

00361



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

Facultad de Ciencias
División de Estudios de Posgrado

11

CONTINUOS Y ORDENACIONES EN ECOLOGIA
VEGETAL DESDE 1951 HASTA 1992. ANALISIS
RETROSPECTIVO DE UN DESARROLLO
TEORICO - METODOLOGICO.

291473

T E S I S
Que para obtener el grado académico de
MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGIA)

p r e s e n t a:

DIEGO MENDEZ GRANADOS

Directores de Tesis: Dr. Mario Casanueva López
M. en C. Pedro Ramírez García

2001



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.

TABLA DE CONTENIDOS

PRIMERA PARTE: ALGORITMOS DE ORDENACIÓN

AGRADECIMIENTOS	v
INTRODUCCIÓN	vi
CAPÍTULO 1: GENERALIDADES ACERCA DE LA ORDENACIÓN DE COMUNIDADES VEGETALES.....	1
1.1. Recordatorio de matrices.....	7
1.2. Recordatorio de conjuntos.....	20
1.3. Aclaraciones finales.....	25
CAPÍTULO 2: FAMILIA DE ORDENACIONES POLARES.....	27
2.1. BC: método Bray-Curtis (1957).....	27
2.2. OS: ordenación simple de Orloci (1966).....	36
2.3. SDW: método de Swan Dix y Wehrhan (1969).....	40
2.4. EP: ejes principales, método de van der Maarel (1969).....	43
CAPÍTULO 3: FAMILIA DE COMPONENTES PRINCIPALES.....	49
3.1. CPR: componentes principales, versión análisis R.....	52
3.2. CPQ: componentes principales, versión análisis Q.....	61
3.3. VP: vectores posicionales, método de Orloci (1966).....	65
3.4. CoP: análisis de coordenadas principales (Gower, 1966).....	74
CAPÍTULO 4: FAMILIA DE ORDENACIONES POR REDUCCIÓN DE MALDAD DE AJUSTE.....	79
4.1. EDNM: escalamiento multidimensional no métrico, según el método de Kruskal (1964a y b).....	81
4.2. MP: mapeo paramétrico, método de Shepard y Carroll (1966).....	101
CAPÍTULO 5: FAMILIA DEL ANÁLISIS DE CORRESPONDENCIA.....	111
5.1. OEDP: ordenación por especies dominantes principales, método de Curtis y McIntosh (1951).....	112
5.2. ODP: ordenación directa mediante promedios ponderados, método de Whittaker (1956, 1960).....	122
5.3. RI: reiteración de índice, método de Goff y Cottam (1967).....	135

5.4. PR: promediación recíproca, método de Hill (1973).....	141
5.5. AC: análisis de correspondencia, versión de Hill (1973).....	148
5.6. ACT: análisis de correspondencia sin tendencia (Hill, 1979; Hill y Gauch, 1980).....	157
5.7. ACC: análisis canónico de correspondencia, método de ter Braak (1986).....	163
CAPÍTULO 6: FAMILIA DE ORDENACIONES GAUSSIANAS.....	173
6.1. OGGCW: ordenación gaussiana según el método de Gauch, Chase y Whittaker (1974).....	174
6.2. OGIG: ordenación gaussiana según el método de Ijm y van Groenewoud (1975).....	195
6.3. OGJG: ordenación gaussiana según el método de Johnson y Goodall (1979).....	202
SEGUNDA PARTE: DESARROLLO HISTÓRICO DEL CONTINUO VEGETACIONAL Y DE LOS MÉTODOS DE ORDENACIÓN	
CAPÍTULO 7: ANTECEDENTES DEL CONTINUO VEGETACIONAL.....	223
7.1. Unidades de vegetación hasta 1936.....	224
7.2. La asociación individualista de Gleason.....	234
7.3. Primeros ensayos continuistas en Europa.....	239
CAPÍTULO 8: LA DÉCADA DE LOS CINCUENTA: DESPEGUE DEL PROGRAMA ORDENACIÓN.....	243
8.1. Desarrollos australianos: el concepto de continuo en Goodall y la introducción de componentes principales a la fitosociología.....	244
8.2. Revaloración de la hipótesis gleasoniana en Estados Unidos.....	251
8.3. Surgimiento de la escuela Wisconsin: desde el continuo unidimensional de Curtis y McIntosh (1951) hasta el continuo multidimensional de Bray y Curtis (1957).....	256
8.4. Whittaker y la vegetación de las montañas Gran Smoky.....	268
8.5. El continuo vegetacional y el tiempo.....	277
CAPÍTULO 9: DEBATES Y PROPUESTAS DURANTE LOS AÑOS SESENTA.....	281
9.1. Espacios abstractos y vegetación.....	281
9.2. Discusiones en torno al índice de proximidad florística.....	287
9.3. Surgimiento de nuevos métodos ordenadores y nuevos enfoques de aplicación.....	293

9.4. Características deseables de un gradiente ambiental informativo: implicaciones teóricas y prácticas.....	302
9.5. Comparación de técnicas.....	311
CAPÍTULO 10: COENOCLINAS, COENOPLANOS Y COENOESPACIOS.....	325
10.1. Los programas de simulación de Cornell.....	327
10.2. El ecotopo.....	334
10.3. Continuos vegetacionales no gaussianos.....	336
10.4. Recapitulación sobre simulaciones y continuo.....	345
CAPÍTULO 11: CONTINUOS SIMULADOS Y ORDENACIONES: 1970 - 1993	347
11.1 Cómo evaluar la eficacia de una ordenación cuando se conoce la estructura de las datos.....	347
11.2. El experimento de Swan (1970).....	357
11.3. Ordenaciones y continuos vegetacionales gaussianos.....	364
11.4. Ensayos con continuos no gaussianos.....	388
CAPÍTULO 12: LA NATURALEZA DE LA DISTORSIÓN.....	397
12.1. El efecto herradura.....	398
12.2. El efecto arco del método Bray-Curtis.....	401
12.3. El arco del análisis de correspondencia.....	403
12.4. El análisis de de correspondencia y continuos no gaussianos...	407
12.5. Las distorsiones del escalamiento multidimensional no métrico	410
12.6. La ordenación ideal.....	416
CAPÍTULO 13: CONCLUSIONES.....	419
APÉNDICE 1: ESTRUCTURA DEL GRADIENTE AMBIENTAL.....	433
A1.1. ¿Cuál es el estatus científico del gradiente ambiental y del continuo vegetacional?.....	434
A1.2. Las teorías son conjuntos de modelos.....	437
A1.3. Modelos potenciales parciales del gradiente ambiental.....	443
A1.4. Modelos potenciales y efectivos del gradiente ambiental.....	456
A1.5. Especializaciones de GAC.....	464
A1.6. Breves apuntes para un análisis estructuralista de las teorías de continuo vegetacional.....	472
APÉNDICE 2: SIMBOLOGÍA MÁS UTILIZADA EN LOS CAPÍTULOS 2 A 6.....	475

APÉNDICE 3: SIGLAS.....	479
BIBLIOGRAFÍA CONSULTADA.....	483

AGRADECIMIENTOS

Deseo extender mi más profundo agradecimiento a las siguientes personas por la generosa ayuda que me brindaron durante la realización de esta tesis: Mario Casanueva y Pedro Ramírez dirigieron el trabajo y ambos (cada quien desde su perspectiva) me introdujeron a ámbitos intelectuales que yo desconocía por completo. Mario me reveló la llamada "concepción estructural" de la filosofía de la ciencia y su poderoso instrumental para analizar teorías científicas. Por su parte, Pedro me sugirió el tema de la ordenación en ecología vegetal y me facilitó la comprensión de diversas técnicas multivariadas utilizadas en esa disciplina y en la biología en general. Tuve la fortuna de entablar relación con Salvador Sánchez-Colón y Carlos Montaña, ambos conocedores profundos del tema que aquí se trata, quienes con su atenta lectura me ayudaron a resolver problemas, tanto conceptuales como de presentación. Ignacio Méndez me orientó en cuanto al diseño y alcance del trabajo, cuando yo apenas comenzaba a aterrizar un tema de investigación; posteriormente revisó la versión preliminar de la tesis y la enriqueció con sus comentarios. Carlos López me sugirió posibles enfoques historiográficos con los cuales podría seguir explorando el tema de la ordenación. Pedro Miramontes me hizo notar ciertos escollos en cuanto a la estructura de la versión preliminar de la tesis e indicó posibles soluciones. Estoy en deuda con Yolanda Torres y Jaime Curtis, quienes tuvieron la enorme paciencia de leer con lupa mis a menudo barrocas reconstrucciones de los algoritmos de ordenación, y luego me señalaron errores y sugirieron maneras para corregirlos.

Agradezco a mis padres por el apoyo de siempre y, por último, pero no de manera menos importante, a Silvia, con quien comparto el alma aunque haya un mar de por medio.

INTRODUCCIÓN

El presente trabajo persigue cuatro objetivos, a saber: 1) describir en detalle diversas técnicas de ordenación utilizadas en ecología de comunidades vegetales, entre 1951 y 1992, 2) describir cómo y en qué momento fueron incluidas dentro del instrumental de la disciplina, 3) pormenorizar la relación entre estas herramientas y las teorías del continuo vegetacional que surgieron y se diversificaron durante el periodo antes mencionado, 4) con base en los lineamientos de la llamada concepción estructural de la filosofía de la ciencia, reconstruir la entidad teórica denominada gradiente ambiental, que es la piedra angular de las teorías de continuo vegetacional.

A grandes rasgos, el episodio de la ecología que se va a privilegiar aquí gira en derredor a las siguientes proposiciones:

- i) La vegetación de cualquier área continua de la tierra está surcada por gradientes ambientales, los cuales pueden referirse a la gama de valores que adopta una variable específica del medio en distintos puntos de la zona de estudio, o bien al espectro que ofrece una combinación de variables (un buen ejemplo de esta segunda posibilidad es la altitud sobre el nivel del mar, pues conforme cambia ésta, cambian la temperatura del aire, la humedad relativa, ph del suelo, etcétera).
- ii) Para cada trayectoria ambiental, las especies que figuran en la zona de interés presentan funciones de respuesta que describen el comportamiento de sus abundancias (densidad, cobertura, dominancia, etcétera) -o en términos más generales, sus desempeños ecológicos- respecto a dicha gradación.
- iii) Con frecuencia, estas direcciones de cambio en las condiciones de hábitat no son evidentes. Por tanto, existen procedimientos matemáticos que ordenan las unidades de muestreo (cuadrantes, sitios, *relevés*, etcétera) y la secuencia resultante delata un gradiente ambiental.

En sentido estricto, la palabra ordenación se vincula al tercer inciso, pero si uno revisa la literatura - y por literatura nos referimos sobre todo a *Ecology*, *Ecological Monographs*, *Journal of Ecology*, *Vegetatio*, *Plant Ecology* y *Journal of Vegetation Science*, en lo tocante a publicaciones periódicas- el

vocablo denota un gran marco conceptual que ha ganado adeptos y ha venido guiando sus labores desde mediados del siglo XX; dicho de otro modo, denota un programa de investigación en el cual están amalgamados los tres rubros anteriores. Quizá el mejor ejemplo de esto último sea el libro de John T. Curtis, *The Vegetation of Wisconsin*, publicado en 1959. Es una obra que condensa las investigaciones efectuadas durante 10 años por el Laboratorio de Ecología Vegetal de la Universidad de Wisconsin, y en ella están claramente expuestos los tres apartados de arriba; sin embargo, tiene por subtítulo *An ordination of plant communities*.

Nos podríamos conformar con decir que el presente trabajo hace una crónica del "programa ordenación" en la sinecología;¹ pero valdría la pena agregar unos matices para llegar a una delimitación más nítida. Ordenar unidades florísticas da cabida a muchos objetivos: por ejemplo, erigir grupos y discriminar una colección de otra -es decir, elaborar una clasificación-, o bien simplificar la matriz de datos. Lo que aquí interesa es el ordenamiento cuya finalidad es revelar tendencias ambientales importantes. De inmediato surgen varias preguntas: ¿cómo sabe uno que está detectado un patrón significativo? ¿qué atributos debe tener para que, en efecto, sea señalado como un gradiente importante de condiciones hábitat? ¿de qué sirve tal descubrimiento? Las respuestas a estas interrogantes son el fundamento de una serie de conceptos -por cierto, rara vez elevados al rango de teorías

¹ Por programa de investigación entiendo un aparato conceptual que desarrolla una comunidad científica durante un período histórico determinado. El uso que le doy al término comunidad abarca más que los investigadores que trabajan en un mismo laboratorio; me refiero a grupos de científicos que bien pueden laborar en instituciones distintas y geográficamente lejanas, pero que todos tienen un compromiso con el programa en cuestión, es decir, creen que es fecundo, que con él se van a descubrir hechos nuevos. Además, establecen contactos entre sí, se comunican resultados, realizan intercambios académicos, etcétera. Uso el rótulo "programa ordenación" como una frase cómoda para indicar las investigaciones cuyos principios guía son las tres proposiciones que aparecen en el segundo párrafo de esta introducción. Sin embargo, hay partes de este trabajo donde le doy un sentido más estricto, pues lo ubico como un subprograma dedicado a la elaboración de instrumentos matemáticos, inscrito en el programa más amplio del continuo vegetacional que, además de las tres proposiciones mencionadas, abunda sobre cómo se comportan las poblaciones y/o ciertos parámetros comunitarios (biomasa, diversidad alfa, etcétera) en relación a los gradientes. En otras palabras, el subprograma ordenación genera herramientas para descubrir o revelar continuos.

Al elaborar este texto, la etiqueta "programa de investigación" me pareció un recurso conveniente para denotar trabajos que tienen un "aire de familia" por los objetivos que persiguen y los métodos que emplean para alcanzar tales metas. Sin embargo, Lakatos utiliza el mismo término con mucha mayor precisión y profundidad. Debo confesar que no leí a este autor hasta luego de terminar la presente tesis -incluso si lo hubiera leído durante la elaboración, probablemente no lo hubiera podido asimilar dada la complejidad (para mí) del tema de la ordenación, por un lado, y del tema del que trata Lakatos, por el otro lado. De cualquier manera, aprovecho la ocasión para señalarle al lector que el concepto de programa de investigación está magníficamente bien tratado en Lakatos (1982).

científicas- que en la literatura se han denominado como continuo vegetacional, coenoclima o gradiente de comunidades. Se trata de estructuras que comprenden trayectorias del entorno, curvas de respuesta de las especies y leyes o principios guía que establecen cómo se comportan esas respuestas respecto a dichos trayectos. Planteado esto, podemos concretar: el presente texto es una crónica de la ordenación como herramienta al servicio del continuo vegetacional. El periodo histórico considerado abarca desde 1951 (claro, mencionando antecedentes decisivos, previos a los años cincuenta) hasta principios de los noventa; se podría haber extendido hasta el día de hoy, pero ya de por sí el material era bastante voluminoso y en algún lugar había que fijar topes. Se decidió la cota superior para incluir el experimento de Palmer (1993) que, si bien no fue decisivo en la evolución del tema -no marcó el fin de una fase del programa y el inicio de otra-, le da un buen acabado a la historia que queremos contar.

En algún momento de su carrera, el estudiante de biología se topa con la estadística multivariada, con procedimientos sofisticados para descubrir tendencias ocultas en sus datos de campo o experimentales. Si, además, se inclina por la ecología de plantas, es muy probable que consulte textos de esa índole matemática, pero circunscritos al ámbito de la vegetación, por ejemplo, los libros de Gauch (1982), Pielou (1984), Causton (1987), Digby y Kempton (1987) y Jongman, ter Braak y van Tongeren (1995), entre otros. Y aquí sucederá algo interesante: al contrastar los contenidos de éstos con los de análisis multivariado en general -por ejemplo, el de Anderson (1980)- ciertas técnicas mencionadas en los primeros no figuran en los segundos. Tal es el caso del método Bray-Curtis y el análisis de correspondencia sin tendencia (*detrended correspondence analysis*), por sólo mencionar dos ejemplos.

Al estudiante le quedará más o menos claro, entonces, que un grupo de fitosociólogos desarrollaron una especialización de la estadística multivariada, donde incorporaron técnicas de otras disciplinas (especialmente de la psicometría), así como aquellas que ellos mismos generaron. Verá que la palabra preferida por estos científicos para designar el conjunto de procedimientos es "ordenación", y las técnicas incluidas tienen por finalidad explorar la estructura de datos, plasmarla en un espacio abstracto de pocas dimensiones y resaltar patrones ocultos. Pero también se dará cuenta que la diversidad de métodos es grande, y quizá se pregunte ¿por qué existen tantos algoritmos de ordenación? No es el caso que estén especializados para distintos tipos de datos, pues casi todos se aplican a una matriz de sitios versus especies (o en su defecto, sitios versus especies y variables abióticas),

donde las celdillas registran la abundancia del taxón j en la localidad i . Tampoco es correcto decir que la diversidad es una cosa secundaria pues los procedimientos convergen en una misma solución; esto es definitivamente falso, ya que con frecuencia redundan en diagramas muy diferentes entre sí.

La respuesta a la interrogante estriba en que han habido distintos criterios para juzgar la eficacia de los algoritmos y, en buena medida, semejantes discernimientos están sujetos a concepciones particulares del continuo vegetacional. De este modo, se formula una sentencia que, a grandes rasgos, dice así: la técnica fulana es buena si produce una configuración compatible con la estructura que dicta la teoría. Uno podría pensar, entonces, que la diversidad de rutinas refleja la estela dejada por el quehacer científico en su búsqueda de la perfección: muchos algoritmos son esbozos previos, ya superados, de nuevos y mejores procedimientos. Finalmente se llegará a una sola propuesta que cumpla todos los requisitos necesarios. Sin duda hay quienes perciben las cosas así, pero el escenario recién expuesto plantea una condición: que exista un consenso entre los investigadores tocante al continuo vegetacional. Y, por desgracia, no hay tal acuerdo; al contrario, el continuo forma una red de diversas modalidades. Este punto no es del todo claro en los libros de texto mencionados arriba, con lo cual existe el riesgo de que sus usuarios caigan en confusiones.

Parece entonces que la temática ordenación-continuo ha degenerado en un embrollo matemático. La intención del presente trabajo es deshacer el nudo, pero no con una nueva propuesta ordenadora o continuista, sino poniendo de relieve cómo se fue entrelazando la trama a lo largo de cuatro décadas. Se parte de la idea que la mejor forma de entender cabalmente un concepto -o un ensamble de conceptos articulados- es hacer su historia; rastrear sus orígenes, descubrir en qué contexto surgió y seguir su desarrollo y ramificaciones.

Arriba se indicó que 1951-1992 es el periodo contemplado; el límite inferior es muy nítido pues en ese año apareció el esfuerzo pionero de Curtis y McIntosh (1951), donde se planteó la entidad continuo vegetacional, así como un método de ordenamiento con base en especies dominantes principales. Claro está que es menester ubicar el contexto en el cual surgió el trabajo de esos dos autores y, en consecuencia, resulta necesario mencionar desarrollos anteriores, en particular la hipótesis individualista de Gleason (1926), de la cual se nutren Curtis y McIntosh. Líneas atrás se prometió una explicación relativa a la antojadiza frontera superior -inicio de los noventa-, oferta que se cumple a continuación. En 1986, ter Braak propuso un método que denominó

"análisis canónico de correspondencia"; desde entonces ha ganado una gran popularidad, hasta casi ser la última palabra en lo tocante a ordenación (hoy en día empiezan a surgir críticas). Palmer (1993) lo sometió a prueba con una coenocline simulada, forma de evaluación ya estándar entre los investigadores del ordenamiento. Fue el primer ensayo de su tipo con la propuesta de ter Braak y siendo que ésta es la más reciente de las que se mencionan en el trabajo, su contraste con un modelo continuista pareció a quien escribe un tope superior congruente con el resto del texto. Por supuesto, la decisión es arbitraria, pero en algún lugar hay que terminar.

Otra advertencia más: aquí no se hará una historia de aplicaciones sino de propuestas metodológicas. Por ejemplo, el algoritmo denominado componentes principales se desarrolló en el ámbito de la psicología durante la década de los treinta; en 1954 un ecólogo australiano, D.W. Goodall, lo aplicó por primera vez a datos obtenidos de una vegetación terrestre (en concreto un tipo de matorral, nombrado *mallee*); no es la intención de esta tesis narrar todas las aplicaciones subsecuentes de componentes principales en ecología vegetal, sino las modificaciones que sufrió en manos de los fitosociólogos, y las razones que arguyeron en cuanto a su eficacia o inviabilidad como método de ordenación. Para ser más precisos, la literatura ofrece dos vertientes: una de ellas abarca investigaciones cuyo objetivo es realzar alguna particularidad de las comunidades bajo estudio, y para tal fin se recurre al ordenamiento; la segunda clase de escritos son aquellos donde el objeto de estudio en sí son algoritmos específicos y/o teorías de continuo. Este segundo conjunto es el que interesa aquí.

Originalmente, se había pensado hilar todo de corrido; es decir, ir haciendo la crónica e ir describiendo las técnicas conforme aparecieron en el tiempo. Pronto fue evidente la inoperancia de tal exposición, pues llevaba a verdaderos quiebres narrativos. Resulta muy difícil explicar una determinada polémica sobre la relación planta-medio y, mientras se evocan los puntos en disputa, abrir un paréntesis para pormenorizar un método ordenador que alguno de los polemistas introduce en la discusión. En consecuencia, se optó por dividir el trabajo en dos partes: 1) una descripción paso a paso de los algoritmos; y 2) el relato de cómo surgieron en la sinecología y cuáles son sus nexos con diversas teorías de continuo vegetacional. Para decirlo de otro modo: la primera sección es un manual de procedimientos, la segunda una historia fontana del programa ordenación. El lector, por tanto, tiene ante sí varias opciones: si ya está familiarizado con las técnicas y no desea entretenerse en los detalles de su ejecución, puede pasar directamente a la

parte histórica; si las desconoce, entonces conviene que lea el trabajo siguiendo el orden de la tabla de contenidos; finalmente, puede optar por una lectura "al alimón", es decir, privilegiar la narración y recurrir al manual cuando se mencione algún procedimiento que desconozca o quiera repasar.

En la primera parte del ensayo se reseñan 20 técnicas: muchas no se generaron en la ecología, sino se importaron de otras ramas científicas, particularmente la psicología. Conste que con las veinte no se agota el caudal que menciona la literatura; pero las seleccionadas ofrecen una buena vista panorámica del tema. Además, casi todas han sido evaluadas en relación a modelos continuistas. Algunas fueron sugerencias efímeras, es decir, no tuvieron mucha demanda luego de su aparición en escena; sin embargo, nos sirven como herramientas pedagógicas en tanto que son fáciles de entender y pueden fungir como vías para acercarnos a algoritmos más conocidos pero más complicados. Tal es el caso del procedimiento llamado vectores posicionales, una simplificación del análisis de componentes principales que fue diseñada para conservar ciertos atributos deseables de este último y, a la vez, para resultarle más comprensible a los biólogos con poco entrenamiento matemático.

