de especies. Por lo tanto, para obtener buenas estimaciones del total de especies se requiere que la muestra contenga una adecuada representación de las especies raras de la comunidad. Esto explica porqué las predicciones hechas a partir de muestras pequeñas consistentemente subestimaron (hasta en un 40%) la riqueza real de especies de todas las comunidades simuladas, porqué este sesgo disminuyó con el tamaño de la muestra, y porqué sólo con las muestras más grandes (50 cuadros) se llegaron a obtener estimaciones muy cercanas a la realidad.

Por otra parte, el primer resultado notable del ejercicio realizado con los registros de colecta de las especies de Rhamnaceae es que las curvas de acumulación de especies tuvieron una forma muy semejante a las de las comunidades simuladas (en las cuales las abundancias de las especies seguían una distribución log-normal). Esto indica que, independientemente de cual sea la distribución de la abundancia relativa de estos taxa, el muestreo de sus registros de colecta dentro de una región geográfica dada (México) es equiparable al muestreo de los individuos de las especies dentro de una comunidad. Por lo tanto, los

métodos que hayan sido exitosos para predecir el número total de especies de las comunidades simuladas deberán ser también adecuados para predecir el número total de especies de Rhamnaceae en México.

Los resultados obtenidos con los modelos exponencial, logístico y Jackknife fueron muy semejantes a los obtenidos en las comunidades simuladas. Frecuentemente resultó imposible ajustar el modelo logístico a los datos de las muestras más pequeñas (i.e., 10 y 20 cuadros) pero cuando la muestra sí permitió ajustar adecuadamente el modelo, éste dio una muy precisa descripción de la curva de acumulación de especies. La exactitud de las predicciones del número total de especies se vio fuertemente influida por el tamaño de la muestra; con las muestras más pequeñas (10 ó 20 cuadros) se obtuvieron estimaciones inexactas y poco precisas pero no así con muestras grandes (50 y 100 cuadros).

Con las muestras más chicas (10 y 20 cuadros), el método Jackknife consistentemente subestimó el número total de especies de Rhamnaceae, pero con las muestras de 50 ó 100 cuadros se obtuvieron estimaciones muy cercanas a la realidad.

El modelo exponencial describió muy adecuadamente la forma de la curva de acumulación de especies y mostró una capacidad muy alta para predecir el número total de especies de Rhamnaceae con todos los tamaños de muestra considerados, pero especialmente con las muestras más grandes (i.e., 50 y 100 cuadros).

En resumen, aun cuando los modelos exponencial y logístico pueden ajustarse muy bien incluso a los datos de las muestras más chicas (del 5 o del 11 % del área total del país), las estimaciones muy bajas, los grandes ECM's y lo amplio

de los intervalos de confianza de las estimaciones obtenidas con las muestras más pequeñas indican que ninguno de los tres modelos es un buen estimador del número total de especies de la familia Rhamnaceae cuando el tamaño de muestra es del 11 % o menos del área total del territorio.

Por el contrario, con las muestras de 50 cuadros (equivalentes al 26% del territorio del país), los tres modelos predijeron con gran exactitud el número total de especies de Rhamnaceae. Esto se explica porque las curvas de acumulación de especies tienen su mayor inflexión alrededor de los 30 a los 50 cuadros de muestreo (ver Fig.3.2) por lo que las muestras de este tamaño permitieron al modelo logístico identificar adecuadamente la ubicación de la asíntota, al modelo exponencial estimar adecuadamente la tasa de disminución de la pendiente y al método jackknife estimar adecuadamente el número de especies raras no observadas. De hecho, las estimaciones obtenidas con las muestras más grandes (100 cuadros, equivalentes al 53 % del área total del país) no fueron significativamente mejores que las obtenidas con las muestras de 50 cuadros.

Una visión general del desempeño de estos tres modelos demuestra que, debido al gran tamaño del área de estudio y al número total de especies de Rhamnaceae, las muestras pequeñas fueron siempre insuficientes para estimar adecuadamente el número total de especies de la familia. Fue necesario contar con muestras lo suficientemente grandes como para incluir un número significativo de especies raras, que son las que, a fin de cuentas, determinan la inflexión de la curva de acumulación de especies; Zahl, 1977; Palmer, 1990; Soberón y Llorente 1993).

Las mejores estimaciones obtenidas para el número total de especies de Rhamnaceae en México (con el modelo exponencial para las muestras de 100

cuadros) resultan en un valor promedio de 99 especies con un intervalo del 95% de confianza de 92 a 105 especies. Esto sugiere que puede haber dos o tres especies más de ramnáceas en México que Aun no han sido descubiertas.