El capítulo 1 enlista los métodos a revisar y explica el modo en que se habrán de exponer. Casi todos se fincan en el álgebra lineal y, por ese motivo, sigue una sección donde se repasan lineamientos básicos de esta materia. Finalmente, se hace un recordatorio elemental de la teoría de conjuntos, puesto que se utilizan nociones conjuntistas en varias presentaciones.

El capítulo 2 está dedicado a las llamadas ordenaciones polares. Aquí se pormenoriza la técnica de Bray y Curtis (1957), el ordenamiento simple de Orloci (1966), la rutina de Swan, Dix y Weheran (1969) y la de ejes principales de van der Maarel (1969).

En el tercer capítulo se describen cuatro algoritmos, a saber: componentes principales modalidad R, componentes principales análisis Q, vectores posicionales de Orloci (1966) y el análisis de coordenadas principales de Gower (1966).

El capítulo 4 abunda sobre un par de métodos cuyo funcionamiento gira en derredor a un índice de maldad de ajuste, estos dos son: el escalamiento multidimensional no-métrico de Kruskal (1964 a y b) y el mapeo paramétrico de Carroll y Shepard (1966).

El quinto capítulo está dedicado a técnicas cuyo mecanismo estriba en plantear y calibrar calificaciones, unas para especies y otras para sitios, de modo que al final del proceso la del taxón j es un promedio ponderado de

todos las que se asignan a los censos, y la de la localidad *i* es una media ponderada de todas las notas dadas a las especies. Aquí se describen la ordenación mediante especies dominantes principales de Curtis y McIntosh (1951), la ordenación directa mediante promedios ponderados de Whittaker (1956, 1960), la reiteración de índice de Goff y Cottam (1967), la promediación recíproca de Hill (1973), el análisis de correspondencia en la versión de Hill (1973), el análisis de correspondencia sin tendencia de Hill y Gauch (1980) y el análisis de correspondencia canónica de ter Braak (1986, 1987).

El capítulo 6 describe tres ordenamientos gaussianos -es decir, conforman ejes de modo que las especies responden a ellos como curvas normales imbricadas-, a saber: el método de Gauch, Chase y Whittaker (1974), el de Ihm y van Groenewoud (1975) y el de Johnson y Goodall (1979).

El capítulo 7 se puede ver como la prehistoria del programa ordenación: se expone brevemente el problema de la unidades florísticas (asociación, formación, alianza, etcétera) en las diferentes escuelas fitosociológicas, anteriores a la Segunda Guerra Mundial. Luego se reseña la hipótesis individualista de Gleason (1926) y, a continuación, los primeros estudios de gradientes y diagramas de continuo, donde se destaca las contribuciones de L.G. Ramensky y J. Paczowski.

El capítulo 8 abre con el artículo del australiano D.W. Goodall (1954), que se destaca por ser la primera aplicación de componentes principales a comunidades vegetales y, además, es el que acuña el término *ordenación*. Las páginas siguientes están dedicadas a ciertos desarrollos en la ecología norteamericana. La reseña comienza con las revidicaciones que hacen Cain (1947) y Mason (1947) de la asociación individualista de Gleason. Sigue la descripción de tres trabajos pioneros en lo tocante a técnicas ordenadoras, gradientes ambientales y teorías de continuidad vegetal, que aparecieron durante la década de los cincuenta. El primero que se privilegia es el texto de Curtis y McIntosh (1951), en el cual debutan el concepto de continuo vegetacional y el ordenamiento por especies dominantes principales. Después se pormenoriza la propuesta de Bray y Curtis (1957), cuyos autores la concibieron como una extensión multidimensional del método anterior. A continuación, se puntualiza el trabajo de Whittaker (1956) en las montañas Gran Smoky de Tennessee, donde el autor expone sus nociones de gradientes ambientales y, además, presenta su ordenación directa mediante promedios ponderados. Cabe aclarar que aquí ya no se detalla el funcionamiento de los algoritmos, sino las motivaciones de los autores para introducirlos a la

ecología. Como puede verse, el orden seguido no es cronológico, pues la intención es destacar los gérmenes de enfoques distintivos que marcarían acontecimientos ulteriores. Por un lado, ubicamos a Goodall, australiano que no tiene deudas con la hipótesis individualista de Gleason. Los demás autores son norteamericanos y todos ellos destacan su filiación gleasoniana; sin embargo, Bray, Curtis y McIntosh pertenecían a lo que se ha denominado la escuela Wisconsin que desarrolló metodologías muy particulares. Por su parte, Whittaker elaboró su propia línea teórica, la cual ha marcado notoriamente el tema de ordenaciones y continuos de vegetación.

El capítulo nueve versa sobre los desarrollos suscitados durante los años sesenta, a saber: discusiones acerca de la representación espacial de datos florísticos; la introducción de nuevos procedimientos en la sinecología -o bien la modificación de aquellos surgidos en la década anterior- y las razones que llevaron a ello; experimentos para comparar el desempeño de varias rutinas ordenadoras y reflexiones acerca de los atributos que deben portar los gradientes ambientales informativos o más destacados.

A diferencia de los tres capítulos anteriores, el 10, 11 y 12 ya no se presentan como eventos sucedidos en decenios o periodos secuenciados, sino que tocan diferentes aspectos del intervalo 1970 - 1993. Semejante cambio en la exposición del material se debe a que en esos años se consolidó un modo de investigar la eficacia de los ordenamientos que consiste en lo siguiente: simular una estructura representativa de cierta tendencia ecológica en una vegetación imaginaria, de ahí confeccionar una matriz de datos ficticios y luego ordenarlos con algún método particular y ver si el diagrama es congruente con el ensamble artificial. Tales simulaciones constituyeron modelos de continuo vegetacional y, no en balde, esta entidad teórica se diversificó y complicó a partir de los setentas. Por otro lado, la capacidad de reproducir arreglos confeccionados *a priori* con la menor distorsión posible fue el criterio que determinó la adopción de nuevas técnicas ordenadoras -o bien modificaciones a las ya conocidas-, entre 1970 y 1993.

El capítulo 10 trata sobre las hipótesis relativas a vegetación y cambio ambiental que se esgrimieron entre los setentas y noventas. En particular, toca los programas que diseñaron Gauch y Whittaker (1972; 1976) para simular coenoclinas, ya que en esos *softwares* está inmersa una teorización sofisticada acerca de curvas de respuesta y diferenciación de nichos. Luego se describen algunos modelos alternativos para finalmente desembocar en el continuo vegetacional de Austin y Smith (1989).

En el capítulo 11 se examinan los experimentos ejecutados para evaluar la eficiencia de diversas ordenaciones, utilizando floras imaginarias -representadas éstas como curvas poblacionales respondiendo a una o varias trayectorias hábitat- a modo de control.² El capítulo comienza con una sección que sintetiza los estadísticos generados a lo largo de 20 años para discernir si el ordenamiento recupera la estructura simulada. Luego se describe el artículo pionero de Swan (1970), el primero en proponer semejante metodología. En seguida, se exponen todas aquellas evaluaciones hechas con continuos gaussianos -es decir, aquellos donde las curvas de respuesta son normales. Finalmente, se pormenorizan experimentos donde las distribuciones fueron de otro tipo, a saber: campanas asimétricas y curvas plurimodales. Esta sección termina reseñando el ensayo de Palmer (1993).

El capítulo 12 trata sobre distorsiones que ocurren cuando los supuestos del algoritmo no empatan con el modelo continuista subyacente a los datos. Las deformaciones mencionadas son: el "efecto herradura" del análisis de componentes principales, el "efecto arco" del método Bray-Curtis, el arco de la promediación recíproca; el "efecto lengua" del análisis de correspondencia sin tendencia. Por último, figura un rubro intitulado "la ordenación ideal", donde se enlistan las cualidades que dicha rutina debería tener.

La idea de que existe una red de continuos vegetacionales, como se dijo arriba, se puede aplicar a la entidad gradiente ambiental: hay varios tipos de gradaciones y a cada uno le corresponde un conjunto de modelos. Por ejemplo, la trayectoria fijada en una sola variable es de tipo simple, y dentro de esta clase caben gradientes de pH, de temperatura, etcétera. Estos términos -red y modelo- se emplean a lo largo del trabajo en un sentido laxo, poco estricto, pero le será fácil al lector hacerse una idea intuitiva de sus significados, más aún con la gran cantidad de soportes visuales -gráficas sobre todo- que hay en cada capítulo. Ahora bien, en el apéndice 1, "Estructura del gradiente ambiental", modelo y red adquieren un carácter mucho más explícito y formal. Allí se hace una reconstrucción del concepto gradiente que, a grandes rasgos, consiste en presentarlo como una articulación de conjuntos, relaciones y funciones. Por tanto, el análisis sigue los lineamientos de la llamada corriente estructuralista de la filosofía de la ciencia (Diéz y Moulines, 1997).

² Para no caer en tanta repetición, en ocasiones utilizo "trayectoria hábitat" y "dirección de cambio ecológico" como sinónimos de "gradiente ambiental", pues este último término, como verá el lector, aparece continuamente a lo largo del trabajo.

Conviene subrayar que el apéndice no fue una ocurrencia luego de redactar los capítulos precedentes. De hecho, el acercamiento que se tuvo al estructuralismo marcó en buena medida los contenidos y la forma de presentar todo el trabajo.³ Por eso se consideró necesario ilustrar, en un apartado específico, cómo opera el análisis estructural. El anexo versa sobre las siguientes cuestiones: el estatus científico del gradiente ambiental y continuo vegetacional, según diversos ecólogos; la definición de modelo, elemento teórico y red teórica, que son términos fundamentales de la concepción estructural; la reconstrucción modélica del gradiente ambiental complejo y sus especializaciones (gradiente florístico, gradiente simple, etcétera); la articulación de dichas entidades en una red y, finalmente, una propuesta de red teórica para las diversas modalidades del continuo vegetacional.

Visto en conjunto, el presente trabajo permite una mirada integral al tema ordenación, elucida y explicita puntos que la literatura con frecuencia da por entendidos y, sin embargo, son fuente de mucha confusión. Incluso, pone en claro que las comunidades que se pueden enfocar desde la perspectiva gradientista y continuista son muy diversas, pues caben tanto bosques, pastizales y demás grandes unidades de vegetación, como epífitas en copas de árboles, ensambles de saprófitos sobre estiércol de roedores y otros contextos muy localizados. No obstante, sería presuntuoso afirmar que el texto a continuación agota todo lo tocante al tema, aún dentro de los linderos trazados arriba en cuanto a periodo y aspectos privilegiados (crónica "metodológica" en lugar de historia de aplicaciones). Por ejemplo, aquí no se discute todo lo referente a la clasificación -análisis de cúmulos, dendogramas, etcétera-, cosa que quizá sobra decir, pues se trata de otro asunto. Sin embargo, conviene advertir que tampoco entran ciertas técnicas ordenadoras que se diseñaron para resolver problemas de clasificación, a saber todas aquellas derivadas del análisis discriminante como son las propuestas de Strahler (1978) y Pielou (1984). Otra omisión importante concierne a la ordenación difusa (*fuzzy ordination*), esto es, la que se cimienta en la teoría de conjuntos difusos y comienza a figurar en la sinecología a finales de los años ochenta. La única justificación que podemos ofrecer para dicho hueco es nuestra ignorancia. Pobre excusa, ciertamente, pero con moraleja: el programa

³ El acercamiento mencionado se refiere sobre todo a las obras de Moulines (1982, 1991), Moulines y Diez (1997) y Casanueva (1998). La palabra estructuralismo tiene muchas ramificaciones, una de las más conocidas es la del antropólogo C. Levi-Strauss. Sin embargo, lo que proponen los filósofos aquí considerados poco tiene que ver con lo que se llama estructuralismo en antropología.

ordenación es complejo, amplio y -aún desde una óptica retrospectiva- da para mucho estudio todavía.

CAPÍTULO 1

GENERALIDADES ACERCA DE LA ORDENACIÓN DE COMUNIDADES VEGETALES

Goodall (1954) acuñó el término ordenación para referirse a una representación geométrica, multidimensional, de unidades de vegetación. Se trata, pues, de ejecutar una conversión como la siguiente:

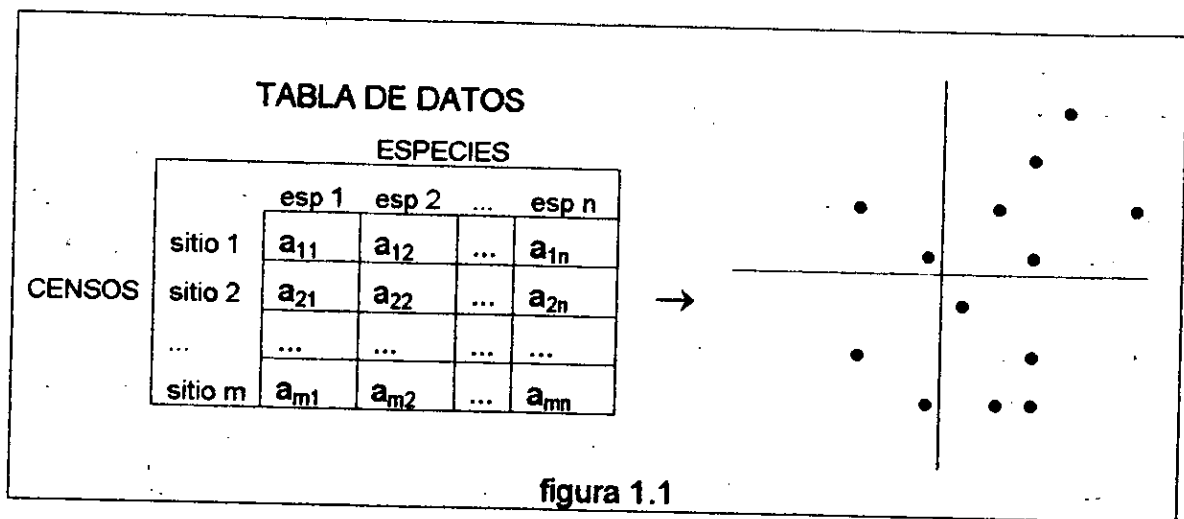


figura 1.1

Veamos con detalle la anatomía del esquema:

1) La flecha entre la tabla y la gráfica indica una transformación de la primera a la segunda. Existe una enorme gama de técnicas para llevar a cabo una conversión semejante y todas ellas son potencialmente métodos de ordenamiento, sin embargo la literatura ecológica ha privilegiado sólo un subconjunto de ellas, por razones que se analizarán a lo largo de todo este trabajo.

2) El tabulado destaca especies biológicas y censos, áreas que el investigador ha delimitado como muestras representativas de una zona de estudio. Utilizaremos a modo de sinónimos las voces censo, sitio, localidad, paraje y unidad de muestreo. Por supuesto, existen una gran cantidad de procedimientos para llevar a cabo tal demarcación y no vamos a entrar en detalles al respecto -pues eso sería materia de otro trabajo- a menos que alguna técnica ordenadora exija un determinado

método de muestreo.¹ Las celdillas de la tabla contienen los valores a_{ij} que denotan la abundancia (sea cobertura, densidad, diámetro a la altura del pecho, biomasa, etcétera) de la especie j en el sitio i ; el ejemplo pone de relieve un total de n taxa y m localidades. No es el único arreglo posible, también se pueden ordenar tablas de sitios versus variables ambientales o versus formas de vida.

3) La gráfica presenta dos dimensiones, pero eso es sólo para fines de ilustración. De hecho, en la literatura son frecuentes diagramas con tres, cuatro o más ejes (claro está, presentados dos o tres a la vez); en ocasiones el espacio de representación consta de sólo una línea de coordenadas. Los puntos pueden representar localidades, especies o incluso algunos simbolizar las primeras y otros las segundas; todo depende de los objetos que quiera destacar el investigador y el algoritmo de ordenación que aplica. Pero la información más interesante está contenida en los ejes, ya que manifiestan direcciones de cambio ecológico, o por lo menos se espera que así sea. Por ejemplo, uno de ellos puede indicar la trayectoria de suelos ácidos a suelos alcalinos, otro referirse a temperatura ambiente, etcétera; o bien cierta ordenada puede destacar cambios graduados de combinaciones de factores hábitat o poner de relieve un trayecto de reemplazo florístico de especies heliófilas a taxa tolerantes a la sombra. En resumen, el ordenamiento se ejecuta para descubrir los vectores ambientales sobresalientes que moldean, por así decir, el manto vegetal bajo estudio, o bien para investigar cómo se comportan las poblaciones de plantas a lo largo de dichos gradientes.

La representación geométrica recién descrita ofrece una promesa (lo cual no quiere decir que siempre la cumple): revelar patrones significativos y, además, mostrarlos en un espacio de pocas dimensiones. Esto tiene una ventaja enorme si la matriz de datos es muy grande. Así, la ordenación abarca un conjunto de procedimientos exploratorios, muchos de los cuales se pormenorizan en textos introductorios de estadística multivariada, de una manera "neutra" -por así decir- respecto a las posibles aplicaciones científicas, sin privilegiar una disciplina particular. No obstante, existe un vínculo marcado entre ordenación y ecología de comunidades vegetales. Basta revisar publicaciones como *Ecological*

¹ Para una sinopsis de métodos de muestreo en ecología vegetal véase el capítulo 2 de Greig-Smith (1983) y el capítulo 2 de Causton (1987). Para un resumen de métodos y problemas de muestreo en ecología en general, véase la segunda parte de Krebs (1989).

Monographs, Ecology, Journal of Ecology y Vegetatio entre los años 50 y 90 para darse cuenta de ello. De hecho, el término que acuñó Goodall se ha convertido en parte del léxico de los fitosociólogos, y es curioso notar que ciertas técnicas incluidas bajo el rótulo "ordenación" por tales investigadores no reciben semejante calificativo genérico cuando se describen en textos generales de estadística multivariada o en trabajos de otras ramas ajenas a la biología. Por supuesto, hay escritos acerca de comunidades animales que emplean la locución y utilizan procedimientos afines, pero es mucho más destacada en el estudio de plantas, lo cual parece indicar que estos métodos, así como las nociones de gradientes ambientales que dichos procedimientos prefiguran, llegaron a la ecología animal vía la ecología vegetal.

Más que un conjunto de técnicas, para quien esto escribe el ordenamiento es parte importante de un programa de investigación (ver nota 1 de la introducción) que surgió durante los años cincuenta. Caracterizar la ordenación como un programa parece un tanto arriesgado: ¿acaso la elaboración y refinamiento de instrumentos de mapeo puede recibir semejante connotación en el ámbito de una ciencia que se centra en las relaciones entre organismos y ambiente? Por otro lado, algunas herramientas muy socorridas ni siquiera surgieron en las ciencias biológicas, son importaciones de otras disciplinas, por ejemplo la psicología (tal es el caso de componentes principales y la escalación multidimensional no-métrica). El hecho que convierte toda esta parte "operativa" en pieza clave de un programa de investigación ecológica es su inserción en el marco de una teoría -más bien un ensamble o red de varias teorías- que figura en la literatura con los nombres de continuo vegetacional o coenoclina y que versa sobre el comportamiento de poblaciones de plantas respecto a gradientes ambientales. Teoría y técnica van de la mano: la primera tamiza los elementos de la segunda que se importan de otras disciplinas o se generan en la misma ecología vegetal. Es decir, se retoman o desarrollan métodos y se juzgan efectivos si cumplen los requisitos de la teoría. A la vez, ésta se critica, se pone a prueba, se calibra y, en consecuencia, se ramifica, lo cual impulsa a seguir confeccionando instrumentos ordenadores. Gracias a semejante dinámica, surgieron múltiples técnicas bajo el rótulo "ordenación" entre los cincuenta y noventa. Por eso, además, el lector no encontrará muchas de ellas reseñadas en libros introductorios a la estadística multivariada, sino en textos especializados de ecología. Tal es el caso del método Bray-Curtis, la ordenación por especies dominantes principales de Curtis y McIntosh, el método de promedios

ponderados de Whittaker, el análisis de correspondencia sin tendencia (*detrended correspondence analysis*) de Hill y Gauch, y el análisis canónico de correspondencia de ter. Braak, entre otros procedimientos.

CUADRO 1	
1951	ordenación por especies dominantes principales
1954	componentes principales análisis R.
1958	ordenación directa mediante promedios ponderados
1957	ordenación de Bray y Curtis
1966	1. ordenación de vectores posicionales 2. análisis de coordenadas principales 3. ordenación simple de Orloci 4. componentes principales análisis Q
1967	reiteración de índice de Goff y Cottam
1969	1. ordenación de Swan, Dix y Wehrhan 2. ejes principales de van der Maarel
1971	escalamiento multidimensional no métrico
1973	1. promediación recíproca 2. análisis de correspondencia
1974	1. ordenación gaussiana por el método de Gauch, Chase y Whittaker, 2. mapeo paramétrico (catenación)
1975	ordenación gaussiana por el método de Ihm y van Groenewoud.
1979	ordenación gaussiana por el método de Johnson y Goodall
1980	análisis de correspondencia sin tendencia
1986	análisis canónico de correspondencia
La columna izquierda se refiere al año en que se propuso la(s) técnica(s) correspondiente(s), salvo en los casos de componentes principales, escalamiento multidimensional no métrico y mapeo paramétrico, donde la fecha indica la primera aplicación del método en estudios de comunidades vegetales.	

En los cinco capítulos siguientes, se describirán 20 algoritmos, propuestos durante el periodo 1951-1986 (véase cuadro 1). Nuestra labor consistirá solamente en exponerlos a modo de receta, es decir, como la secuencia de pasos que se ejecuta entre el tabulado de datos y el diagrama final. Los vínculos con teorías de continuo vegetacional se pormenorizarán en secciones posteriores, donde se irá reconstruyendo la historia del programa antes dicho², hasta principios de los noventa, pues en ese lapso adicional hubo reformulaciones interesantes del continuo y reconsideraciones en cuanto a la eficacia de dichos

² Nos referimos a la historia que se puede rescatar de los artículos aparecidos en revistas especializadas como *Journal of Ecology*, *Vegetatio*, etcétera. Desde luego, sólo es una parte de lo sucedido; un estudio histórico más profundo tocaría cuestiones relativas a biografías científicas de los actores involucrados, consolidación de equipos de investigación, modos de trabajar de éstos, financiamientos, así como el contorno de políticas académicas nacionales en el cual se desarrolló este tema particular. Por el momento, no contamos ni con las herramientas ni con los conocimientos suficientes para emprender una labor de tal naturaleza.

métodos. El recetario de algoritmos nos parece un punto de partida obligatorio. Facilita contar la historia de la ordenación sin interrumpirla para exponer tal o cual técnica, y así adentramos en las polémicas suscitadas respecto al nexo entre teoría y tratamiento de datos.

Cabe decir que los 20 procedimientos antes mencionados no constituyen el total de fórmulas de representación geométrica surgidas en la ecología vegetal entre los cincuenta y principios de los noventa. Por otro lado, ciertas entradas del cuadro 1 no llegaron a tener gran consenso entre los fitosociólogos; fueron, por así decirlo, actos fallidos. Sin embargo, todas se propusieron y evaluaron en función de algún modelo de continuo vegetacional, por eso se han privilegiado aquí.

Los algoritmos del cuadro 1 se pueden agrupar en cinco conjuntos, a saber:

I. Familia: ordenaciones polares

ordenación de Bray y Curtis
ordenación simple de Orloci
ordenación de Swan, Dix y Wehrhan
ejes principales de van der Maarel

II. Familia: componentes principales

componentes principales: R y Q
ordenación por vectores posicionales
análisis de coordenadas principales

III. Familia: ordenaciones por maldad de ajuste

escalamiento multidimensional no métrico
mapeo paramétrico (catenación)

IV. Familia: análisis de correspondencia

ordenación por especies dominantes principales
ordenación directa mediante promedios ponderados
reiteración de índice de Goff y Cottam
promediación recíproca
análisis de correspondencia
análisis de correspondencia sin tendencia
análisis de correspondencia canónica

V. Familia: ordenaciones gaussianas

ordenación gaussiana por el método de Gauch, Chase y Whittaker
ordenación gaussiana por el método de Ihm y van Groenewoud.
ordenación gaussiana por el método de Johnson y Goodall

Denominar cada grupo como una familia de procedimientos tiene antecedentes en la literatura (Gauch y Scruggs, 1979; Palmer, 1992); el parentesco se debe a que en todos los integrantes de un conjunto destaca una misma operación o

principio fundamental. Por ejemplo, las ordenaciones polares se basan en fijar dos puntos de referencia y el segmento entre ellos da pie a una línea de coordenadas; los ordenamientos gaussianos ajustan los datos a curvas de campana sobrelapadas que corren a lo largo de un eje. En las otras categorías, los mecanismos sobresalientes son un poco más complicados y no conviene reseñarlos ahora. De cualquier manera, estas cuestiones se tratarán en los siguientes cinco capítulos, cada uno de ellos dedicado a una familia. Vale la pena agregar que la clasificación es un recurso expositivo y no pretende ser tajante, es decir, la pertenencia a un grupo no es absoluta; ya veremos que las familias también se comunican entre sí y, de hecho, el dispositivo característico y notorio de una está implícito en otra.

Como ya hemos dicho, presentaremos los algoritmos a modo de receta: cada paso se expresa como una operación matemática seguida de una nota explicativa. La operación figura en cursivas y la explicación en letra normal, siempre anunciada por el título NOTA. En ocasiones se presenta una secuencia de unos cuantos pasos, como una cadena de manipulaciones matemáticas, y luego se inserta la nota relativa a todas ellos. Esto se hace cuando la técnica es muy larga y las operaciones en cuestión se siguen con facilidad. Por otro lado, en todos los casos se hace una breve introducción del algoritmo antes de exponer su receta. Conviene advertir que los métodos pueden llegar a ser muy complicados y, en consecuencia, las simbologías usadas pueden parecer barrocas. De cualquier manera, todo se explicita en las notas; no obstante, como un apoyo adicional, hemos incluido un anexo -el Apéndice 2- donde se pormenoriza la notación más utilizada.

Muchos procedimientos de ordenación se basan en el álgebra de matrices y, además, en algunos casos nosotros vamos a incluir herramientas de la teoría de conjuntos que nos facilitan la exposición. Por eso incluimos a continuación un recordatorio muy general de tales temas, sin extendernos demasiado, pues no es la finalidad de este trabajo. Si acaso el lector desea profundizar en algunas cuestiones que vamos a tocar superficialmente, puede consultar cualquier libro introductorio al álgebra lineal y/o a la teoría de conjuntos. Con frecuencia, los textos de estadística multivariada incluyen apéndices dedicados a matrices y vectores; esos materiales también pueden servir de referencia.

1.2.Recordatorio de matrices

Una matriz es un conjunto de números dispuestos en hileras (o filas) y columnas, por ejemplo,

$$D = \begin{bmatrix} 1 & 2 & 5 \\ 7 & 8 & 9 \\ 3 & 8 & 5 \end{bmatrix}$$

es una matriz cuadrada de tres hileras por tres columnas que hemos llamado D (por convención, las matrices se simbolizan con letras en negritas). El elemento de la segunda fila, tercera columna es 9. De hecho, podríamos representar cualquier disposición de 3×3 como sigue:

$$\begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{bmatrix}$$

Donde la letra indica cualquier valor numérico y los subíndices la posición de ese valor en la matriz; el primero especifica la fila y el segundo la columna.

Sin embargo, las matrices pueden ser rectangulares, de m hileras y n columnas, tal que $m \neq n$; su representación genérica es:

$$\begin{bmatrix} a_{11} & \dots & a_{1n} \\ \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & \dots & a_{mn} \end{bmatrix}$$

También podemos tener lo siguiente:

$$d = \begin{bmatrix} a_{11} \\ a_{21} \\ \dots \\ a_{m1} \end{bmatrix} \text{ o bien } b = [b_{11} \ b_{12} \ \dots \ b_{1n}].$$

Es decir, arreglos de m filas por 1 columna o de 1 hilera por n columnas; cualquiera de las dos disposiciones es un vector. Respecto a la notación,

utilizaremos mayúsculas en negritas para denotar una matriz y minúsculas negritas para representar un vector. Consideremos ahora los dos ejemplos a continuación:

$$\mathbf{D} = \begin{bmatrix} 1 & 2 & 5 \\ 7 & 8 & 9 \\ 3 & 8 & 5 \end{bmatrix} \text{ y } \mathbf{D}^T = \begin{bmatrix} 1 & 7 & 3 \\ 2 & 8 & 8 \\ 5 & 9 & 5 \end{bmatrix}.$$

\mathbf{D}^T es la transpuesta de \mathbf{D} , es decir, las filas de \mathbf{D} son las columnas de \mathbf{D}^T y viceversa. Por convención, emplearemos el supraíndice T para designar la transpuesta de cualquier matriz o vector.

Ahora bien, estas entidades guardan relaciones entre ellas, análogas a las de los números escalares (reales): se pueden sumar, restar y multiplicar. Por ejemplo:

$$\begin{bmatrix} 1 & 2 & 5 \\ 7 & 8 & 9 \\ 3 & 8 & 5 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 1 & 2 & 1 \\ 1 & 3 & 1 \\ 1 & 1 & 2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 2 & 4 & 6 \\ 8 & 11 & 10 \\ 4 & 9 & 7 \end{bmatrix}.$$

En términos generales, lo anterior se representa así:

$$\begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} b_{11} & b_{12} & b_{13} \\ b_{21} & b_{22} & b_{23} \\ b_{31} & b_{32} & b_{33} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} a_{11} + b_{11} & a_{12} + b_{12} & a_{13} + b_{13} \\ a_{21} + b_{21} & a_{22} + b_{22} & a_{23} + b_{23} \\ a_{31} + b_{31} & a_{32} + b_{32} & a_{33} + b_{33} \end{bmatrix}$$

La resta adquiere la forma:

$$\begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{bmatrix} - \begin{bmatrix} b_{11} & b_{12} & b_{13} \\ b_{21} & b_{22} & b_{23} \\ b_{31} & b_{32} & b_{33} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} a_{11} - b_{11} & a_{12} - b_{12} & a_{13} - b_{13} \\ a_{21} - b_{21} & a_{22} - b_{22} & a_{23} - b_{23} \\ a_{31} - b_{31} & a_{32} - b_{32} & a_{33} - b_{33} \end{bmatrix}.$$

En cuanto a la multiplicación, las cosas son un poco más complejas:

$$\begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} b_{11} & b_{12} & b_{13} \\ b_{21} & b_{22} & b_{23} \\ b_{31} & b_{32} & b_{33} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sum_{j=1}^3 a_{1j}b_{j1} & \sum_{j=1}^3 a_{1j}b_{j2} & \sum_{j=1}^3 a_{1j}b_{j3} \\ \sum_{j=1}^3 a_{2j}b_{j1} & \sum_{j=1}^3 a_{2j}b_{j2} & \sum_{j=1}^3 a_{2j}b_{j3} \\ \sum_{j=1}^3 a_{3j}b_{j1} & \sum_{j=1}^3 a_{3j}b_{j2} & \sum_{j=1}^3 a_{3j}b_{j3} \end{bmatrix}$$

De este modo tenemos que:

$$\begin{bmatrix} 1 & 2 & 5 \\ 7 & 8 & 9 \\ 3 & 8 & 5 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 1 & 2 & 1 \\ 1 & 3 & 1 \\ 1 & 1 & 2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} (1+2+5) & (2+6+5) & (1+2+10) \\ (7+8+9) & (14+24+9) & (7+8+18) \\ (3+8+5) & (6+24+5) & (3+8+10) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 8 & 13 & 13 \\ 24 & 47 & 33 \\ 16 & 35 & 21 \end{bmatrix}$$

En resumen, el producto de dos matrices se consigue multiplicando los elementos de la hilera x de la primera con los correspondientes de la columna y de la segunda, luego se suman los resultados para dar el elemento de la celdilla x,y de la matriz producto. Podemos multiplicar $A \times B = AB$ si y sólo si las filas de A contienen el mismo número de elementos que las columnas de B ; de no ser así, es imposible realizar la operación. Por último, las matrices se pueden multiplicar por un número escalar:

$$2 \times \begin{bmatrix} 1 & 2 & 5 \\ 7 & 8 & 9 \\ 3 & 8 & 5 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 2 & 4 & 10 \\ 14 & 16 & 18 \\ 6 & 16 & 10 \end{bmatrix}$$

o bien, de manera indeterminada:

$$p \times \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} pa_{11} & pa_{12} & \dots & pa_{1n} \\ pa_{21} & pa_{22} & \dots & pa_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ pa_{m1} & pa_{m2} & \dots & pa_{mn} \end{bmatrix}$$

Tratándose de escalares se dice que el orden de los factores no altera el producto; esto no necesariamente es cierto si estamos hablando de matrices. Por ejemplo:

$$\begin{bmatrix} 1 & 2 & 5 \\ 7 & 8 & 9 \\ 3 & 8 & 5 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 1 & 2 & 1 \\ 1 & 3 & 1 \\ 1 & 1 & 2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 8 & 13 & 13 \\ 24 & 47 & 33 \\ 16 & 35 & 21 \end{bmatrix},$$

pero si alteramos el orden resulta que:

$$\begin{bmatrix} 1 & 2 & 1 \\ 1 & 3 & 1 \\ 1 & 1 & 2 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 1 & 2 & 5 \\ 7 & 8 & 9 \\ 3 & 8 & 5 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 18 & 26 & 28 \\ 25 & 34 & 37 \\ 14 & 26 & 24 \end{bmatrix}.$$

Sin embargo, existen casos donde sí se cumple la regla, veamos dos de ellos:

$$\begin{bmatrix} 1 & 2 & 5 \\ 7 & 8 & 9 \\ 3 & 8 & 5 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 & 2 & 5 \\ 7 & 8 & 9 \\ 3 & 8 & 5 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 1 & 2 & 5 \\ 7 & 8 & 9 \\ 3 & 8 & 5 \end{bmatrix};$$

$$\begin{bmatrix} 2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 3 & 2 \\ 0 & 0 & 1 & 2 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} .5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & .25 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & .5 & -.5 \\ 0 & 0 & -.25 & .75 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} .5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & .25 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & .5 & -.5 \\ 0 & 0 & -.25 & .75 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 3 & 2 \\ 0 & 0 & 1 & 2 \end{bmatrix}.$$

Si estipulamos que:

$$D = \begin{bmatrix} 1 & 2 & 5 \\ 7 & 8 & 9 \\ 3 & 8 & 5 \end{bmatrix} \text{ y } A = \begin{bmatrix} 2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 3 & 2 \\ 0 & 0 & 1 & 2 \end{bmatrix}, \text{ los dos ejemplos de arriba se reducen a:}$$

$$D \times I_{(3 \times 3)} = D = I_{(3 \times 3)} \times D;$$

$$A \times A^{-1} = I_{(4 \times 4)} = A^{-1} \times A.$$

$I_{(n \times n)}$ es la matriz de identidad de n hileras por n columnas, con frecuencia se indica solamente como I ; es cuadrada, diagonal (sólo tiene valores distintos a cero -e iguales a 1- en una de sus diagonales), simétrica (la magnitud de la

celdilla x,y es igual a la de la celdilla y,x) y equivale a 1 en la multiplicación de escalares. Podríamos tener:

$$\begin{bmatrix} 1 & 2 & 5 \\ 7 & 8 & 9 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 & 2 & 5 \\ 7 & 8 & 9 \end{bmatrix},$$

pero no podríamos invertir el orden de los factores, pues entonces no serían conformables, es decir, el número de elementos en las filas de la primera matriz no sería igual al número de elementos en las columnas de la segunda. Sin embargo, nada nos impide ejecutar:

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 1 & 2 & 5 \\ 7 & 8 & 9 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 & 2 & 5 \\ 7 & 8 & 9 \end{bmatrix},$$

o incluso

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 1 & 2 & 5 \\ 7 & 8 & 9 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 & 2 & 5 \\ 7 & 8 & 9 \end{bmatrix}.$$

Por su parte, A^{-1} es la inversa de A , el producto de ambas nos da la matriz de identidad. La idea es análoga a multiplicar un número real por su recíproco. Incluso, hay ocasiones donde la inversa es igual a la transpuesta; esto sucede cuando las columnas de la matriz en cuestión son ortonormales. Para darle sentido a este último concepto, es menester tocar los temas de longitud y ortogonalidad entre vectores, pues una matriz es ortonormal si cada una de sus columnas acusa una longitud de 1 y dichas columnas son ortogonales entre sí.

Digamos que tenemos dos vectores cualesquiera:

$$\mathbf{x} = \begin{bmatrix} x_1 \\ x_2 \\ \dots \\ x_m \end{bmatrix} \quad \text{y} \quad \mathbf{z} = \begin{bmatrix} z_1 \\ z_2 \\ \dots \\ z_m \end{bmatrix},$$

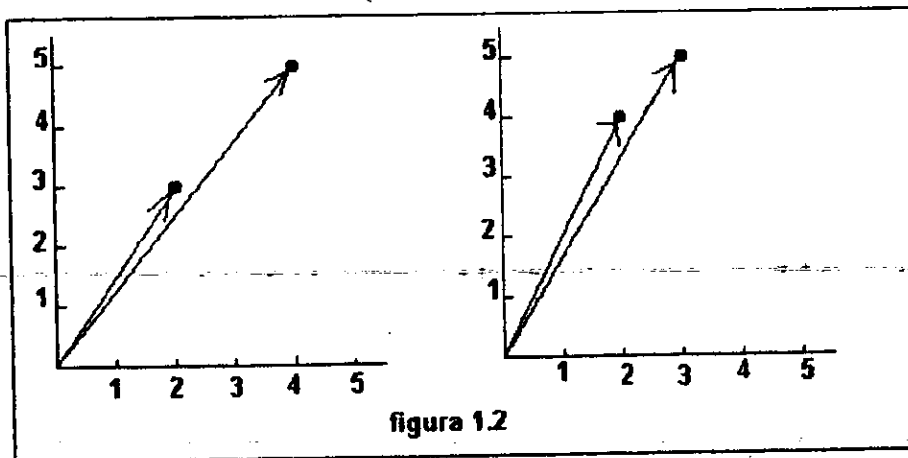
resulta entonces que:

$$\text{longitud de } x = L_x = \sqrt{\sum_{i=1}^m x_i^2},$$

$$\text{longitud de } z = L_z = \sqrt{\sum_{i=1}^m z_i^2},$$

$$\text{coseno del ángulo } \theta \text{ entre } x \text{ y } z = \frac{\sum_{i=1}^m x_i z_i}{\sqrt{\sum_{i=1}^m x_i^2} \sqrt{\sum_{i=1}^m z_i^2}} = \frac{x^T z}{L_x L_z}.$$

Si acaso el coseno de θ es igual a cero (por tanto, $\theta = 90^\circ$), los vectores x y z son ortogonales.



Las propiedades recién expuestas ponen de relieve que x y z son entidades geométricas; las podemos concebir como puntos en un sistema de m ejes o, mejor aún, como segmentos dirigidos que unen el origen de dicho sistema con esos puntos. Tal representación espacial se puede extender a matrices; por ejemplo:

$$A = \begin{bmatrix} 2 & 4 \\ 3 & 5 \end{bmatrix}$$

presenta dos imágenes, que reproducimos en la figura 1.2. Los puntos de la gráfica a la izquierda son (2, 3) y (4, 5); éste es el "espacio hilera" de A , pues los ejes están definidos por las filas de la matriz. En el dibujo de la derecha están plasmados (2, 4) y (3, 5); corresponde al "espacio columna" de A , ya que la abscisa se refiere a los valores de la primera columna, y la ordenada a los de la segunda. Nótese que el espacio hilera de A es igual al espacio columna de la transpuesta de A .

Una particularidad interesante de las matrices cuadradas -donde el número de filas es igual al número de columnas- es que se pueden factorizar.³ Consideremos las siguientes operaciones:

$$i) \begin{bmatrix} 13 & -4 & 2 \\ -4 & 13 & -2 \\ 2 & -2 & 10 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 2/3 \\ -2/3 \\ 1/3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 12 \\ -12 \\ 6 \end{bmatrix} = 18 \begin{bmatrix} 2/3 \\ -2/3 \\ 1/3 \end{bmatrix};$$

$$ii) \begin{bmatrix} 13 & -4 & 2 \\ -4 & 13 & -2 \\ 2 & -2 & 10 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 1/\sqrt{2} \\ 1/\sqrt{2} \\ 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 9/\sqrt{2} \\ 9/\sqrt{2} \\ 0 \end{bmatrix} = 9 \begin{bmatrix} 1/\sqrt{2} \\ 1/\sqrt{2} \\ 0 \end{bmatrix};$$

$$iii) \begin{bmatrix} 13 & -4 & 2 \\ -4 & 13 & -2 \\ 2 & -2 & 10 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 1/\sqrt{18} \\ -1/\sqrt{18} \\ -4/\sqrt{18} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 9/\sqrt{18} \\ -9/\sqrt{18} \\ -36/\sqrt{18} \end{bmatrix} = 9 \begin{bmatrix} 1/\sqrt{18} \\ -1/\sqrt{18} \\ -4/\sqrt{18} \end{bmatrix}.$$

En los tres casos, tenemos la misma matriz cuadrada, postmultiplicada por un vector, y el producto es ese vector multiplicado por un escalar. De hecho, si A es una matriz cuadrada, cualquier número λ que satisfaga la ecuación:

$$Ax = \lambda x$$

se denomina **eigenvalor** o **raíz característica** de A . Por su parte, x es un **eigenvector** o **vector característico** de A , y por lo menos uno de sus elementos es

³ De hecho, existen factorizaciones para todo tipo de matriz, sea cuadrada o rectangular. Aquí sólo nos vamos a ocupar del primer caso, llamado **descomposición espectral**. La factorización de una matriz rectangular -donde el número de hileras es distinto al número de columnas- se titula **descomposición de valor singular**. El lector puede consultar cualquier libro introductorio al álgebra lineal si desea más información al respecto.

distinto a cero. Claro que si estipulamos otro escalar β y generamos el producto $y = \beta x$, entonces y satisface: $Ay = \lambda y$. En consecuencia podríamos tener una infinidad de eigenvectores, todos múltiplos de uno "basal" por llamarlo así. Conviene entonces establecer una convención: reducir estos tuplos a su "mínima expresión" de tal modo que su longitud sea igual a 1. Si miramos de nuevo las operaciones i, ii, y iii de arriba veremos que todos los vectores que postmultiplican la matriz cuadrada acusan una longitud de 1. Retomemos los incisos para generar otra ecuación:

$$\begin{bmatrix} 13 & -4 & 2 \\ -4 & 13 & -2 \\ 2 & -2 & 10 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 2/3 & 1/\sqrt{2} & 1/\sqrt{18} \\ -2/3 & 1/\sqrt{2} & -1/\sqrt{18} \\ 1/3 & 0 & -4/\sqrt{18} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 18 & 0 & 0 \\ 0 & 9 & 0 \\ 0 & 0 & 9 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 2/3 & -2/3 & 1/3 \\ 1/\sqrt{2} & 1/\sqrt{2} & 0 \\ 1/\sqrt{18} & -1/\sqrt{18} & -4/\sqrt{18} \end{bmatrix}$$

Hemos factorizado la matriz a la izquierda de la igualdad en sus eigenvalores y eigenvectores. Esto se puede hacer con cualquier matriz cuadrada, y en términos generales se plantea así:

$$A = U\Lambda U^T;$$

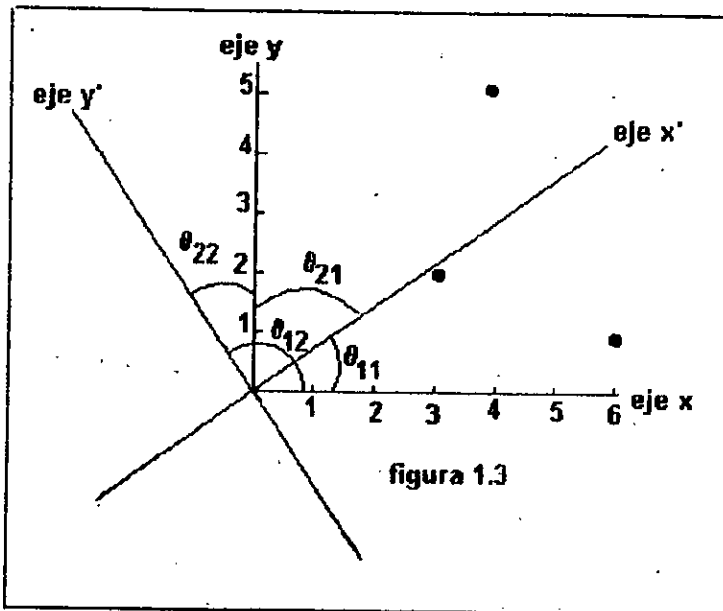
tal dispositivo se denomina "descomposición espectral de A". Las columnas de U son los eigenvectores de A , y en la diagonal principal de Λ figuran las raíces características de A . Una de las particularidades de U es que si la postmultiplicamos por su transpuesta, el resultado es la matriz de identidad. Es decir, $U \times U^T = I$; por tanto, U es ortonormal. En nuestro ejemplo, lo anterior toma la forma:

$$\begin{bmatrix} 2/3 & 1/\sqrt{2} & 1/\sqrt{18} \\ -2/3 & 1/\sqrt{2} & -1/\sqrt{18} \\ 1/3 & 0 & -4/\sqrt{18} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 2/3 & -2/3 & 1/3 \\ 1/\sqrt{2} & 1/\sqrt{2} & 0 \\ 1/\sqrt{18} & -1/\sqrt{18} & -4/\sqrt{18} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}.$$

La utilidad de la factorización se verá en mayor detalle cuando describamos el método de componentes principales (ver capítulo 3); sin embargo, conviene adelantar algunas cuestiones. Supóngase que:

$$D = \begin{bmatrix} 6 & 1 \\ 3 & 2 \\ 4 & 5 \end{bmatrix},$$

tal que D expresa una tabla de localidades (filas) versus especies (columnas). En la figura 1.3 reproducimos el espacio columna de D en el sistema de coordenadas sustentado por los ejes x y y .⁴ En el esquema también aparecen las líneas x' y y' , las cuales resultan de girar las primeras dos alrededor del origen. ¿De dónde y por qué obtuvimos x' y y' ? La respuesta pone de relieve cuestiones acerca de la factorización de matrices cuadradas y por eso nos vamos a detener un poco en ella.