Vistos en conjunto, los resultados obtenidos en este estudio sugieren, por una parte, que el muestreo de los registros de colecta de los taxa dentro de una región geográfica (México) es equiparable al muestreo de los individuos de las especies dentro de una comunidad. Por otra parte, indican que los métodos de extrapolación pueden ser una herramienta muy efectiva para predecir tanto la diversidad (medida como riqueza de especies) de las comunidades como el número total de especies de un grupo en una región geográfica dada. Si esto fuese válido para otros taxa además de Rhamnaceae, entonces los métodos de extrapolación constituirían una herramienta de gran utilidad para estimar la riqueza local de diferentes taxa, detectar probables áreas de alta diversidad de especies o de alta concentración de endemismos y contribuir así a subsanar (por lo menos parcialmente) la falta de información básica necesaria para propósitos de conservación de la biodiversidad. Esta posibilidad amerita ser explorada en estudios ulteriores con otros grupos de especies, a otras escalas y/o en otras regiones geográficas

BIBLIOGRAFIA

- Bojórquez-Tapia, L., Balvanera, P. y Cuarón, A.D. 1994. Biological inventories and computer data bases: Their role in environmental assessments. *Environmental Management* 18:775-785.
- Bojórquez-Tapia, L.A., Azuara, I., Ezcurra, E. y Flores-Villela, O. 1995 Identifying conservation priorities in Mexico through geographic information systems and modelling. *Ecological Applications* 5:215-231
- Coddington J. A., et al. 1991. Designing and testing sampling protocols to estimate biodiversity in tropical ecosystems. The unity of evolutionary biology: Proceedings of the Fourth International Congress of Systematic and Evolutionary Biology. (ed. E.C. Dudley), Portland, Oregon: Dioscorides Press. pp 44-60.
- Colwell, R. K., y J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B. Biological Sciences* 345:101-118.
- Dirzo, R. 1992. Diversidad florística y estado de conservación de las selvas tropicales de México. pp. 283-290 IN: SARUKHAN, J y R. DIRZO (Compiladores) 1992. México ante los retos de la biodiversidad. CONABIO. México, D.F.
- Fernández-Nava, R. 1993. La familia Rhamnaceae en México. Tesis de doctorado, I.P.N. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas D.F. México.
- Fisher, R.A., A.S. Corbet y C.B. Williams. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.* 12:42-58.
- Gaston, J. K. 1996. Biodiversity, A Biology of Numbers and Difference Blackwell Science.

- Halffter, G. y E. Ezcurra. 1992. ¿Qué es la biodiversidad? pp. 1-24 IN: SARUKHAN, J. y R. DIRZO (Compiladores) 1992. México ante los retos de la biodiversidad. CONABIO, México, D.F.
- Hawksworth, D.L. y M.T. Kalin-Arroyo. 1995. Magnitude and distribution of biodiversity. pp. 107-191 IN: V.H. Heywood (ed.) Global biodiversity assessment. Cambridge University Press.
- Heltshe, J. F., y N. E. Forrester. 1983. The Jackknife estimate of species richness. *Biometrics* 39:1-11
- He, F. y P. Legendre 1996 On species-area relations. *Am. Nat.* 148:4:719-737.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper and Row, N Y.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological biodiversity and its measurements*. Croom Helm, London [4:2]
- May, R.M. 1994. Biological diversity: differences between land and sea. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B* 343, 105-111.
- May, R.M. 1995 Conceptual aspects of the quantification of the extent of biological diversity IN: D.L Hawksworth (ed.), *BIODIVERSITY; measurement and estimation*. Chapman y Hall.
- Mittermeier, R.A. y C.G. Mittermeier. 1992. La importancia de la diversidad biológica de México. Pp. 63-74 IN: SARUKHAN, J. y R. DIRZO (Compiladores) 1992. México ante los retos de la biodiversidad CONABIO, México, D.F.
- Miller, R.L., R.G., Wiegert. 1989. Documenting completeness, species-area relations, and the species-abundance distribution of a regional flora. *Ecology* 70:1 16-22.

- Nicholls, A.O. 1991. Examples of the use of generalized linear models in analysis of survey data for conservation evaluation. pp. 54-63 IN: Margules, C.R. y Austin, M.P. (ed.) Nature conservation. Cost effective biological surveys and data analysis CSIRO, Canberra Australia.
- Palmer, M.W. 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology* 41:611-627.
- Preston, F.W. 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology* 29:254-283.
- Ramamoorthy et al. 1993. Introduction. IN: Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A. y Fa, J. (Ed) Biological diversity of Mexico. Origins and distribution. Oxford Univ. Press, New York.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14:3-21
- Rzedowski, J. 1992. Diversidad del universo vegetal de México: perspectivas de un conocimiento sólido. pp. 251-258 IN: SARUKHAN, J. y R. DIRZO (Compiladores) 1992. México ante los retos de la biodiversidad. CONABIO, México, D.F.
- Smith, E. P., van Belle, G. 1984. Nonparametric estimation of species richness *Biometrics*, 40:119-129.
- Soberón, M.J. y Llorente, B.J. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conserv. Biol.* 7:480-488.
- Solbrig, O.T. 1991. Biodiversity, A review of the scientific issues and a proposal for a collaborative program of research. MAB Digest 9, UNESCO.
- Toledo V M. 1994. La diversidad biológica de México. Nuevos retos para la investigación en los noventa. *CIENCIAS* 34: 43-59.

- Williams-Linera G., et al. 1993. Estado de la biodiversidad en México. IN: G. Halffter (Comp.) La diversidad biológica de Iberoamérica. ACTA ZOOLOGICA MEXICANA, Vol. Especial.
- Wilson, E. O. 1988. The current state of biological diversity. E. O. Wilson (ed.) Biodiversity. National Academy Press, Washington, D. C. pp: 3-18.
- Zahl, S. 1977. Jackknifing an index of diversity. Ecology 58:907-913.