Antes que nada, conviene señalar que las coordenadas $(1, 0)$ y $(0, 1)$ en el sistema x', y' corresponden a $(\cos\theta_{11}, \text{sen}\theta_{11})$ y $(-\text{sen}\theta_{11}, \cos\theta_{11})$ en el marco de referencia x, y . En consecuencia la rotación se puede resumir en la fórmula:

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \cos\theta_{11} & \text{sen}\theta_{11} \\ -\text{sen}\theta_{11} & \cos\theta_{11} \end{bmatrix} X,$$

⁴ Puesto que el eje x contiene las abundancias de la especie 1 en los sitios 1, 2 y 3, y el eje y alberga las abundancias de la especie 2 en las localidades 1, 2 y 3, el espacio columna de D también lo podemos denominar el "espacio especie" de D .

de modo que:

$$X = \begin{bmatrix} \cos \theta_{11} & -\sin \theta_{11} \\ \sin \theta_{11} & \cos \theta_{11} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \cos \theta_{11} & \cos \theta_{12} \\ \cos \theta_{21} & \cos \theta_{22} \end{bmatrix}$$

Si premultiplicamos D por su transpuesta obtenemos un arreglo simétrico y cuadrado:

$$\begin{bmatrix} 6 & 3 & 4 \\ 1 & 2 & 5 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 6 & 1 \\ 3 & 2 \\ 4 & 5 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 61 & 32 \\ 32 & 30 \end{bmatrix}$$

Ahora, sometemos $D^T D$ a una descomposición espectral:

$$\begin{bmatrix} 61 & 32 \\ 32 & 30 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0.847 & -0.531 \\ 0.531 & 0.847 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 81.056 & 0 \\ 0 & 9.944 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 0.847 & 0.531 \\ -0.531 & 0.847 \end{bmatrix}$$

o bien: $D^T D = U \Lambda U^T$.

La igualdad no es del todo correcta, pues hemos aproximado a tres dígitos significativos, pero el error no es grave. Es más importante saber qué nos dicen los factores de $D^T D$ en este ejemplo. Las columnas de U constituyen los eigenvectores de $D^T D$ y la diagonal de Λ contiene los eigenvalores correspondientes. Más trascendente aún es lo siguiente: el producto DU da las coordenadas de los tres puntos, pero en relación al sistema x', y' :

$$\begin{bmatrix} 6 & 1 \\ 3 & 2 \\ 4 & 5 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 0.847 & -0.531 \\ 0.531 & 0.847 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 5.613 & -2.339 \\ 3.603 & 0.101 \\ 6.043 & 2.111 \end{bmatrix};$$

así, las celdillas de U delatan los cosenos de los ángulos que es menester girar los ejes x, y para generar x', y' :

0.847 = al coseno de θ_{11} (ángulo entre x y x');

-0.531 = al coseno de θ_{12} (ángulo entre x y y');

0.531 = al coseno de θ_{21} (ángulo entre y y x');

0.847 = al coseno de θ_{22} (ángulo entre y y y').

Las nuevas posiciones, (5.613, -2.339), (3.603, 0.101) y (6.043, 2.111), se vinculan con los eigenvalores de D^TD , pues:

$$(5.613)^2 + (3.603)^2 + (6.043)^2 \approx 81.056$$

$$(-2.339)^2 + (0.101)^2 + (2.111)^2 \approx 9.944.$$

Otra vez hay un pequeño error, debido a que hemos aproximado a tres dígitos.

En resumen, el ejercicio ha consistido en transformar el espacio columna mediante una rotación de ejes. Ahora bien, cualquier giro semejante preserva la estructura de la nube de puntos original; sin embargo, el que hemos efectuado se distingue pues maximiza la suma de distancias cuadradas entre el origen y las proyecciones de los puntos en cada nuevo eje. Es decir, si ejecutamos cualquier otra rotación distinta, pero sin cambiar las escalas y manteniendo fijo el origen, y de ella obtenemos los ejes x'' y y'' , entonces la suma de posiciones cuadradas sobre la línea x' es siempre mayor a la suma sobre x'' , a menos que $x' = x''$. Diversas técnicas de ordenación se basan en este principio y, además, incluyen dispositivos para proyectar la configuración en un espacio de menor dimensionalidad, sin gran pérdida de información. Nuestro ejemplo fue muy sencillo, la rotación que llevamos a cabo no reduce la dimensionalidad del esquema: seguimos representando los puntos en un plano. Sin embargo, si nuestra matriz de datos, en lugar de ser 2 columnas por 3 hileras, fuese de 100 x 90 o algo así, nos convendría desarrollar un mecanismo de modo que pudiéramos ver una constelación en dos o tres o, en fin, *pocas* dimensiones que preservara las tendencias más destacadas de los datos. Esa es una de las cuestiones que aborda lo que los fitosociólogos denominan ordenación; el otro aspecto que toca es la *interpretación* de dichas tendencias sobresalientes, a la luz de teorías biológicas acerca de la relación entre organismos y medio.

Falta contestar una pregunta: ¿cómo se obtienen los eigenvectores y valores? Para ello necesitamos introducir un concepto adicional: el de "determinante". Se trata de una función cuyo dominio es el conjunto de matrices cuadradas y su contradominio es la colección de números naturales. A modo de ilustración, si:

$$A = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{bmatrix},$$

entonces el determinante de A -por convención, se representa $|A|$ - está dado por:

$$|A| = \begin{vmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{vmatrix} = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}.$$

En términos generales, la fórmula para cualquier matriz cuadrada P , de m filas y columnas, es:

$$|P| = \sum (-1)^{f(i_1, \dots, i_m)} a_{1i_1} a_{2i_2} \dots a_{mi_m}.$$

Veamos la anatomía de tan extraña ecuación:

1) i_1, \dots, i_m es una permutación de $1, 2, \dots, m$; la sumatoria se ejecuta sobre todas las permutaciones posibles de $1, 2, \dots, m$. En el caso de A , m es igual a 2, por tanto, tenemos 1, 2 cuya única permutación es 2,1.

2) La función $f(i_1, \dots, i_m)$ corresponde al número mínimo de transposiciones que es menester realizar para reordenar i_1, \dots, i_m a $1, 2, \dots, m$. Por transposición se entiende el intercambio de dos números. Así, $f(1, 2) = 0$ y $f(2, 1) = 1$.

Con esto, ya podemos volver a plantear el determinante de A :

$$|A| = \sum (-1)^{f(i_1, i_2)} a_{1i_1} a_{2i_2} = (-1)^0 (a_{11}a_{22}) + (-1)^1 (a_{12}a_{21}) = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}.$$

Si acaso tenemos una matriz cuadrada P cuyo determinante es 0, entonces no está definida la inversa de P . Dicho de otro modo, $PP^{-1} = I$ sí y sólo sí $|P| \neq 0$. Arriba, cuando introducimos los vectores y raíces características, dijimos que éstos satisfacen: $Px = \lambda x$, y x tiene algún elemento distinto de cero. Podemos reordenar la expresión de este modo: $(P - \lambda I)x = 0$. Para que se cumplan los requisitos señalados, el determinante $|P - \lambda I|$ debe ser igual a cero, de lo contrario sucedería que:

$$(P - \lambda I)^{-1}(P - \lambda I)x = (P - \lambda I)^{-1}0$$

y esto se reduce a $x = 0$, lo cual va en contra de lo que habíamos establecido acerca del vector: por lo menos uno de sus componentes es distinto a cero.

Digamos que:

$$P = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1m} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2m} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mm} \end{bmatrix},$$

entonces:

$$P - \lambda I = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1m} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2m} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mm} \end{bmatrix} - \begin{bmatrix} \lambda & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \lambda & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \lambda \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} a_{11} - \lambda & a_{12} & \dots & a_{1m} \\ a_{21} & a_{22} - \lambda & \dots & a_{2m} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mm} - \lambda \end{bmatrix},$$

y el determinante $|P - \lambda I|$ adopta la siguiente forma:

$$|P - \lambda I| = (-\lambda)^m + c_{m-1}(-\lambda)^{m-1} + \dots + c_1(-\lambda) + c_0 = 0.$$

Esta es la ecuación característica de P , los c_{m-1}, \dots, c_1, c_0 , son coeficientes que resultan al calcular el determinante; si resolvemos el polinomio, obtenemos los eigenvalores, $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_m$, de P . Tomamos cada λ_i ($1 \leq i \leq m$), lo insertamos en la fórmula $Px = \lambda_i x$ y resolvemos las ecuaciones:

$$a_{11}x_1 + a_{12}x_2 + \dots + a_{1m}x_m = \lambda_i x_1$$

$$a_{21}x_1 + a_{22}x_2 + \dots + a_{2m}x_m = \lambda_i x_2$$

...

$$a_{m1}x_1 + a_{m2}x_2 + \dots + a_{mm}x_m = \lambda_i x_m$$

y así despejamos el vector x correspondiente a la raíz λ_i ; luego lo normalizamos, es decir, lo ajustamos para que su longitud sea igual a 1.

Realizar toda la serie de operaciones a mano es un trabajo gigantesco y tedioso. Si nuestra matriz P es grande la solución del polinomio característico

sólo se puede obtener mediante procedimientos aproximativos. Por fortuna, hoy existen múltiples programas de cómputo para resolver problemas de este tipo, pero conviene tener en cuenta que cuando los fitosociólogos comenzaron a explorar métodos de ordenación - en los cincuentas y sesentas- no todos gozaban de acceso a una computadora. En esas circunstancias, un ordenamiento de datos podía tardar meses; incluso, varios investigadores se abocaron a desarrollar técnicas ahorradoras de cálculos matemáticos, donde la factorización de matrices no jugaba un papel central. De hecho, la familia de ordenaciones polares, mencionada arriba, es en buena medida un producto de tales esfuerzos.

1.2. Recordatorio de conjuntos.

Como ya dijimos, en los siguientes cinco capítulos emplearemos algunos símbolos de la teoría de conjuntos para facilitar la exposición de técnicas ordenadoras. Aquí los vamos a enlistar, seguidos de una corta explicación.

1. Un conjunto es una colección arbitraria de elementos, sin restricciones en cuanto a la naturaleza o número de éstos. Podemos tener conjuntos de objetos, escalares, vectores, etcétera.

2. Todos los conjuntos se representarán con letras mayúsculas. Por ejemplo, $A \equiv \{1, 2, 3\}$ significa que A es la colección de los números enteros 1, 2, y 3. También podemos estipular que $A \equiv \{x \mid x \text{ es un número entero y } 1 \leq x \leq 3\}$, es decir A es el conjunto de enteros mayores o iguales a 1 y menores o iguales a 3. Ambas modalidades se refieren a lo mismo. Vale aclarar que el orden no importa; por ejemplo, $\{1, 2, 3\}$ es igual a $\{2, 3, 1\}$. En esto, un conjunto se diferencia de un vector o una matriz, pues $[1, 2, 3]^T$ es distinto a $[2, 1, 3]^T$. Por lo dicho en el rubro anterior, podemos tener cosas como la siguiente:

$$B = \{1, 2, [1, 2, 3]^T, \{7, 8\}\},$$

es decir, B es el conjunto de los escalares 1 y 2, el vector $[1, 2, 3]^T$ y el conjunto $\{7, 8\}$.

3. $A \subseteq B$ significa que A es un subconjunto de B; esto es, que todos los elementos de A también pertenecen a B. Por ejemplo:

$$\{1, 2\} \subseteq \{1, 2, 3\}$$

4. $x \in A$ denota que x pertenece al conjunto A . Por tanto, $2 \in \{1, 2, 3\}$. El símbolo \in también lo emplearemos para denotar pertenencia a un vector, por ejemplo:

$$2 \in \begin{bmatrix} 1 \\ 2 \\ 3 \end{bmatrix}.$$

5. $x \notin A$ nos dice que x no pertenece a A . Por ejemplo: $4 \notin \{1, 2, 3\}$.

6. \emptyset es el conjunto vacío.

7. $\rho(A)$ es el conjunto potencia de A o el conjunto de todos sus subconjuntos. En consecuencia:

$$\rho(\{1, 2, 3\}) = \{\emptyset, \{1\}, \{2\}, \{3\}, \{1, 2\}, \{1, 3\}, \{2, 3\}, \{1, 2, 3\}\}.$$

Nótese que no anotamos $\{2, 1\}$, pues el orden de los elementos no supone diferentes conjuntos: $\{1, 2\} = \{2, 1\}$.

8. $\#A$ o bien $\|A\|$ es la cardinalidad o número de elementos que contiene A . De este modo, si $A = \{1, 2, 4\}$ entonces diremos que $\#A = 3$ o $\|A\| = 3$.

9. $A \cap B$ es la intersección entre los conjuntos A y B . Se trata de la colección de elementos que hay tanto en A como en B : $A \cap B = \{x \mid x \in A \text{ y } x \in B\}$. Por ende:

$$\text{i) } \{1, 2, 3, 7\} \cap \{3, 5, 7\} = \{3, 7\}$$

$$\text{ii) } \{1, 2, 3\} \cap \{7, 8, 9\} = \emptyset$$

10. $A \cup B$ es la unión de conjuntos A y B : $A \cup B = \{x \mid x \in A \text{ o bien } x \in B\}$. Por ejemplo:

$$\{1, 2, 3\} \cup \{3, 7, 8, 9\} = \{1, 2, 3, 7, 8, 9\}$$

11. Si $A = \{1, 2, 3, 7\}$ entonces $\{1, 2\}$ y $\{3, 7\}$ son *particiones* de A pues:

$$\text{i) } \{1, 2\} \neq \emptyset;$$

$$\text{ii) } \{3, 7\} \neq \emptyset;$$

$$\text{iii) } \{1, 2\} \cap \{3, 7\} = \emptyset;$$

$$\text{iv) } \{1, 2\} \cup \{3, 7\} = A$$

En fin, una partición de A es una colección de subconjuntos no vacíos de A tales que no tienen elementos en común y su unión es A . El concepto de partición también se aplica a matrices. Por ejemplo:

$$D = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} & a_{14} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} & a_{24} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} & a_{34} \end{bmatrix}$$

se puede particionar de diversas maneras, entre ellas:

$$\text{i) } D = [D_1 \quad D_2], \text{ tal que: } D_1 = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \\ a_{31} & a_{32} \end{bmatrix} \text{ y } D_2 = \begin{bmatrix} a_{13} & a_{14} \\ a_{23} & a_{24} \\ a_{33} & a_{34} \end{bmatrix};$$

$$\text{ii) } D = \begin{bmatrix} D_1 \\ D_2 \\ D_3 \end{bmatrix}, \text{ donde: } D_1 = [a_{11} \quad a_{12} \quad a_{13} \quad a_{14}] \\ D_2 = [a_{21} \quad a_{22} \quad a_{23} \quad a_{24}]; \\ D_3 = [a_{31} \quad a_{32} \quad a_{33} \quad a_{34}]$$

$$\text{iii) } D = \begin{bmatrix} D_1 \\ D_2 \end{bmatrix}, \text{ tal que: } D_1 = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} & a_{14} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} & a_{24} \end{bmatrix} \\ D_2 = [a_{31} \quad a_{32} \quad a_{33} \quad a_{34}]$$

En términos generales, una partición de D es una matriz de submatrices, donde las m filas y n columnas de D se parten en r y c grupos respectivamente, pero conservando el orden de esas filas y columnas. De este modo,

$$D = \begin{bmatrix} D_{11} & D_{12} & \dots & D_{1c} \\ D_{21} & D_{22} & \dots & D_{2c} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ D_{r1} & D_{r2} & \dots & D_{rc} \end{bmatrix}$$

y cada D_{ij} es una matriz $m_i \times n_j$; es decir, se compone de aquellas hileras y columnas reunidas en los i -ésimo y j -ésimo grupos respectivos. Por otro lado:

$$\sum_{i=1}^r m_i = m \text{ y } \sum_{j=1}^c n_j = n.$$

12. $A - B$ es la resta de dos conjuntos: $A - B = \{x \mid x \in A \text{ y } x \notin B\}$. Supóngase que:

$$A = \{1, 2, 3, 7\} \text{ y } B = \{1, 3\}.$$

Entonces: $A - B = \{1, 2, 3, 7\} - \{1, 3\} = \{2, 7\}$.

13. El producto cartesiano de los conjuntos A y B es el conjunto de todos los pares ordenados de los elementos de A y los de B . Aquí, el orden en que están dispuesto los elementos de las parejas es importante y depende de cómo se plantea el producto; de hecho hay dos posibilidades: $A \times B$ o bien $B \times A$. Por ejemplo, si $A = \{1, 2, 3\}$ y $B = \{7, 8\}$, el producto cartesiano $A \times B$ es:

$$A \times B = \{(1, 7), (1, 8), (2, 7), (2, 8), (3, 7), (3, 8)\};$$

en cambio,

$$B \times A = \{(7, 1), (7, 2), (7, 3), (8, 1), (8, 2), (8, 3)\}.$$

Cabe señalar que: $(A \times B) \cap (B \times A) = \emptyset$. Es decir, la intersección entre estos dos productos cartesianos es vacía, pues $\langle 1, 7 \rangle \neq \langle 7, 1 \rangle$, o bien en términos generales sucede que: $\langle x, y \rangle \neq \langle y, x \rangle$, a menos que $x = y$. De hecho, en este ejemplo los pares ordenados son vectores de dos elementos, salvo que al utilizar la notación $\langle x, y \rangle$ no especificamos si es de tipo columna o de tipo hilera. El producto cartesiano de n colecciones produce el conjunto de n -adas ordenadas. Por ejemplo, si A, B y C , son conjuntos no vacíos, entonces $A \times B \times C$ es la colección

de tríadas ordenadas, de tal modo que si analizamos cualquiera de éstas, el primer elemento proviene de A, el segundo de B y el tercero de C.

14. Cuando anotemos:

$$\delta: A \rightarrow B$$

estaremos indicando una función δ con dominio A y codominio B. Si escribimos:

$$\delta(a) = b$$

entonces b es la imagen de a bajo δ ; queda claro que a pertenece a A y b es integrante de B. En otras palabras, δ es una regla que hace corresponder a cada elemento de A uno y sólo un elemento de B. Por ejemplo, si:

$$\delta: \{1, 2, 3\} \rightarrow \{7, 8\},$$

podemos tener cosas como $\delta(1) = 7$, $\delta(2) = 8$ y $\delta(3) = 7$, pero no se vale lo siguiente:

$$\delta(1) = 7 \text{ y } \delta(1) = 8.$$

15. Con frecuencia representaremos un conjunto X como $\{x_1, x_2, \dots, x_m\}$, tal que la cardinalidad (el número de elementos) de X es m : si $x_i \in X$ entonces $1 \leq i \leq m$.

Por ejemplo, si $X = \{3, 2, 5, 4, 9\}$ podemos establecer que:

$$X = \{x_1, x_2, x_3, x_4, x_5\} \text{ y } x_1 = 3, x_2 = 2, \text{ etcétera.}$$

A veces nos convendrá introducir permutaciones y estipular cosas como:

i_1, i_2, i_3, i_4, i_5 es una permutación de 1, 2, 3, 4, 5 tal que:

$$i) X = \{x_{i_1}, x_{i_2}, x_{i_3}, x_{i_4}, x_{i_5}\}, \text{ donde:}$$

$$x_{i_1} < x_{i_2} < x_{i_3} < \dots < x_{i_5}.$$

Si esta regla se la aplicamos a $\{x_1, x_2, x_3, x_4, x_5\} = \{3, 2, 5, 4, 9\}$ entonces:

$$i_1 = 2, i_2 = 1, i_3 = 4, i_4 = 3 \text{ e } i_5 = 5;$$

es decir $\{2, 1, 4, 3, 5\}$ es una permutación de $\{1, 2, 3, 4, 5\}$ que nos permite el siguiente rearreglo de elementos:

$$X = \{x_{i_1}, x_{i_2}, x_{i_3}, x_{i_4}, x_{i_5}\} = \{x_2, x_1, x_4, x_3, x_5\} = \{2, 3, 4, 5, 9\}.$$

Con frecuencia, emplearemos permutaciones para reordenar una matriz. Por ejemplo, si estipulamos:

$$\text{sea } D = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{bmatrix} \text{ y sea } D^* = \begin{bmatrix} a_{i_1 j_1} & a_{i_1 j_2} & \dots & a_{i_1 j_n} \\ a_{i_2 j_1} & a_{i_2 j_2} & \dots & a_{i_2 j_n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{i_m j_1} & a_{i_m j_2} & \dots & a_{i_m j_n} \end{bmatrix}, \text{ tal que:}$$

i_1, i_2, \dots, i_m es una permutación de $1, 2, \dots, m$ y j_1, j_2, \dots, j_n es una permutación de $1, 2, \dots, n$, indicamos que D^* se construye reordenando las filas y columnas de D .

1.3. Aclaraciones finales

El breve repaso de matrices y conjuntos que acabamos de hacer da los suficientes elementos para seguir los métodos de ordenación que se desarrollan en los capítulos 2 a 6. Ahora bien, como éstos procedimientos inician con una matriz de datos, conviene establecer una convención respecto a ella. Siempre la designaremos como D , y cuando estipulemos que:

$$D = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{bmatrix},$$

las columnas aluden a especies y las hileras a sitios. En consecuencia, a_{ij} se refiere a la abundancia del taxón j en la localidad i .

Ahora bien, los métodos en sí pueden trabajar con diversos tipos de datos, por ejemplo: sitios versus variables abióticas, sitios versus formas de vida, etcétera. Nuestra insistencia en la matriz D se debe a que buena parte de los investigadores que dieron impulso al programa ordenación, plantearon que es menester utilizar la vegetación como una suerte de indicador ambiental global, que la mejor forma de revelar direcciones de cambio ecológico importantes es a partir de la flora (al respecto, ver Beals, 1984). Una vez efectuado el ordenamiento entonces se correlacionan los ejes resultantes con variables

edáficas, climáticas, bióticas (pero distintas a las abundancias) para determinar qué es lo que expresan dichos ejes, en términos no florísticos.⁵ De hecho, el investigador confecciona dos matrices de datos: una de sitios versus especies y otra de localidades versus toda otra gama de indicadores. Pero de los veinte algoritmos que vamos a presentar, sólo dos -la ordenación directa por promedios ponderados y el análisis canónico de correspondencia- incorporan ambas colecciones de datos dentro de su secuencia de pasos.

⁵ Whittaker (1967) denominó esta forma de proceder como análisis indirecto de gradientes.

CAPÍTULO 2

FAMILIA DE ORDENACIONES POLARES

Incluimos en esta familia cuatro técnicas ordenadoras, a saber: 1) el método de Bray y Curtis, 2) la ordenación simple de Orloci, 3) el procedimiento de Swan, Dix y Wehraham, y 4) el método de ejes principales de van der Maarel. El dispositivo sobresaliente en los cuatro consiste en determinar los sitios más disímbolos en cuanto a composición florística, plasmarlos en un espacio como dos puntos cuya distancia entre sí equivale a la disimilitud, y luego ubicar las unidades de muestreo restantes sobre la línea que conecta estos dos polos. De ahí viene el nombre de la familia. Los primeros tres algoritmos a tratar aquí se fincan en la siguiente ecuación:

$$f_{ik} = \frac{\text{dis}(w,v)^2 + \text{dis}(w,i)^2 - \text{dis}(v,i)^2}{2\text{dis}(w,v)}$$

donde:

- f_{ik} denota la coordenada del sitio i en el k -ésimo eje del diagrama;
- w y v se refieren a las localidades que se ubican en los extremos opuestos de dicho eje;
- $\text{dis}(w,v)^2$, $\text{dis}(w,i)^2$ y $\text{dis}(v,i)^2$ indican las disimilitudes cuadradas entre los sitios al interior del paréntesis.

El método de van der Maarel se basa en una modificación de la fórmula anterior. Sin más preámbulo, veamos en qué consiste cada técnica polar.

2.1. BC: método Bray-Curtis (1957).

El algoritmo BC surgió en el laboratorio de ecología vegetal de la Universidad de Wisconsin (Madison) como una alternativa a la llamada ordenación por especies dominantes principales (OEDP, ver capítulo 5), la cuál también se desarrolló en ese laboratorio, a principios de la década de los cincuenta. Mientras que esta última técnica sólo produce una dirección de cambio florístico (presumiblemente indicativo de cambios ambientales), BC

puede generar varios gradientes florísticos, articulados a modo de ejes en un espacio multidimensional. A grandes rasgos, BC consiste en lo siguiente: una transformación preliminar de los datos (pasos 1 y 2, en nuestra reconstrucción del algoritmo, ver abajo), seguido por la creación de una matriz de disimilitud entre censos (paso 3), de la cual se extraen, de manera secuenciada, los ejes del sistema de coordenadas donde se van a plasmar esos censos (pasos 4 a 8). En sí, lo dicho es muy general y podría aplicarse a casi cualquier método de ordenación; la singularidad de BC reside en la conjunción de una particular transformación de datos, un peculiar índice de disimilitud y la aplicación del criterio polar, mencionado arriba, con el que se construyen los ejes del ordenamiento. A continuación, reseñamos los apartados 1 a 8 de esta técnica.

1) Transformar la matriz de datos D a D*

$$D = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{bmatrix} \rightarrow D^* = \begin{bmatrix} a^*_{11} & a^*_{12} & \dots & a^*_{1n} \\ a^*_{21} & a^*_{22} & \dots & a^*_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a^*_{m1} & a^*_{m2} & \dots & a^*_{mn} \end{bmatrix},$$

de acuerdo a la siguiente convención:

i) para toda columna j de D encontrar el valor a_{hj} tal que para toda fila $k \neq h$ sucede que $a_{hj} \geq a_{kj}$; luego estipular:

$$a^*_{hj} = 100 \text{ y } a^*_{kj} = \frac{a_{kj}}{a_{hj}} \times 100.$$

2) Convertir D* a D°

$$D^* = \begin{bmatrix} a^*_{11} & a^*_{12} & \dots & a^*_{1n} \\ a^*_{21} & a^*_{22} & \dots & a^*_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a^*_{m1} & a^*_{m2} & \dots & a^*_{mn} \end{bmatrix} \rightarrow D^\circ = \begin{bmatrix} a^\circ_{11} & a^\circ_{12} & \dots & a^\circ_{1n} \\ a^\circ_{21} & a^\circ_{22} & \dots & a^\circ_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a^\circ_{m1} & a^\circ_{m2} & \dots & a^\circ_{mn} \end{bmatrix},$$

tal que:

$$i) \text{ para toda } a_{ij}^{\circ} \text{ de } D^{\circ}: a_{ij}^{\circ} = \frac{100a_{ij}^*}{\sum_{j=1}^n a_{ij}^*}$$

NOTA. Los pasos 1 y 2 se deben a que Bray y Curtis (1957) sugirieron una doble transformación de la matriz de datos D , a saber: ajustar los valores de abundancia de la especie j para que sean porcentajes del máximo que acusa ese taxón, proceder así para cada columna de D (paso 1) y luego recalibrar los valores para que el rendimiento total de cada sitio sea igual a 100 (apartado 2). De este modo, las magnitudes a_{ij}° ponen de relieve dos cosas: el aporte que hace la localidad i a la importancia total de j en todos los censos, y la contribución de esa especie al rendimiento total del paraje i . Los autores consideraron que tal estandarización resultaba útil para llevar a cabo un estudio comparativo de localidades.

3) Transformar D° a una matriz de disimilitud entre sitios Dis :

$$D^{\circ} = \begin{bmatrix} a_{11}^{\circ} & a_{12}^{\circ} & \dots & a_{1n}^{\circ} \\ a_{21}^{\circ} & a_{22}^{\circ} & \dots & a_{2n}^{\circ} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1}^{\circ} & a_{m2}^{\circ} & \dots & a_{mn}^{\circ} \end{bmatrix} \rightarrow Dis = \begin{bmatrix} dis(s_1, s_1) & dis(s_1, s_2) & \dots & dis(s_1, s_m) \\ dis(s_2, s_1) & dis(s_2, s_2) & \dots & dis(s_2, s_m) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ dis(s_m, s_1) & dis(s_m, s_2) & \dots & dis(s_m, s_m) \end{bmatrix}$$

tal que:

i) para toda $i \in \{1, 2, \dots, m\}$, $s_i = [a_{i1}^{\circ}, a_{i2}^{\circ}, \dots, a_{in}^{\circ}]$;

ii) para toda $h, k \in \{1, 2, \dots, m\}$ sucede que:

ii.1) $dis(s_h, s_k) = dis(s_k, s_h)$;

$$ii.2) \quad dis(s_k, s_h) = 100 - \frac{200 \sum_{j=1}^n \min[a_{kj}^{\circ}, a_{hj}^{\circ}]}{\sum_{j=1}^n a_{kj}^{\circ} + \sum_{j=1}^n a_{hj}^{\circ}}$$

NOTA. A partir de D° obtenemos la matriz Dis , cuyas casillas expresan la disimilitud entre dos sitios, según sus composiciones florísticas. La fórmula de semejanza que se utiliza y que figura en el inciso 3.ii.2 recibe el nombre de

índice de Czekanowski. El término $\sum_{j=1}^n \min[a^{\circ}_{kj}, a^{\circ}_{hj}]$ en el numerador indica que sólo se suman los valores más bajos; por ejemplo, supongamos que (1, 3, 7, 9) son las abundancias -ya estandarizadas- de las n especies en el sitio k , y (5, 1, 4, 7) corresponden al paraje h . Entonces, la suma sería (1 + 1 + 4 + 7), pues 1 es el mínimo de (1, 5) y también de (1, 3); 4 es el menor valor de (4, 7), etcétera. El índice de Czekanowski oscila entre 0 y 100, la nulidad delata sitios idénticos y la centena localidades sin ninguna especie en común. Diversos investigadores han aplicado el método Bray-Curtis utilizando este coeficiente de disimilitud; sin embargo, los creadores del algoritmo emplearon una fórmula que incorpora un estimado, r , del error muestral, a saber:

$$\text{dis}(s_k, s_h) = (100 - r) - \frac{200 \sum_{j=1}^n \min[a^{\circ}_{kj}, a^{\circ}_{hj}]}{\sum_{j=1}^n a^{\circ}_{kj} + \sum_{j=1}^n a^{\circ}_{hj}}$$

r se determina empíricamente y se refiere a la diferencia de un sitio consigo mismo. Es menester censar una localidad varias veces, calcular la desemejanza (con la expresión de Czekanowski) entre todos los pares de réplicas y obtener una media; esta última se postula como el error de muestreo. En consecuencia, al comparar dos localidades distintas, el límite de diferencia ya no es 100, sino (100 - r).

4) Encontrar aquella celdilla $\text{dis}(s_a, s_b)$ en Dis tal que para cualquier otro par s_i, s_j ($a \neq i$ o $b \neq j$) ocurre: $\text{dis}(s_a, s_b) \geq \text{dis}(s_i, s_j)$.

5) Para toda i en $\{1, 2, \dots, m\}$ calcular:

$$h_i = \frac{\text{dis}(s_a, s_b)^2 + \text{dis}(s_a, s_i)^2 - \text{dis}(s_b, s_i)^2}{2\text{dis}(s_a, s_b)}, \text{ donde:}$$

i) $\text{dis}(s_a, s_b)$ es la celdilla de Dis seleccionada en el rubro 4 (es la disimilitud entre los sitios a y b);

ii) h_{i1} es la coordenada del sitio i en el primer eje de ordenación.

NOTA. El par (s_a, s_b) define el primer eje de la ordenación y corresponde a la celdilla de Dis con el valor más alto. La ecuación que introducimos en el paso cinco convierte la i -ésima fila de D^o a un número real, y lo hace con base en los referentes, s_a y s_b , las hileras representativas de los sitios a y b respectivamente. Por eso, el método de Bray y Curtis se denomina polar: fija dos polos en un espacio abstracto y proyecta las demás unidades de muestreo sobre el segmento que une a ambos. Para ello, trata la disimilitud del inciso 3 como si fuera una distancia. Así, h_{i1} es la posición del vector s_i en el primer eje; además, suponiendo que no hay error de muestreo y un sitio es idéntico a sí mismo, resulta que:

$$h_{a1} = \frac{\text{dis}(s_a, s_b)^2 + \text{dis}(s_a, s_a)^2 - \text{dis}(s_b, s_a)^2}{2\text{dis}(s_a, s_b)} = 0$$

y

$$h_{b1} = \frac{\text{dis}(s_a, s_b)^2 + \text{dis}(s_a, s_b)^2 - \text{dis}(s_b, s_b)^2}{2\text{dis}(s_a, s_b)} = \text{dis}(s_a, s_b).$$

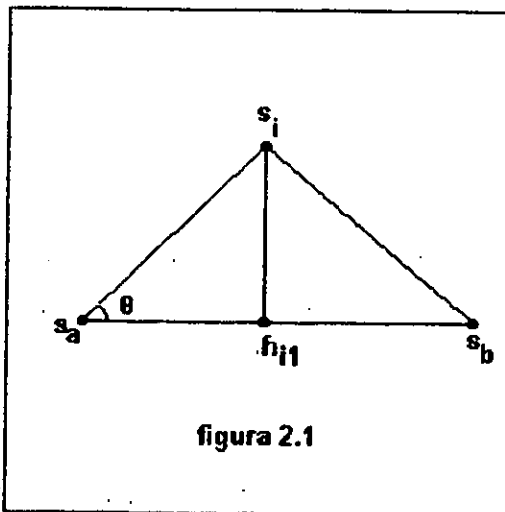


figura 2.1

La fórmula para f_{i1} se puede derivar de la ley de cosenos, tal como se muestra en la figura 2.1. Imaginemos que los vectores s_a , s_b y s_i son tres puntos no colineales de un plano, y θ es el ángulo entre los segmentos $s_a s_b$ y $s_a s_i$.

Digamos que la proyección de s_i a $\overline{s_a s_b}$ es f_{i1} , por tanto:

$$\cos\theta = \frac{f_{i1}}{d(s_a, s_i)},$$

donde $d(s_a, s_i)$ es la distancia entre los puntos s_a y s_i . La ley de cosenos señala que:

$$\cos\theta = \frac{d(s_a, s_b)^2 + d(s_a, s_i)^2 - d(s_b, s_i)^2}{2d(s_a, s_b)d(s_a, s_i)},$$

en consecuencia:

$$\frac{f_{i1}}{d(s_a, s_i)} = \frac{d(s_a, s_b)^2 + d(s_a, s_i)^2 - d(s_b, s_i)^2}{2d(s_a, s_b)d(s_a, s_i)},$$

$$f_{i1} = \frac{d(s_a, s_b)^2 + d(s_a, s_i)^2 - d(s_b, s_i)^2}{2d(s_a, s_b)d(s_a, s_i)} \times d(s_a, s_i),$$

$$f_{i1} = \frac{d(s_a, s_b)^2 + d(s_a, s_i)^2 - d(s_b, s_i)^2}{2d(s_a, s_b)}.$$

Bray y Curtis sustituyeron las distancias por disimilitudes, lo cual les valió críticas posteriores (véase: Anderson, 1971; Austin y Orloci, 1966; Orloci, 1974), pues el índice de Czekanowski no necesariamente es una medida métrica, es decir, no siempre respeta la desigualdad triangular (cualquier lado de un triángulo es menor a la suma de los otros dos):

6) Seleccionar el par c, d en $\{1, 2, \dots, m\}$ tal que para cualquier otra pareja i, j en $\{1, 2, \dots, m\}$, ($i \neq c$ o $j \neq d$), sucede que:

$$(\text{dis}(s_c, s_d) - |h_{c1} - h_{d1}|) > (\text{dis}(s_i, s_j) - |h_{i1} - h_{j1}|).$$

NOTA. Ya se cuenta con una secuencia de sitios sobre una dimensión y es muy probable que en el centro de esa serie existan dos unidades con posiciones cercanas, pero con disimilitudes elevadas. Si varios pares se comportan así, se resta la diferencia de la cercanía, para todos ellos, y se elige la pareja con el resultado más alto. Los dos sitios así seleccionados, llámese s_c y s_d , constituyen los referenciales de un eje 2.

7) Para toda i en $\{1, 2, \dots, m\}$ calcular:

$$h_{i2} = \frac{\text{dis}(s_c, s_d)^2 + \text{dis}(s_c, s_i)^2 - \text{dis}(s_d, s_i)^2}{2\text{dis}(s_c, s_d)}, \text{ donde:}$$

i) $\text{dis}(s_c, s_d)$ es la celdilla de Dis que satisface el inciso 6;

ii) h_{i2} es la coordenada del sitio i en el segundo eje de ordenación.

NOTA. Siendo s_c y s_d los polos de una segunda línea de coordenadas, la posición de cualquier otra localidad s_i está dada por la fórmula recién expuesta.

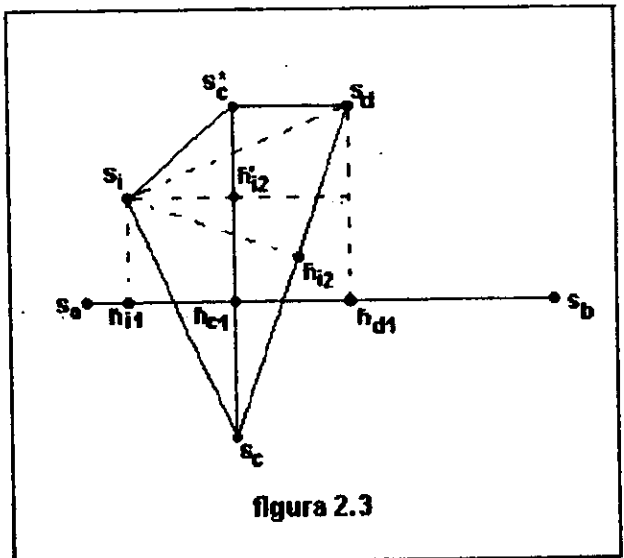
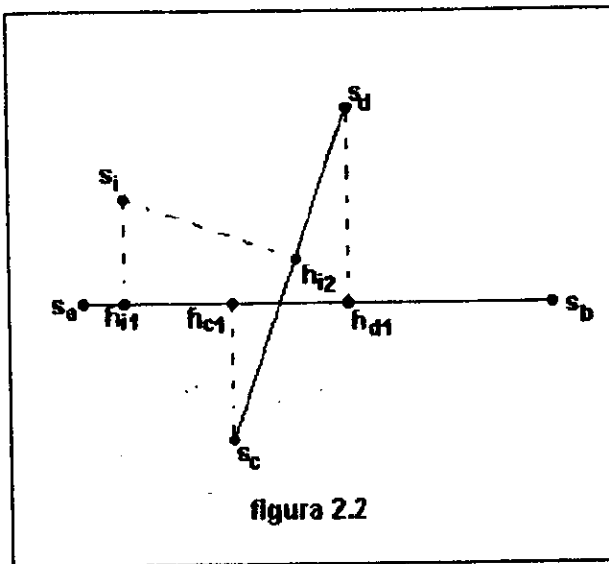
8) Ortogonalizar el segundo eje respecto al primero. Para toda i en $\{1, 2, \dots, m\}$ calcular:

$$h'_{i2} = \frac{h_{i2}\text{dis}(s_c, s_d) - (h_{i1} - h_{c1})(h_{d1} - h_{c1})}{\sqrt{\text{dis}(s_c, s_d)^2 - (h_{d1} - h_{c1})^2}}, \text{ donde:}$$

i) h'_{i2} es la coordenada del sitio i en el segundo eje, ya orthogonalizado respecto al primero.

NOTA. Hasta el inciso 7 hemos conseguido dos ejes, pero no necesariamente son perpendiculares entre sí; en la figura 2.2 se ilustra por qué no. La proyección de s_c sobre la abscisa es h_{c1} ; lo mismo vale para s_d y h_{d1} . El segmento $\overline{s_c s_d}$

prefigura la ordenada, pero la única forma en que ese trazo tenga una longitud igual a $\text{dis}(s_c, s_d)$ es si uno de esos puntos está por arriba del eje 1 y el otro por abajo. La línea conectora es oblicua al trazo horizontal si h_{c1} y h_{d1} acusan valores distintos. Podemos trasladar $\overline{s_c s_d}$ hasta que el punto s_c coincida con s_a ; el cambio no afecta la configuración, pues las coordenadas h_{i1} y h_{i2} siguen siendo las mismas. Aún así, persiste la oblicuidad entre los dos ejes.



Beals (1965a) introdujo la fórmula expuesta en el rubro 8 para construir una ordenada perpendicular al primer eje. Para entender la derivación de esta fórmula, es menester volver a mirar la figura 2.2, pero hay que agregar algunos detalles, los cuales aparecen en la gráfica 2.3. El segmento $\overline{s_c s_c^*}$ es perpendicular al primer eje; la distancia entre los puntos s_c y s_c^* , expresada en términos del índice de Czekanowski, es:

$$\text{dis}(s_c, s_c^*) = \sqrt{\text{dis}(s_c, s_d)^2 - (h_{d1} - h_{c1})^2}.$$

Por otro lado, la separación entre s_i y s_c^* es:

$$\text{dis}(s_i, s_c^*) = \sqrt{[\text{dis}(s_i, s_d)^2 - (h_{d1} - h_{i1})^2] + (h_{c1} - h_{i1})^2}.$$

La coordenada h'_{i2} está dada por:

$$h'_{i2} = \frac{\text{dis}(s_c, s^*_c)^2 + \text{dis}(s_c, s_i)^2 - \text{dis}(s^*_c, s_i)^2}{2\text{dis}(s_c, s^*_c)}$$

Sustituimos términos y nos queda:

$$h'_{i2} = \frac{\text{dis}(s_c, s_d)^2 - (h_{d1} - h_{c1})^2 + \text{dis}(s_c, s_i)^2 - [\text{dis}(s_d, s_i)^2 - (h_{d1} - h_{i1})^2 + (h_{c1} - h_{i1})^2]}{2\sqrt{\text{dis}(s_c, s_d)^2 - (h_{d1} - h_{c1})^2}}$$

Reordenamos y resulta:

$$h'_{i2} = \frac{\text{dis}(s_c, s_d)^2 + \text{dis}(s_c, s_i)^2 - \text{dis}(s_d, s_i)^2 + (h_{d1} - h_{i1})^2 - (h_{d1} - h_{c1})^2 - (h_{c1} - h_{i1})^2}{2\sqrt{\text{dis}(s_c, s_d)^2 - (h_{d1} - h_{c1})^2}}$$

$$h'_{i2} = \frac{2x_{i2}\text{dis}(s_c, s_d) + (h_{d1} - h_{i1})^2 - (h_{d1} - h_{c1})^2 - (h_{c1} - h_{i1})^2}{2\sqrt{\text{dis}(s_c, s_d)^2 - (h_{d1} - h_{c1})^2}}$$

Ahora bien, con sólo ver la figura 2.3 destaca que:

$$(h_{d1} - h_{i1})^2 = [(h_{d1} - h_{c1}) + (h_{c1} - h_{i1})]^2 = (h_{d1} - h_{c1})^2 + 2(h_{d1} - h_{c1})(h_{c1} - h_{i1}) + (h_{c1} - h_{i1})^2$$

Por tanto: $h'_{i2} = \frac{2h_{i2}\text{dis}(s_c, s_d) + 2(h_{d1} - h_{c1})(h_{c1} - h_{i1})}{2\sqrt{\text{dis}(s_c, s_d)^2 - (h_{d1} - h_{c1})^2}}$, lo cual se reduce a:

$$h'_{i2} = \frac{h_{i2}\text{dis}(s_c, s_d) - (h_{i1} - h_{c1})(h_{d1} - h_{c1})}{\sqrt{\text{dis}(s_c, s_d)^2 - (h_{d1} - h_{c1})^2}}$$

El procedimiento es básicamente el mismo para extraer un tercer, cuarto, o tantos ejes subsecuentes como sean necesarios. Por ejemplo, del eje 2 se seleccionan aquellos parajes s_e y s_f como referenciales de la tercera línea de coordenadas, y la posición de cualquier otro sitio en ella se calcula mediante:

$$f_{13} = \frac{\text{dis}(s_e, s_f)^2 + \text{dis}(s_e, s_i)^2 - \text{dis}(s_f, s_i)^2}{2\text{dis}(s_e, s_f)}$$

La ortogonalización en este caso es un poco más complicada, pues es menester llevarla a cabo respecto al plano formado por los ejes 1 y 2.

2.2. OS: ordenación simple, método de Orloci (1966).

Orloci (1966) diseñó un algoritmo inspirado en la técnica Bray-Curtis y lo llamó ordenación simple. Difiere del esquema original en el modo de construir los ejes subsecuentes al primero y en el hecho de que la medida de separación entre sitios es la distancia euclídea.

1) Transformar la matriz de datos D en una de distancias Dist :

$$D = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{bmatrix} \rightarrow \text{Dist} = \begin{bmatrix} \text{dist}(s_1, s_1) & \text{dist}(s_1, s_2) & \dots & \text{dist}(s_1, s_m) \\ \text{dist}(s_2, s_1) & \text{dist}(s_2, s_2) & \dots & \text{dist}(s_2, s_m) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \text{dist}(s_m, s_1) & \text{dist}(s_m, s_2) & \dots & \text{dist}(s_m, s_m) \end{bmatrix}$$

tal que:

i) para toda $i \in \{1, 2, \dots, m\}$, $s_i = [a_{i1}, a_{i2}, \dots, a_{in}]$;

ii) para toda $h, k \in \{1, 2, \dots, m\}$ sucede que:

ii.1) $\text{dist}(s_h, s_k) = \text{dist}(s_k, s_h)$;

ii.2) $\text{dist}(s_k, s_h) = \sqrt{\sum_{j=1}^n (a_{kj} - a_{hj})^2}$.

2) Encontrar aquella celdilla $\text{dist}(s_a, s_b)$ en Dist tal que para cualquier otro par s_i, s_j ($a \neq i$ o $b \neq j$) ocurre: $\text{dist}(s_a, s_b) \geq \text{dist}(s_i, s_j)$.

3) Para toda i en $\{1, 2, \dots, m\}$ calcular:

$$f_{11} = \frac{\text{dist}(s_a, s_b)^2 + \text{dist}(s_a, s_i)^2 - \text{dist}(s_b, s_i)^2}{2\text{dist}(s_a, s_b)}, \text{ donde:}$$

i) $\text{dist}(s_a, s_b)$ es la casilla de Dist seleccionada en el rubro 2 (es la distancia entre los sitios a y b);

ii) h_{i1} es la coordenada del sitio i en el primer eje de ordenación.

NOTA. Con estos tres pasos generamos la abscisa del diagrama de ordenación. Hasta aquí, el procedimiento es casi idéntico al método Bray-Curtis, salvo que OS no privilegia un tipo particular de estandarización de datos y utiliza la distancia eculidiana en lugar del índice de Czekanowski.

4) Encontrar aquel $c \in \{1, 2, \dots, m\}$ tal que para cualquier otro $j \neq c \in \{1, 2, \dots, m\}$ ocurre lo siguiente:

$$\sqrt{\text{dis}(s_a, s_c)^2 - h_{c1}^2} \geq \sqrt{\text{dis}(s_a, s_j)^2 - h_{j1}^2}.$$

NOTA. Si s_a y s_b son los extremos del primero eje y s_c es un tercer sitio que se posiciona a h_{c1} unidades de s_a , entonces la altura de s_c sobre el segmento $s_a s_b$ es igual a la ecuación que está a la izquierda del signo \geq . Necesitamos determinar la localidad s_c que acuse la mayor altura; la línea que ésta describe constituye el segundo eje del ordenamiento (ver figura 2.4), y la coordenada h_{c2} es:

$$\sqrt{\text{dis}(s_a, s_c)^2 - h_{c1}^2}.$$

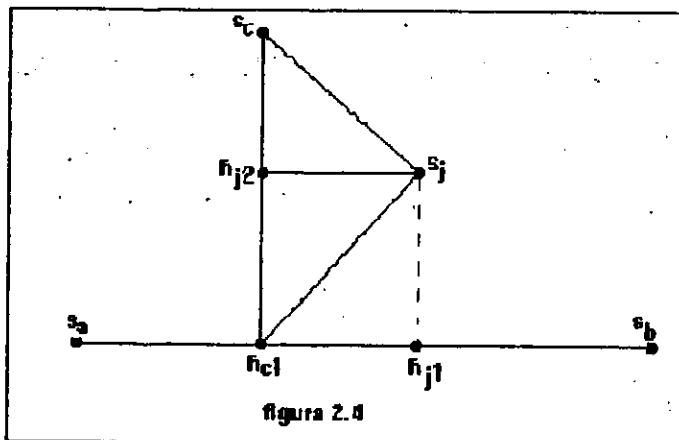


figura 2.4

5) Para toda j en $\{1, 2, \dots, m\}$ calcular:

$$h_{j2} = \frac{(\text{dis}(s_a, s_c)^2 - h_{c1}^2) + [\text{dis}(s_a, s_j)^2 - h_{j1}^2 + (h_{c1} - h_{j1})^2] - \text{dis}(s_c, s_j)^2}{2\sqrt{\text{dis}(s_a, s_c)^2 - h_{c1}^2}}$$

tal que:

i) h_{j2} es la coordenada del sitio j en el segundo eje de ordenación.

NOTA. La fórmula para despejar la posición de cualquier sitio j en la ordenada parece formidable, pero se trata de la misma ecuación derivada de la ley de cosenos, utilizada en el método Bray-Curtis. Un vistazo a la figura 2.4 aclara el panorama, pues:

i) $(\text{dis}(s_a, s_c)^2 - h_{c1}^2)$ es la distancia cuadrada entre los puntos s_c y h_{c1} ;

ii) $[\text{dis}(s_a, s_j)^2 - h_{j1}^2 + (h_{c1} - h_{j1})^2]$ es la distancia cuadrada entre los puntos s_j y h_{c1} ;

iii) $\text{dis}(s_c, s_j)^2$ es la distancia cuadrada entre s_c y s_j .

En resumen, el método de Orloci utiliza s_c y su proyección h_{c1} como sitios referenciales del segundo eje; se trata pues, de dos posiciones de una misma localidad, y tal dispositivo asegura la ortogonalidad entre abcisa y ordenada. Hay otra cuestión más sutil: los sitios s_a y s_b acusan coordenadas h_{a2} y h_{b2} iguales a cero, cosa que no necesariamente ocurre con la técnica Bray-Curtis.

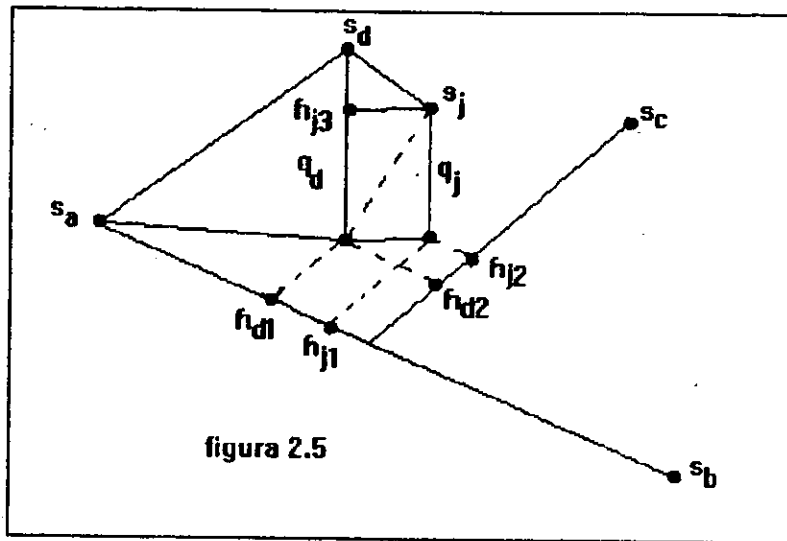


figura 2.5

Si quisiéramos extender el diagrama a una tercera dimensión, sería menester encontrar aquel sitio s_d que tenga la máxima altura sobre el plano que definen los ejes 1 y 2. En esa superficie, s_d se ubica en la posición (h_{d1}, h_{d2}) y, por consiguiente, su altura -la cual designaremos como q_d - es:

$$q_d = [\text{dis}(s_a, s_d)^2 - (\text{distancia cuadrada entre } s_a \text{ y el punto } (h_{d1}, h_{d2}))^{1/2},$$

o bien

$$q_d = [\text{dis}(s_a, s_d)^2 - (h_{d1}^2 + h_{d2}^2)]^{1/2},$$

pues las coordenadas de s_a son $(h_{a1}, h_{a2}) = (0, 0)$. En relación al tercer eje, s_d se ubica a q_d unidades del plano, y la posición de cualquier otro sitio s_j es:

$$h_{j3} = [(q_d^2 + \{q_j^2 + (h_{j1} - h_{d1})^2 + (h_{d2} - h_{j2})^2\} - d(s_d, s_j)^2) + 2q_d.$$

q_j corresponde a la altura de s_j sobre el plano y la expresión

$$\{q_j^2 + (h_{j1} - h_{d1})^2 + (h_{d2} - h_{j2})^2\}$$

equivale a la distancia cuadrada entre el punto (h_{d1}, h_{d2}) y s_j (ver figura 2.5).

2.3. SDW: método de Swan, Dix y Wehrhan (1969)

La técnica es muy similar a la ordenación simple: igual utiliza la distancia euclídea entre unidades de muestreo, pero no supone que el par de sitios más lejanos (en términos de composición florística) guarda mayor significado ecológico que otras parejas. Las localidades más distantes entre sí pueden ser casos aberrantes: quizá sus afinidades con el resto de las áreas de muestreo son escasas y, por consiguiente, no constituyen buenos referentes para la ordenación. Con este argumento, SDW replantea criterios para seleccionar polos, pues privilegia el duplo que produce el eje cuya sumatoria de distancias cuadradas entre coordenadas redonda en un valor máximo. Esto implica elaborar tantos ejes como parejas de localidades, y luego determinar cuál de todos ellos es el más adecuado. A continuación, ofrecemos la disección, en siete pasos, de SDW.

1) Transformar la matriz de datos D en una de distancias $Dist$:

$$D = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{bmatrix} \rightarrow Dist = \begin{bmatrix} dist(s_1, s_1) & dist(s_1, s_2) & \dots & dist(s_1, s_m) \\ dist(s_2, s_1) & dist(s_2, s_2) & \dots & dist(s_2, s_m) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ dist(s_m, s_1) & dist(s_m, s_2) & \dots & dist(s_m, s_m) \end{bmatrix}$$

tal que:

i) para toda $i \in \{1, 2, \dots, m\}$, $s_i = [a_{i1}, a_{i2}, \dots, a_{in}]$;

ii) para toda $h, k \in \{1, 2, \dots, m\}$ sucede que:

ii.1) $dist(s_h, s_k) = dist(s_k, s_h)$;

ii.2) $dist(s_k, s_h) = \sqrt{\sum_{j=1}^n (a_{kj} - a_{hj})^2}$.

NOTA. Obtenemos una matriz de distancias entre localidades (mejor dicho, entre vectores de abundancias, representativos de sitios) tal como lo hicimos para la ordenación simple (OS).

2) Para toda $k, h \in \{1, 2, \dots, m\}$, $h \neq k$, y toda $i \in \{1, 2, \dots, m\}$ calcular:

$$f_{i1}^{(h,k)} = \frac{\text{dist}(s_h, s_k)^2 + \text{dist}(s_h, s_i)^2 - \text{dist}(s_k, s_i)^2}{2\text{dist}(s_h, s_k)}, \text{ donde:}$$

i) $f_{i1}^{(h,k)}$ es la coordenada del sitio i en el primer eje, cuyos referentes son s_h y s_k .

NOTA. Con las $m(m-1)/2$ parejas de locaciones confeccionamos $m(m-1)/2$ ejes de ordenamiento. Este conjunto alberga todas las abcisas potenciales de nuestro diagrama, pero debemos escoger sólo una. Al emplear la técnica de Bray y Curtis o la de Orloci, todas las coordenadas del primer eje son positivas; aquí no necesariamente ocurre eso. Por ejemplo, si s_h y s_k constituyen los polos de algún ensayo, con coordenadas de 0 y $\text{dist}(s_h, s_k)$ respectivamente, es posible que algún paraje s_i se proyecte a la izquierda de s_h y por tanto su posición será negativa.

3) Determinar el par $a, b \in \{1, 2, \dots, m\}$, $a \neq b$, tal que para cualesquiera otros $k, h \in \{1, 2, \dots, m\}$, $h \neq k$, y $a \neq k$ o $b \neq h$, ocurre lo siguiente:

$$\sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^m (f_{i1}^{(a,b)} - f_{j1}^{(a,b)})^2 > \sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^m (f_{i1}^{(k,h)} - f_{j1}^{(k,h)})^2.$$

4) $f_{11}^{(a,b)}, f_{21}^{(a,b)}, \dots, f_{m1}^{(a,b)}$ son las coordenadas de los m sitios en el primer eje de ordenación.

NOTA. El criterio para seleccionar la abcisa consiste en calcular la suma de distancias cuadradas entre coordenadas, para cada uno de los $m(m-1)/2$ ejes potenciales, y escoger aquél que brinda el mayor valor. La idea de Swan y colaboradores es llegar a un ordenamiento que maximice la dispersión de puntos; esto no necesariamente ocurre si los polos del eje está conformados por las dos

localidades más disímiles en cuanto a composición florística. Quizá una de ellas es "aberrante": el ensamble de especies allí presente se deba a circunstancias fortuitas y particulares, por ejemplo, algún disturbio reciente que no sufrieron los demás censos. Así, podemos tener $m - 1$ parajes aglomerados en un extremo, y en el otro sólo figura el sitio extraño, de modo que semejante arreglo no maximiza la dispersión de posiciones.

5) Para toda $f \in \{1, 2, \dots, m\} - \{a, b\}$ y toda $g \in \{1, 2, \dots, m\}$, calcular:

$$h_{g2}^{(f)} = \frac{\left(\text{dist}(s_a, s_f)^2 - (h_{f1}^{(a,b)})^2 \right) + \left[\text{dist}(s_a, s_g)^2 - (h_{g1}^{(a,b)})^2 + (h_{f1}^{(a,b)} - h_{g1}^{(a,b)})^2 \right] - \text{dist}(s_f, s_g)^2}{2 \sqrt{\left(\text{dist}(s_a, s_f)^2 - (h_{f1}^{(a,b)})^2 \right)}}$$

donde $h_{g2}^{(f)}$ es la coordenada del sitio g en algún segundo eje potencial cuyo referente sea s_f .

NOTA. Una vez que se haya elaborado la abscisa, quedan $m - 2$ localidades candidatas a perfilar la ordenada. Se construyen $m - 2$ ejes con la fórmula aquí reseñada. Nótese que la expresión es la misma empleada en el método OS, salvo que aquí hemos incluido supra-índices (que no son exponentes). El significado de $h_{g2}^{(f)}$ ya ha sido señalado, pero conviene subrayar cuál es el de $h_{f1}^{(a,b)}$ y $h_{g1}^{(a,b)}$: son, respectivamente, las coordenadas de los censos f y g en el eje 1 que ya hemos seleccionado en los incisos 3 y 4, donde señalamos que ese eje tiene por referentes las localidades a y b .

Quizá el enunciado del rubro 5 parezca extraño, pues decimos que:

$$f \in \{1, 2, \dots, m\} - \{a, b\} \text{ pero } g \in \{1, 2, \dots, m\}.$$

Las posibilidades de f se restringen a los subíndices de todos los sitios que son candidatos para un segundo eje, por tanto a y b están excluidos pues con ellos confeccionamos la primera línea de coordenadas. En cambio g puede ser el subíndice de cualquier sitio, g puede ser a y también b . Esto es así porque las localidades a y b están representadas en el eje 2 con posición de cero.

6) *Determinar aquel $c \in \{1, 2, \dots, m\} - \{a, b\}$, tal que para cualquier otro $h \in \{1, 2, \dots, m\} - \{a, b\}$, $c \neq h$, ocurre lo siguiente:*

$$\sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^m (f_{i2}^{(c)} - f_{j2}^{(c)})^2 > \sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^m (f_{i2}^{(h)} - f_{j2}^{(h)})^2.$$

7) $f_{12}^{(c)}, f_{22}^{(c)}, \dots, f_{m2}^{(c)}$ *son las coordenadas de los m sitios en el segundo eje de ordenación.*

NOTA. De nueva cuenta calculamos la suma de distancias cuadradas entre coordenadas, para todos los potenciales ejes 2, y escogemos el que brinde el valor más alto.

Podemos extender la ordenación a tres, cuatro, etcétera dimensiones, siguiendo el mismo procedimiento. El método garantiza que la sumatoria de distancias cuadradas entre posiciones vaya disminuyendo al pasar del eje 1 al 2, del 2 al 3, etcétera. Esta característica también la comparte el análisis de componentes principales, que se verá en el siguiente capítulo.

2.4. EP: ejes principales, método de van der Maarel (1969).¹

Aunque EP es una técnica polar, difiere mucho de las que hemos presentado hasta ahora en lo que respecta a la determinación de sitios referenciales y la asignación de coordenadas. Según van der Maarel, el algoritmo es útil para matrices de datos no muy extensas y para obtener representaciones bidimensionales; recomienda no extender su procedimiento a más de dos ejes.

1) *Convertir la matriz de datos D a una de semejanzas entre sitios S :*

¹ Resulta curioso que el nombre de la técnica corresponde al apelativo que Hotelling le dio originalmente a su creación, la que hoy se conoce como el análisis de componentes principales (ver capítulo 3). Pero aunque sean homónimas, la técnica de van der Maarel es distinta a la de Hotelling.

$$D = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{bmatrix} \rightarrow S = \begin{bmatrix} S(s_1, s_1) & S(s_1, s_2) & \dots & S(s_1, s_m) \\ S(s_2, s_1) & S(s_2, s_2) & \dots & S(s_2, s_m) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ S(s_m, s_1) & S(s_m, s_2) & \dots & S(s_m, s_m) \end{bmatrix}$$

tal que:

i) para toda $i \in \{1, 2, \dots, m\}$, $s_i = [a_{i1}, a_{i2}, \dots, a_{in}]$;

ii) para toda $h, k \in \{1, 2, \dots, m\}$ sucede que:

ii.1) $S(s_h, s_k) = S(s_k, s_h)$;

ii.2)
$$S(s_h, s_k) = \frac{4 \sum_{j=1}^n \min[a_{hj}, a_{kj}]}{\sum_{j=1}^n a_{hj} + \sum_{j=1}^n a_{kj}} - 1.$$

2) Convertir S a una matriz de disimilitud Dis :

$$S = \begin{bmatrix} S(s_1, s_1) & S(s_1, s_2) & \dots & S(s_1, s_m) \\ S(s_2, s_1) & S(s_2, s_2) & \dots & S(s_2, s_m) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ S(s_m, s_1) & S(s_m, s_2) & \dots & S(s_m, s_m) \end{bmatrix} \rightarrow Dis = \begin{bmatrix} dis(s_1, s_1) & dis(s_1, s_2) & \dots & dis(s_1, s_m) \\ dis(s_2, s_1) & dis(s_2, s_2) & \dots & dis(s_2, s_m) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ dis(s_m, s_1) & dis(s_m, s_2) & \dots & dis(s_m, s_m) \end{bmatrix}$$

tal que:

i) $dis(s_h, s_k) = 1 - S(s_h, s_k)$.

NOTA. En los otros métodos polares, pasamos de la matriz D (o en su defecto, una transformación de D) a una de disimilitud. La técnica de van der Maarel exige conformar un tabulado de semejanzas y uno de diferencias, pues ambos juegan un papel importante: el primero en la determinación de localidades referenciales y el segundo en la asignación de coordenadas. Como puede verse, los índices utilizados se parecen al de Czekanowski, aunque difieren los rangos: la similitud de van der Maarel se ubica entre -1 y 1 y la disimilitud entre 0 y 2. Por tanto, si tenemos dos censos x, y , los cuales no comparten una sola especie, la similitud

entre ellos es de -1 y la diferencia es de 2. En el caso de sitios con idénticas composiciones y abundancias de especies, tenemos: semejanza de 1 y desemejanza de 0.

3) *Correlacionar las columnas de S para producir la matriz C:*

$$S = \begin{bmatrix} S(s_1, s_1) & S(s_1, s_2) & \dots & S(s_1, s_m) \\ S(s_2, s_1) & S(s_2, s_2) & \dots & S(s_2, s_m) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ S(s_m, s_1) & S(s_m, s_2) & \dots & S(s_m, s_m) \end{bmatrix} \rightarrow C = \begin{bmatrix} c_{11} & c_{12} & \dots & c_{1m} \\ c_{21} & c_{22} & \dots & c_{2m} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ c_{m1} & c_{m2} & \dots & c_{mm} \end{bmatrix}$$

tal que:

i) $c_{hk} = c_{kh}$;

ii)
$$c_{hk} = \frac{\sum_{j=1}^m \left(S(s_j, s_h) - \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m S(s_j, s_h) \right) \left(S(s_j, s_k) - \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m S(s_j, s_k) \right)}{\sqrt{\sum_{j=1}^m \left(S(s_j, s_h) - \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m S(s_j, s_h) \right)^2 \sum_{j=1}^m \left(S(s_j, s_k) - \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m S(s_j, s_k) \right)^2}}$$

4) *Seleccionar $a, b \in \{1, 2, \dots, m\}$ tal que $a \neq b$ y para cualesquiera $h, k \in \{1, 2, \dots, m\}$ ($a \neq h$ o $b \neq k$) sucede que: $c_{ab} < c_{hk}$.*

NOTA. Con estos pasos, el usuario determina los sitios referenciales para construir el primer eje del ordenamiento. En 3 se correlacionan las columnas de la matriz S y, en 4, se detecta el par que presenta la máxima correlación negativa. Las localidades correspondientes a esas dos columnas constituyen los polos del primer eje. Veamos esto con un ejemplo que proporciona el mismo van der Maarel: el cuadro 2.1 corresponde a una hipotética matriz de similitud S entre 8 localidades. Las semejanzas más bajas (por tanto, las mayores diferencias) se dan entre los pares (censo 6, censo 8), (censo 6, censo 2) y (censo 6, censo 1). Es cierto que la similitud del primero es la menor, pero en los tres casos los valores son muy cercanos.

CUADRO 2.1

	sitio 1	sitio 2	sitio 3	sitio 4	sitio 5	sitio 6	sitio 7	sitio 8
sitio 1	1	0.453	-0.306	-0.033	-0.349	-0.507	-0.260	0.625
sitio 2	0.453	1	-0.373	-0.429	-0.093	-0.513	0.248	0.877
sitio 3	-0.306	-0.373	1	0.393	0.226	-0.053	0.115	-0.290
sitio 4	-0.033	-0.429	0.393	1	-0.085	-0.122	-0.165	-0.333
sitio 5	-0.349	-0.093	0.226	-0.085	1	0.121	0.339	-0.198
sitio 6	-0.507	-0.513	-0.053	-0.122	0.121	1	-0.122	-0.543
sitio 7	-0.260	0.248	0.115	-0.165	0.339	-0.122	1	0.145
sitio 8	0.625	0.877	-0.290	-0.333	-0.198	-0.543	0.145	1

Al correlacionar la columna 6 con la 8, la 6 con la 2, y la 6 con la 1 se obtiene lo siguiente:

Correlación columna 6 : columna 8 = -0.811

Correlación columna 6 : columna 2 = -0.758

Correlación columna 6 : columna 1 = -0.784

en consecuencia, los sitios 6 y 8 constituyen los extremos de la abcisa. La idea detrás de tal dispositivo es maximizar la dispersión de coordenadas a lo largo del eje en cuestión. Esto sucede si los polos guardan una relación de oposición máxima respecto a los demás censos.

5) Para toda $i \in \{1, 2, \dots, m\}$ calcular:

$$f_{i1} = \frac{\text{dis}(s_a, s_i)^2 - \text{dis}(s_b, s_i)^2}{2\text{dis}(s_a, s_b)}$$

donde f_{i1} es la coordenada del sitio i en el primer eje de ordenación, cuyos polos están dados por las localidades a y b .

NOTA: En este paso asignamos coordenadas; la fórmula que utilizamos parece ser muy distinta a aquella derivada de la ley de cosenos, la cual destaca en los otros métodos de ordenación polar que hemos visto. En BC, OC y SDW -más allá de las medidas de divergencia florística que privilegia cada algoritmo- la fórmula básica para fijar posiciones es:

$$f_{11} = \frac{\text{dis}(s_a, s_b)^2 + \text{dis}(s_a, s_i)^2 - \text{dis}(s_b, s_i)^2}{2\text{dis}(s_a, s_b)},$$

en cambio, EP opera con:

$$f_{11} = \frac{\text{dis}(s_a, s_i)^2 - \text{dis}(s_b, s_i)^2}{2\text{dis}(s_a, s_b)} = \frac{(\text{dis}(s_a, s_i) + \text{dis}(s_b, s_i))(\text{dis}(s_a, s_i) - \text{dis}(s_b, s_i))}{2\text{dis}(s_a, s_b)}$$

En realidad son la misma ecuación, salvo que la de EP ubica la coordenada 0 en el centro del primer eje, por tanto: $f_{a1} = -\frac{\text{dis}(s_a, s_b)}{2}$ y $f_{b1} = \frac{\text{dis}(s_a, s_b)}{2}$.

6) Determinar el conjunto $A \subseteq \{1, 2, \dots, m\} - \{a, b\}$ tal que:

- i) el número de elementos en A es mayor a 2
- ii) para toda $k \in A$ y toda $j \in (\{1, 2, \dots, m\} - \{a, b\}) - A$ ocurre que:
 $\text{dis}(s_a, s_k) + \text{dis}(s_b, s_k) > \text{dis}(s_a, s_j) + \text{dis}(s_b, s_j)$ y
 $\text{dis}(s_a, s_k) - \text{dis}(s_b, s_k) < \text{dis}(s_a, s_j) - \text{dis}(s_b, s_j)$.

NOTA. El segundo eje del ordenamiento se construye siguiendo los pasos 6 a 9; los incisos 6, 7 y 8 van encaminados a elegir los sitios referenciales de la ordenada. Para todo censo k , salvo los que ya escogimos como referenciales del primer eje, despejamos:

$$\text{dis}(s_a, s_k) + \text{dis}(s_b, s_k) \text{ y } \text{dis}(s_a, s_k) - \text{dis}(s_b, s_k),$$

y extraemos aquellos parajes que acusan la mayor suma y la menor resta; a esto se refiere el conjunto A del rubro 6 (aunque A es propiamente el conjunto de subíndices de los sitios que cumplen la condición anterior). De hecho, A pone de relieve aquellos censos posicionados en la parte central del primer eje. Van der Maarel no especificó topes umbrales máximos y mínimos, pero sí sugirió que la colección A debe tener más de un elemento pues, en primer lugar, queremos llegar al menos a un par de referentes (cosa que EP tiene en común con BC, pero no con OS y SDW, pues estos últimos sólo estipulan un sitio referencial para la segunda dimensión). Sin embargo, hasta aquí conviene contar con varias opciones para los extremos -no solamente una pareja; en los pasos 7 y 8 se irán

descontando posibilidades hasta quedar con los dos censos más idóneos para el segundo eje.

7) Determinar $A^* \subseteq A$ tal que:

- i) el número de elementos en A^* es mayor a 1;
- ii) para todo $f, g \in A^*$ y toda $h, k \in A - A^*$, ocurre que:

$$\text{dis}(s_a, s_f) + \text{dis}(s_b, s_g) > \text{dis}(s_a, s_h) + \text{dis}(s_b, s_k),$$

NOTA. Del A el usuario selecciona todos los pares de sitios f, g cuyas sumas de disimilitudes con los polos del primer eje arrojan las cantidades más grandes. En 7, el conjunto A^* es la colección de subíndices de localidades que cumplen lo anterior.

8) Seleccionar $c, d \in A^*$ tal que $c \neq d$ y para cualesquiera $f, g \in A^*$ ($c \neq f$ o $g \neq d$) sucede que: $c_{cd} < c_{fg}$, donde c_{cd} y c_{fg} son elementos de la matriz C , generada en el paso 3.

NOTA. Es menester detectar los dos sitios cuyas similitudes con los demás acusan la mayor correlación negativa; esto es, debemos escoger s_c y s_d tal que c y d son elementos de A^* y $c_{cd} < c_{fg}$, para toda f, g en A^* , de modo que f es distinto a c o bien g es distinto a d . s_c y s_d serán los referenciales del segundo eje.

9) Para toda $i \in \{1, 2, \dots, m\}$, calcular:

$$f_{i2} = \frac{\text{dis}(s_c, s_i)^2 - \text{dis}(s_d, s_i)^2}{2\text{dis}(s_c, s_d)},$$

donde f_{i2} es la coordenada del sitio i en el segundo eje de ordenación, y los polos de éste representan a las localidades c y d .

EP no genera ejes ortogonales, pues la ordenada se construye con base en dos sitios con posiciones distintas en la abcisa. Sin embargo, van der Maarel garantiza una oblicuidad muy reducida. La construcción del eje 3 sigue la misma lógica, pero el autor señala deficiencias en cuanto a la inclinación de éste

respecto a los dos anteriores y no recomienda emplear EP más allá de dos dimensiones.

CAPÍTULO 3

FAMILIA DE COMPONENTES PRINCIPALES

En este capítulo se reseñan cuatro técnicas, a saber: 1) componentes principales mediante el análisis R, 2) componentes principales vía el análisis Q, 3) vectores posicionales y 4) coordenadas principales. El rasgo común a todas ellas es estipular un sistema de coordenadas donde los ejes son ortogonales y las sumas de distancias cuadradas entre las posiciones de los sitios y el origen en el eje k es mayor o igual a dicha sumatoria en el eje $k + 1$. Ambos requisitos los cumple el método de Swan, Dix y Wehrhan (1969), esbozado en el capítulo anterior; pero a diferencia de éste, los procedimientos a considerar aquí no son polares, no suponen determinar los dos objetos más disimiles, ubicarlos como puntos en un espacio y proyectar los demás sobre el segmento que une a estos dos polos. Más bien, el mecanismo básico consiste en convertir la matriz de datos a una de asociación y descomponer o factorizar esta última.

TABLA DE DATOS D

	especie 1	especie 2	...	especie n
sitio 1	a_{11}	a_{12}	...	a_{1n}
sitio 2	a_{21}	a_{22}	...	a_{2n}
...
sitio m	a_{m1}	a_{m2}	...	a_{mn}

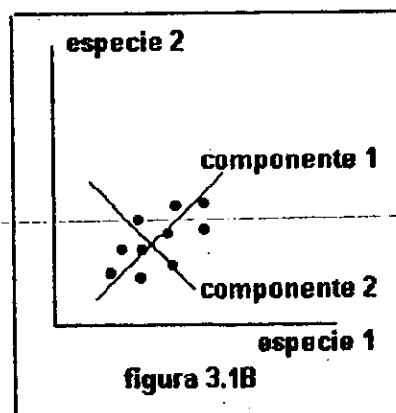
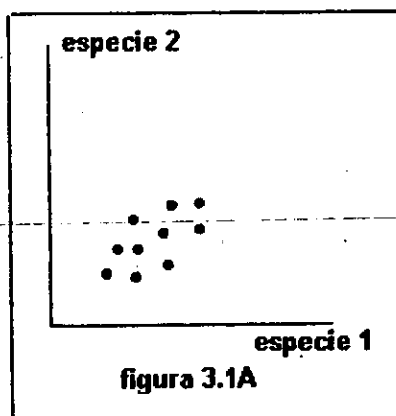
El tabulado D se puede vislumbrar como un espacio constituido por n dimensiones, igual al número total de especies examinadas, en el cual existe una nube de puntos, representativos de las m localidades cuyas coordenadas son las abundancias, a_{ij} , de los taxa presentes en ellas. Tal configuración permite explorar ciertos aspectos de la vegetación estudiada: quizá las direcciones principales de la nube ponen de relieve uno o varios factores ambientales, quizá la constelación se manifiesta como una entidad más o menos compacta, o en su defecto presenta interrupciones marcadas, que separan aglomeraciones definidas de sitios, y éstas ponen de relieve grupos florísticos distintivos.

Si bien semejante modelo geométrico es una herramienta útil, presenta un problema: ¿cómo "ver" un espacio n -dimensional? Se requiere de un método que reduzca la dimensionalidad del sistema, conservando en el mayor grado posible la

estructura de la configuración. Tal es la finalidad de los algoritmos que vamos a estudiar en este capítulo.

3.1. CPR: componentes principales, versión análisis R.

Componentes principales, en su versión análisis R, consiste en convertir la matriz de datos D en un arreglo A cuyas celdillas i, j indican un tipo de asociación entre las especies i, j o columnas i, j de D . Por lo regular, A es la matriz de varianza-covarianza o la de correlación (de Pearson), aunque existen otras posibilidades. Luego es menester factorizar A en sus eigenvectores y valores para después calcular las coordenadas de los sitios en los n componentes principales. El rótulo "análisis R" se refiere a que partimos del espacio columna de D , donde las localidades constituye m puntos en un sistema de n ejes, rotamos estos ejes (quizá también redefinimos sus escalas y trasladamos el origen a otro lugar) para llegar a otro sistema de coordenadas, cuya base son los componentes principales, los cuales surcan las direcciones de mayor variación en la nube de localidades. Ilustremos con un ejemplo hipotético: supóngase que D representa las abundancias de dos especies en diez sitios y el espacio columna de D adopta la forma de la figura 3.1A. En la gráfica 3.1B tenemos la misma constelación pero respecto a las rectas "componente 1" y "componente 2"; la primera enfila por la dirección de mayor espaciamiento de los puntos y la segunda recorre el sentido de mayor dispersión residual -es decir la dirección perpendicular a la primera. Puesto que el componente 1 resume o explica una buena proporción de la variabilidad de la nube, nos podríamos conformar con un ordenamiento unidimensional, a saber, la proyección de los sitios sobre este eje.



Sin más preámbulo, pasemos a explicar los incisos 1 a 5 de CPR:

1) *Transformar la matriz de datos D a D**:

$$\begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{bmatrix} \rightarrow \begin{bmatrix} a^*_{11} & a^*_{12} & \dots & a^*_{1n} \\ a^*_{21} & a^*_{22} & \dots & a^*_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a^*_{m1} & a^*_{m2} & \dots & a^*_{mn} \end{bmatrix}$$

para ello existen diversas posibilidades, algunos ejemplos son:

i) $a^*_{ij} = a_{ij}$

(datos no transformados);

ii) $a^*_{ij} = a_{ij} - a_{.j}$

(datos centrados por la media de la especie j donde: $a_{.j} = \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m a_{ij}$);

iii) $a^*_{ij} = a_{ij} - a_{i.}$

(datos centrados por la media del sitio i donde: $a_{i.} = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n a_{ij}$);

iv) $a^*_{ij} = a_{ij} - a_{.j} - a_{i.} + a_{..}$

(datos doblemente centrados, por sitio y por especie, donde:

$$a_{..} = \frac{1}{mn} \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n a_{ij});$$

v) $a^*_{ij} = \frac{a_{ij}}{\sum_{i=1}^m a_{ij}}$

(datos estandarizados por la abundancia total de la especie);

vi) $a^*_{ij} = \frac{a_{ij}}{\sum_{j=1}^n a_{ij}}$

(datos estandarizados por la abundancia total del sitio);

$$vii) a^*_{ij} = \frac{a_{ij}}{\sqrt{\sum_{i=1}^m a_{ij}^2}}$$

(datos normalizados por especie);

$$viii) a^*_{ij} = \frac{a_{ij}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{ij}^2}}$$

(datos normalizados por sitio);

$$ix) a^*_{ij} = \frac{a_{ij} - a_{.j}}{\sqrt{m}}$$

(datos centrados por especie y estandarizados por la raíz cuadrada del número de sitios);

$$x) a^*_{ij} = \frac{a_{ij} - a_{.j}}{\sqrt{\sum_{i=1}^m (a_{ij} - a_{.j})^2}}$$

(datos centrados por especie y normalizados por la desviación estandar de la especie).

NOTA. Con frecuencia es deseable transformar los datos brutos, sobre todo si las abundancias de un taxón están a escala distinta que las de otro. De hecho, en el tránsito de la figura 3.1A a 3.1B hay un paso intermedio: ubicar los ejes "especie 1" y "especie 2" en el centro de la aglomeración para luego rotarlos. Esto se consigue si operamos:

$$a^*_{ij} = a_{ij} - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m a_{ij}$$

tal como está indicado en el rubro 1.ii (en la sección *Recordatorio de matrices* del capítulo 1, presentamos un ejemplo de CP sin transformación de datos; ver páginas 14 a 16). Al convertir D en D*, el espacio columna sobre el que operamos se remite a esta última matriz.

2) Premultiplicar la matriz D^* por su transpuesta y obtener la matriz de asociación entre especies $A = D^{*T}D^*$

$$\begin{bmatrix} a^*_{11} & a^*_{21} & \dots & a^*_{m1} \\ a^*_{12} & a^*_{22} & \dots & a^*_{m2} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a^*_{1n} & a^*_{2n} & \dots & a^*_{mn} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} a^*_{11} & a^*_{12} & \dots & a^*_{1n} \\ a^*_{21} & a^*_{22} & \dots & a^*_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a^*_{m1} & a^*_{m2} & \dots & a^*_{mn} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} as(e_1, e_1) & as(e_1, e_2) & \dots & as(e_1, e_n) \\ as(e_2, e_1) & as(e_2, e_2) & \dots & as(e_2, e_n) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ as(e_n, e_1) & as(e_n, e_2) & \dots & as(e_n, e_n) \end{bmatrix}$$

tal que:

i) $e_j = [a^*_{1j}, a^*_{2j}, \dots, a^*_{mj}]^T$; e_j es la j -ésima columna de D^* o bien el vector de abundancias transformadas de la especie j .

$$ii) as(e_k, e_h) = as(e_h, e_k) = \sum_{i=1}^m a^*_{ih} a^*_{ik}.$$

NOTA. Premultiplicamos D^* por su transpuesta y así obtenemos la matriz de asociación entre especies A . Hemos optado por representar esta última con celdillas $as(e_h, e_k)$ pues queremos hacer hincapié en el hecho de que se trata de un tabulado de afinidades entre taxa: mientras mayor sea $as(e_h, e_k)$, más parecidas son las distribuciones de las especies h y k en los m parajes. Ahora bien, $A = D^{*T}D^*$, por consiguiente también la podemos representar como:

$$A = \begin{bmatrix} \sum_{i=1}^m (a^*_{i1})^2 & \sum_{i=1}^m a^*_{i1} a^*_{i2} & \dots & \sum_{i=1}^m a^*_{i1} a^*_{in} \\ \sum_{i=1}^m a^*_{i2} a^*_{i1} & \sum_{i=1}^m (a^*_{i2})^2 & \dots & \sum_{i=1}^m a^*_{i2} a^*_{in} \\ \vdots & \vdots & \dots & \vdots \\ \sum_{i=1}^m a^*_{in} a^*_{i1} & \sum_{i=1}^m a^*_{in} a^*_{i2} & \dots & \sum_{i=1}^m (a^*_{in})^2 \end{bmatrix}$$

Por tanto, el arreglo es cuadrado (n filas por n columnas) y además es simétrico, pues:

$$\sum_{i=1}^m a^*_{ih} a^*_{ik} = \sum_{i=1}^m a^*_{ik} a^*_{ih}.$$

El tipo de asociación depende del cambio al que se hayan sometido los datos originales en el paso 1. Por ejemplo, si operamos la transformación que aparece en 1.ix:

$$a^*_{ij} = \frac{a_{ij} - a_{.j}}{\sqrt{m}}$$

A es la matriz de varianza-covarianza. En cambio, si estipulamos:

$$a^*_{ij} = \frac{a_{ij} - a_{.j}}{\sqrt{\sum_{i=1}^m (a_{ij} - a_{.j})^2}}$$

entonces A es la matriz de correlación entre las 1, 2, ..., n especies.

3) Factorizar A en sus eigenvalores y vectores: $A = D^*TD^* = U\Lambda U^T$, tal que:

i) Λ es una matriz diagonal de eigenvalores:

$$\begin{bmatrix} \lambda_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \lambda_2 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \lambda_n \end{bmatrix}$$

donde $\lambda_1 \geq \lambda_2 \geq \dots \geq \lambda_n$.

ii) U es la matriz de eigenvectores:

$$\begin{bmatrix} u_{11} & u_{12} & \dots & u_{1n} \\ u_{21} & u_{22} & \dots & u_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ u_{n1} & u_{n2} & \dots & u_{nn} \end{bmatrix}$$

iii) U^T es la transpuesta de U:

$$\begin{bmatrix} u_{11} & u_{21} & \dots & u_{n1} \\ u_{12} & u_{22} & \dots & u_{n2} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ u_{1n} & u_{2n} & \dots & u_{nn} \end{bmatrix}$$

iv) Para cualesquiera dos columnas de U, u_h y u_k , sucede que:

iv. 1) u_{jh} es la carga de la especie j en el componente h;

- iv.2) u_{jk} es la carga de la especie j en el componente k ;
 iv.3) $(u_{1h}^2 + u_{2h}^2 + \dots + u_{nh}^2)^{1/2} = 1$ y $(u_{1k}^2 + u_{2k}^2 + \dots + u_{nk}^2)^{1/2} = 1$;
 iv.4) si $h \neq k$ entonces $(u_{1h}u_{1k} + u_{2h}u_{2k} + \dots + u_{nh}u_{nk}) = 0$;
 iv.5) $(A)(u_h) = \lambda_h u_h$ y $(A)(u_k) = \lambda_k u_k$.

NOTA. Factorizamos A en sus eigenvalores y vectores (véase capítulo 1, *Recordatorio de matrices*, para más información sobre la factorización de matrices cuadradas). Estos nos van a servir en el paso siguiente para encontrar un sistema de coordenadas alternativo donde plasmar las localidades. Decimos que los elementos que conforman al eigenvector $u_k = [u_{1k}, u_{2k}, \dots, u_{nk}]^T$ son las "cargas" de las 1, 2, ..., n especies en el componente k ; el término "carga" se refiere a los cosenos de los ángulos que es menester rotar los ejes representativos de los n taxa en el espacio columna de D^* para que coincidan con dicho componente. Los eigenvectores son ortonormales, es decir cada uno tiene longitud de 1 y cualesquiera dos diferentes son linealmente independientes entre sí; por eso $(u_k)^T u_k = 1$ y $(u_h)^T u_k = 0$, como se indica en los incisos 3.iv.3 y 3.iv.4. La independencia lineal implica que para cualesquiera coeficientes A y B no es posible establecer una relación $u_{jh} = Au_{jk} + B$ o viceversa; pero, además, los eigenvectores son ortogonales, es decir, si u_h y u_k se representan como flechas (pues son entidades con magnitud y dirección) y el ángulo entre ellas es de 90° . Estas propiedades de los eigenvectores garantizan que los componentes principales sean perpendiculares entre sí. Por su parte, el eigenvalor λ_k es un escalar que satisface la ecuación: $(A)(u_k) = \lambda_k u_k$. Además, las raíces características $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$ son tales que la primera es mayor o igual a la segunda, ésta es mayor o igual a la tercera, etcétera.

4) Asignar a cada vector fila, s_i , de D^* una posición en el sistema de coordenadas de los componentes principales c_1, c_2, \dots, c_n , tal que:

i) $s_i = [a^*_{i1}, a^*_{i2}, \dots, a^*_{in}]$;

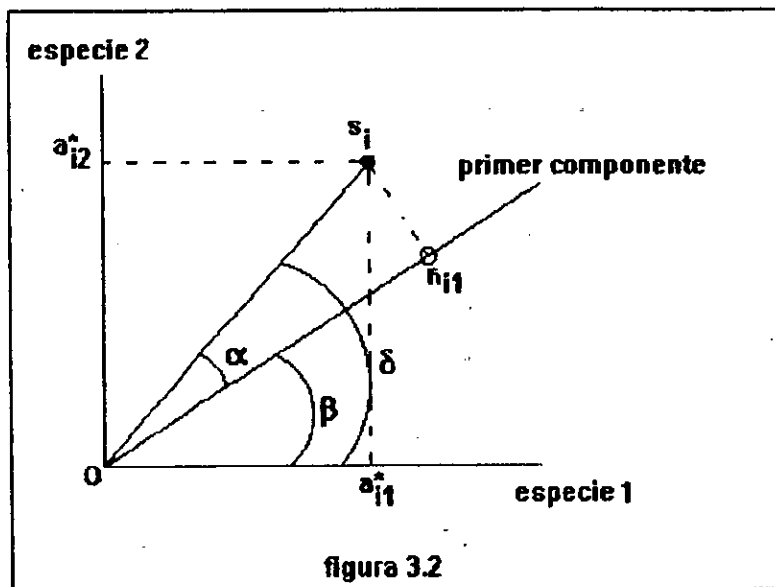
ii) Sea h_k la posición de s_i en el componente c_k , entonces:

ii.1) $h_k = \sum_{j=1}^n a^*_{ij} u_{jk} = s_i u_k$;

ii.2) $c_k = [h_{1k}, h_{2k}, \dots, h_{mk}]^T = D^* u_k$;

$$iii.3) (c_k)^T c_k = (h_{1k}^2 + h_{2k}^2 + \dots + h_{mk}^2) = \lambda_k.$$

NOTA. A los m sitios les asignamos coordenadas en el sistema de componentes. Conviene ver tal operación de manera gráfica para clarificar los apartados del inciso 4.



La figura 3.2 ilustra cómo se calcula la posición h_{i1} de alguna localidad s_i en un primer componente hipotético, para un sistema de sólo dos especies (es decir, el espacio columna de D^* es bidimensional). Aparecen tres ángulos: β , entre el primer componente y el eje denominado especie 1; α entre el componente y la línea que va desde el origen al punto s_i ; y δ , la suma de β y α . Por tanto:

$$\cos \alpha = \cos (\delta - \beta) = \cos \delta \cos \beta + \operatorname{seno} \delta \operatorname{seno} \beta,$$

o bien:

$$\cos \alpha = \cos \beta \frac{a_{i1}^*}{\sqrt{(a_{i1}^*)^2 + (a_{i2}^*)^2}} + \operatorname{seno} \beta \frac{a_{i2}^*}{\sqrt{(a_{i1}^*)^2 + (a_{i2}^*)^2}}.$$

La posición h_{i1} corresponde a: $\cos \alpha \sqrt{(a^*_{i1})^2 + (a^*_{i2})^2}$. En consecuencia, nos queda:

$$h_{i1} = a^*_{i1} \cos \beta + a^*_{i2} \operatorname{sen} \beta = a^*_{i1} \cos \beta + a^*_{i2} \cos(90 - \beta).$$

$\cos \beta$ y $\cos(90 - \beta)$ son, respectivamente, las cargas de las especies 1 y 2 en el primer componente, es decir, corresponden a u_{11} y u_{21} . Así, la ecuación anterior se reduce a:

$$h_{i1} = a^*_{i1} u_{11} + a^*_{i2} u_{21} = \sum_{j=1}^2 a^*_{ij} u_{j1}.$$

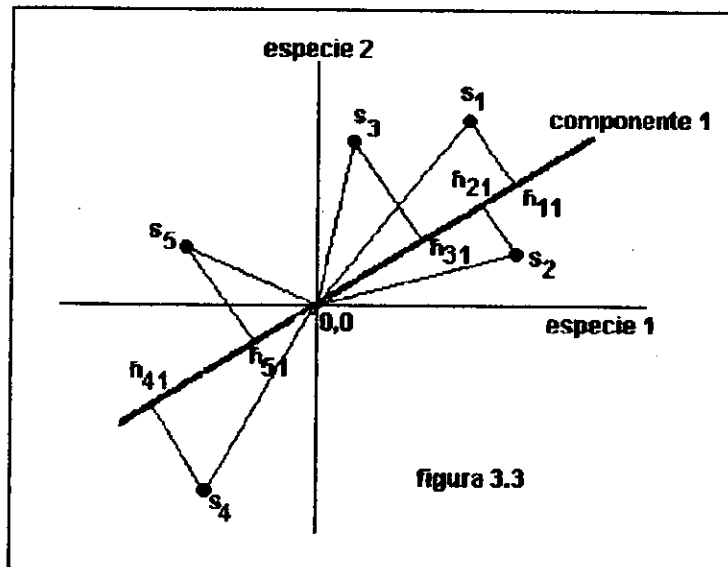


figura 3.3

Para elucidar el significado de los eigenvalores, recurramos al ejemplo de la figura 3.3. Aquí, la matriz D^* adopta la forma:

$$D^* = \begin{bmatrix} a^*_{11} & a^*_{12} \\ a^*_{21} & a^*_{22} \\ a^*_{31} & a^*_{32} \\ a^*_{41} & a^*_{42} \\ a^*_{51} & a^*_{52} \end{bmatrix},$$

donde las abundancias están centradas por especie (por eso el origen se ubica en el centro de la configuración). $h_{11}, h_{21}, \dots, h_{51}$ son las proyecciones perpendiculares de los puntos s_1, s_2, \dots, s_5 sobre una línea que atraviesa el cúmulo. Para cada localidad existe entonces un triángulo con vértices s_i, h_{i1} , y 0. Infinito número de líneas pueden surcar la constelación, pero habrá una para la cual la suma de distancias cuadradas, $\sum d(s_i, h_{i1})^2$, arroja un valor mínimo, a la vez que $\sum d(0, h_{i1})^2$ será máximo. Esta trayectoria, que sigue el sentido de mayor variación en la nube de puntos, es el componente 1; sobre él, la sumatoria de todas las distancias cuadradas $d(0, h_{i1})^2$ es igual al eigenvalor λ_1 . Respecto al ejemplo de la figura 3.3, lo anterior se expresa así:

$$\lambda_1 = (h_{11} - 0)^2 + (h_{21} - 0)^2 + (h_{31} - 0)^2 + (h_{41} - 0)^2 + (h_{51} - 0)^2 = h_{11}^2 + h_{21}^2 + \dots + h_{51}^2.$$

5) Si z es una proporción de variabilidad explicada que el investigador considera satisfactoria, y si:

$$\frac{(\lambda_1 + \lambda_2 + \dots + \lambda_k)}{\sum_{i=1}^n \lambda_i} \geq z$$

entonces el diagrama de ordenación se construye con los k primeros componentes principales.

NOTA. En este apartado reducimos la dimensionalidad del sistema conformado por los n componentes principales, eliminando los últimos $n - k$. La razón

$$\frac{\lambda_k}{\sum_{i=1}^n \lambda_i}$$

indica la proporción de la variabilidad total de la nube de puntos, contenida en c_k , el k -ésimo eje. Por ende la expresión del apartado 5 delata la proporción que alberga la proyección del cúmulo en el espacio constituido por c_1, c_2, \dots, c_k .

Debido a que la variabilidad explicada por c_1 es mayor o igual a la de c_2 y así sucesivamente, podemos descartar los últimos $n-k$ componentes de la serie (aquellos que resumen poca variación) y visualizar la nube en k dimensiones, sin ofuscar la tendencia general de los datos. No obstante, el criterio tocante al valor adecuado de z es un tanto subjetivo; el investigador lo determina, según su experiencia previa y el tamaño de su matriz de datos.¹ A falta de una regla estricta, sólo podemos decir que z debe ser lo más alta posible para el menor número de dimensiones.

3. 2. CPQ: componentes principales, versión análisis Q.

Los pasos de esta vertiente son los mismos que en el análisis R, salvo diferencias importantes en la construcción de la matriz A (pues en lugar de ser una de asociación entre especies, aquí es una de asociación entre sitios) y en la asignación de coordenadas a las localidades en los componentes.

1) Transformar la matriz de datos D a D* como se hace en la versión R del análisis de componentes (ver sección 3.1):

2) Posmultiplicar la matriz D* por su transpuesta y obtener la matriz de asociación entre sitios $A = D^*D^{*T}$

$$\begin{bmatrix} a^*_{11} & a^*_{12} & \dots & a^*_{1n} \\ a^*_{21} & a^*_{22} & \dots & a^*_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a^*_{m1} & a^*_{m2} & \dots & a^*_{mn} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} a^*_{11} & a^*_{21} & \dots & a^*_{m1} \\ a^*_{12} & a^*_{22} & \dots & a^*_{m2} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a^*_{1n} & a^*_{2n} & \dots & a^*_{mn} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} as(s_1, s_1) & as(s_1, s_2) & \dots & as(s_1, s_m) \\ as(s_2, s_1) & as(s_2, s_2) & \dots & as(s_2, s_m) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ as(s_m, s_1) & as(s_m, s_2) & \dots & as(s_m, s_m) \end{bmatrix}$$

tal que:

i) s_i es la i -ésima fila de la matriz D* o bien el vector de abundancias transformadas de las 1, 2, ..., n especies en el sitio i .

$$ii) as(s_k, s_h) = as(s_h, s_k) = \sum_{j=1}^n a^*_{hj} a^*_{kj}$$

¹ Se han propuesto pruebas de significancia para los componentes principales, pero no parecen tener mucho consenso o uso entre fitosociólogos que aplican esta técnica ordenadora (vease Goodall, 1954, Jackson, 1993 y Franklin *et al.*, 1995; véase también la nota 4, en el capítulo 4 del presente trabajo).

NOTA. En el análisis R, la matriz $A = D^*D^*$ es una de asociación entre especies, pero en la versión Q, $A = D^*D^{*T}$: la relación, por tanto, es entre sitios:

$$A = D^*D^{*T} = \begin{bmatrix} \sum_{j=1}^n (a^*_{1j})^2 & \sum_{j=1}^n a^*_{1j} a^*_{2j} & \dots & \sum_{ij=1}^n a^*_{1j} a^*_{mj} \\ \sum_{j=1}^n a^*_{2j} a^*_{1j} & \sum_{j=1}^n (a^*_{2j})^2 & \dots & \sum_{ij=1}^n a^*_{2j} a^*_{mj} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \sum_{j=1}^n a^*_{mj} a^*_{1j} & \sum_{j=1}^n a^*_{mj} a^*_{2j} & \dots & \sum_{j=1}^n (a^*_{mj})^2 \end{bmatrix}$$

3) Factorizar A en sus eigenvalores y vectores: $A = D^*D^{*T} = h\Lambda h^T$, tal que:

i) Λ es una matriz diagonal de eigenvalores:
$$\begin{bmatrix} \lambda_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \lambda_2 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \lambda_m \end{bmatrix}$$

donde $\lambda_1 \geq \lambda_2 \geq \dots \geq \lambda_m$

ii) h es la matriz de eigenvectores:
$$\begin{bmatrix} h_{11} & h_{12} & \dots & h_{1m} \\ h_{21} & h_{22} & \dots & h_{2m} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ h_{m1} & h_{m2} & \dots & h_{mm} \end{bmatrix}$$

iii) h^T es la transpuesta de h ;

iv) Para cualesquiera dos columnas de h , h_h y h_k , sucede que:

iv. 1) h_{ih} es la carga del sitio i en el componente h ;

iv. 2) h_{ik} es la carga del sitio i en el componente k ;

$$iv.3) (h_{1h}^2 + h_{2h}^2 + \dots + h_{mh}^2)^{1/2} = \sqrt{\lambda_h} \text{ y}$$

$$(h_{1k}^2 + h_{2k}^2 + \dots + h_{mk}^2)^{1/2} = \sqrt{\lambda_k};$$

$$iv.4) \text{ si } h \neq k \text{ entonces } (h_{1h}h_{1k} + h_{2h}h_{2k} + \dots + h_{mh}h_{mk}) = 0;$$

$$iv.5) (A)(h_h) = \lambda_h h_h \text{ \& } (A)(h_k) = \lambda_k h_k.$$

4) Asignar a cada vector fila, s_i , de D^* una posición en el sistema de coordenadas de los componentes principales c_1, c_2, \dots, c_m , tal que:

i) h_{ik} es la coordenada de s_i en el eje c_k ;

ii) $c_k = [h_{1k}, h_{2k}, \dots, h_{mk}]^T$;

iii) $(c_k)^T c_k = (h_{1k}^2 + h_{2k}^2 + \dots + h_{mk}^2) = \lambda_k.$

NOTA. En los pasos 3 y 4, A se somete a una descomposición espectral y de ahí se obtienen sus eigenvalores y vectores. Cabe decir que la raíz característica, λ_k , del análisis Q es la misma λ_k del análisis R. Por otra parte confeccionamos los eigenvectores de modo que acusen una longitud igual a la raíz cuadrada de su eigenvalor correspondiente. Esto es una diferencia sutil respecto al análisis R, pues allí se estableció que la longitud es igual a 1. Sin embargo, tales peculiaridades del Q -igualdad de eigenvalores con el R, pero distintas longitudes de eigenvectores- implican una solución idéntica a la que ofrece la versión R, para los primeros m ejes, siempre y cuando la conversión de D a D^* sea la misma en ambas modalidades. Veamos por qué sucede esto. Componentes principales - sea de tipo R o Q- se finca en un principio básico del álgebra lineal: para toda matriz cuadrada existe algún vector tal que si éste postmultiplica aquella entonces el producto es el mismo vector multiplicado por un escalar. En efecto, el análisis R supone:

$$D^* T D^* u_k = \lambda_k u_k,$$

Si ambos lados de la ecuación se premultiplican por D^* , entonces

$$D^*D^{*T}(D^*u_k) = D^*\lambda_k u_k = \lambda_k(D^*u_k).$$

Por su parte, el análisis Q sostiene que:

$$D^*D^{*T}h_k = \omega_k h_k.$$

Al comparar $D^*D^{*T}(D^*u_k) = \lambda_k(D^*u_k)$ con $D^*D^{*T}h_k = \omega_k h_k$, salta a la vista que $\lambda_k = \omega_k$ y que (D^*u_k) es igual a h_k . Ahora bien, si la longitud del vector u_k es igual a 1, es decir $(u_k^T u_k)^{1/2} = 1$, - o bien $u_k^T u_k = 1$ - entonces:

$$h_k^T h_k = (D^*u_k)^T (D^*u_k) = u_k^T D^{*T} D^* u_k = u_k^T \lambda_k u_k = \lambda_k u_k^T u_k = \lambda_k.$$

Puesto que $(h_k^T h_k)^{1/2} = (h_{1k}^2 + h_{2k}^2 + \dots + h_{mk}^2)^{1/2}$, en el inciso 3.iv.3 decimos que la longitud de cualquier eigenvector h_k es igual a la raíz cuadrada de su eigenvalor correspondiente.

La ordenación de localidades por la vía Q es idéntica a la obtenida con el procedimiento R. En nuestra reconstrucción de esta última modalidad -en la sección 3.1.- planteamos que el vector de coordenadas de los sitios en el k -ésimo eje está dado por D^*u_k ; pero recién acabamos de señalar que $h_k = (D^*u_k)$. El hecho tiene implicaciones prácticas; por ejemplo, si la tabla de datos presenta más sitios que especies, conviene ejecutar un análisis R, pues nos ahorramos tiempo en cálculos matemáticos. Si la situación es al revés, enconomizamos gastos de computadora transitando por la vía Q.²

5) Si z es una proporción de variabilidad explicada que el investigador considera satisfactoria, y si:

² En la actualidad, esta observación es poco relevante, gracias a los avances en computación. Pero hace apenas unos años, sí era importante el criterio relativo al ahorro de tiempo en cálculos numéricos y, en consecuencia, la selección de una de las dos modalidades del análisis de componentes. De cualquier manera, no está demás presentar aquí las versiones R y Q, ya que la exposición de ambas brinda una visión más comprensiva de CP.

$$\frac{(\lambda_1 + \lambda_2 + \dots + \lambda_k)}{\sum_{i=1}^n \lambda_i} \geq z$$

entonces el diagrama de ordenación se construye con los k primeros componentes principales.

NOTA. Reducimos la dimensionalidad del ordenamiento de acuerdo a los mismos criterios esbozados en el apartado 5 del método R.

Por último, huelga decir que con CP y sus dos vertientes, además de generar una representación de localidades, también podemos derivar una ordenación de especies. Incluso nada nos impide plasmar los puntos-sitio y los puntos-especie en el mismo diagrama y así obtener una imagen que suele llamarse *biplot*. Denominemos el lugar ocupado por el taxón j en el componente k como ε_{jk} ; dicho valor es igual a:

i) $\varepsilon_{jk} = \sqrt{\lambda_k} u_{jk}$, si realizamos el análisis R, o bien

ii) $\varepsilon_{jk} = \frac{1}{\sqrt{\lambda_k}} \sum_{i=1}^m a_{ij} f_{ik}$, si procedemos con el análisis Q.

El motivo de multiplicar por $\sqrt{\lambda_k}$ y $\frac{1}{\sqrt{\lambda_k}}$ en uno y otro caso reside en presentar los puntos-sitio y puntos-especie a una misma escala. Aclaremos examinando la primera ecuación. Conviene recordar que la longitud del vector u_k es de 1; si hubieramos dicho que ε_{jk} es igual a u_{jk} entonces ocurriría lo siguiente:

$$(\varepsilon_{1k}^2 + \varepsilon_{2k}^2 + \dots + \varepsilon_{nk}^2) = 1 \text{ mientras que } (f_{1k}^2 + f_{2k}^2 + \dots + f_{mk}^2) = \lambda_k.$$

En otras palabras, tendríamos una escala para las coordenadas de los taxos y otra para las ubicaciones de los parajes. En cambio, $(\varepsilon_{1k}^2 + \varepsilon_{2k}^2 + \dots + \varepsilon_{nk}^2) = \lambda_k$ si empleamos la fórmula:

$$\varepsilon_{jk} = \sqrt{\lambda_k} u_{jk}.$$

3.3. VP: vectores posicionales, método de Orloci (1966)

VP se propuso a mediados de la década de los sesentas como un método que se aproxima a componentes principales -es decir, tiene una lógica parecida- pero que puede ser más accesible a biólogos con un entrenamiento matemático rudimentario, pues su ejecución no requiere conocimientos sobre factorización de matrices, eigenvalores y demás particularidades del álgebra lineal. Justo es decir que VP no tuvo mucha repercusión en el estudio de comunidades bióticas; sin embargo, resulta interesante detenerse en este algoritmo (que hemos reconstruido en 7 pasos), pues permite una cierta visualización geométrica del *modus operandi* de procedimientos tipo CP.

1) Transformar la matriz de datos D a D^* tal que:

$$i) a^*_{ij} = a_{ij} - a_{.j},$$

donde $a_{.j}$ es como se define en el paso 1 de CP análisis R (este capítulo, sección 3.1)

NOTA. Las celdillas de la matriz de datos se centran según la media de cada especie en los m sitios. Esto equivale a estipular una localidad promedio G , centroide de la nube de puntos en un espacio n -dimensional, cuyos ejes son las columnas de D y los puntos representan las localidades. La transformación de D a D^* ubica el origen en G .

2) Posmultiplicar la matriz D^* por su transpuesta y obtener la matriz de asociación entre sitios $A = D^*D^{*T}$

$$\begin{bmatrix} a^*_{11} & a^*_{12} & \dots & a^*_{1n} \\ a^*_{21} & a^*_{22} & \dots & a^*_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a^*_{m1} & a^*_{m2} & \dots & a^*_{mn} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} a^*_{11} & a^*_{21} & \dots & a^*_{m1} \\ a^*_{12} & a^*_{22} & \dots & a^*_{m2} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a^*_{1n} & a^*_{2n} & \dots & a^*_{mn} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} as(s_1, s_1) & as(s_1, s_2) & \dots & as(s_1, s_m) \\ as(s_2, s_1) & as(s_2, s_2) & \dots & as(s_2, s_m) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ as(s_m, s_1) & as(s_m, s_2) & \dots & as(s_m, s_m) \end{bmatrix}$$

tal que $as(s_k, s_h)$ es como se define en paso 2 de CP versión Q (este capítulo, sección 3.2)

NOTA. La matriz D^* se convierte en una matriz de asociación A de m filas y m columnas. La celdilla k, h de A indica el grado de proximidad entre los parajes s_k ,

s_h . Con la notación $A = D^*D^{*T}$ estamos poniendo de relieve que el algoritmo es análogo a CP versión análisis Q.

3) *Seleccionar la columna i de A que redunde en el mayor valor de:*

$$\sum_{h=1}^m \frac{as(s_h, s_i)^2}{as(s_i, s_i)} = \sum_{h=1}^m \frac{\left(\sum_{j=1}^n a^*_{hj} a^*_{ij} \right)^2}{\sum_{j=1}^n (a^*_{ij})^2}$$

4) $[h_{11}, h_{21}, \dots, h_{m1}]$ es el vector de coordenadas de los sitios s_1, s_2, \dots, s_m en el primer eje de ordenación, tal que:

$$h_{h1} = \frac{as(s_h, s_i)}{\sqrt{as(s_i, s_i)}} = \frac{\sum_{j=1}^n a^*_{hj} a^*_{ij}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n (a^*_{ij})^2}}$$

donde i se refiere a la columna de A seleccionada en 3.

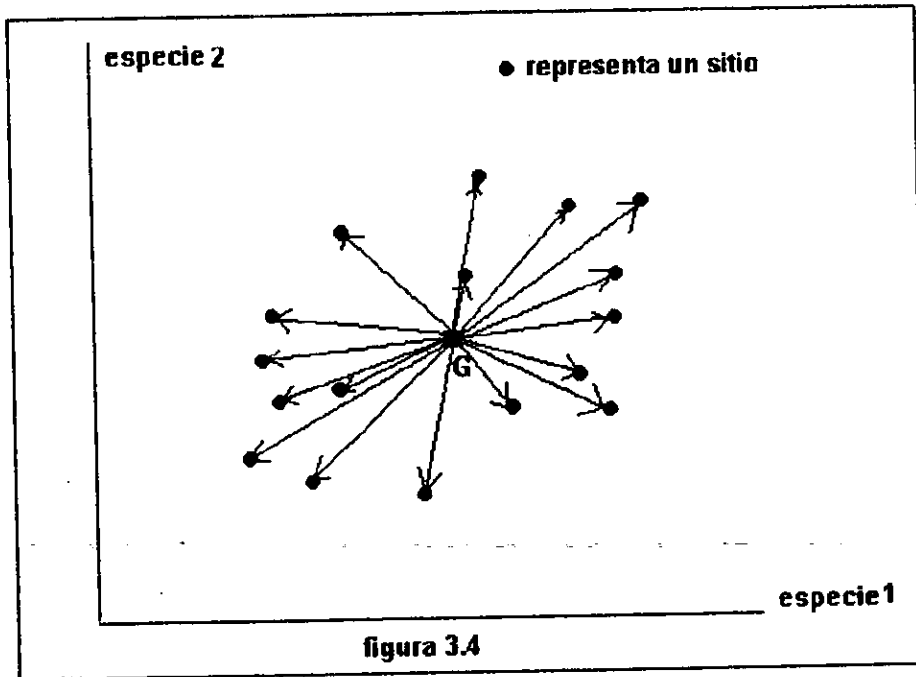
NOTA. Conviene ver con cierto detalle la razón de los pasos 3 y 4. El método de Orloci construye una serie de vectores que parten de G y desembocan en los puntos del cúmulo descrito en la explicación al inciso 1. La idea entonces es encontrar el tuplo cuya trayectoria es la que mejor se aproxima a la dirección de máxima variación de esa nube, pues él será el primer eje de ordenación. Ilustremos el concepto en un espacio de dos dimensiones (es decir, D consta de m sitios y dos especies; ver figura 3.4). El vector que se escoge es aquél sobre el cual la suma de proyecciones cuadradas de todos los otros vectores es la máxima. Al ubicar G como el origen, cualquier punto s_j es un vector $[a^*_{j1}, a^*_{j2}, \dots, a^*_{jn}]$ y su longitud cuadrada está dada por:

$$\sum_{j=1}^n (a^*_{ij})^2,$$

que corresponde a la celdilla i, i de A . La proyección de cualquier otro s_h sobre s_i es³:

proyección de s_h en $s_i = (\text{longitud de } s_h)(\text{coseno del ángulo entre } s_h \text{ y } s_i) =$

$$\sqrt{s_h s_h^T} \frac{s_i s_h^T}{\sqrt{s_h s_h^T} \sqrt{s_i s_i^T}} = \frac{s_i s_h^T}{\sqrt{s_i s_i^T}} = \frac{\sum_{j=1}^n a^*_{hj} a^*_{ij}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n (a^*_{ij})^2}} = \frac{as(s_h, s_i)}{\sqrt{as(s_i, s_i)}}$$



Por tanto, la suma de proyecciones cuadradas es:

$$\sum_{h=1}^m \frac{as(s_h, s_i)^2}{as(s_i, s_i)} = \sum_{h=1}^m \frac{\left(\sum_{j=1}^n a^*_{hj} a^*_{ij} \right)^2}{\sum_{j=1}^n (a^*_{ij})^2}$$

³ Por lo general, el producto interno de dos vectores, x y z , se representa como $x^T z$ o $z^T x$, pues se supone que ambos son arreglos tipo columna. Nuestra notación es distinta -decimos que $s_i s_h^T$ - pues conviene recordar que estamos representando los sitios como vectores fila de la matriz D^* ; por eso postmultiplicamos por la transpuesta.

que es la fórmula expuesta en 3. Si acaso dicha sumatoria alcanza un valor máximo para la columna i de A , entonces el primer eje de la ordenación está dado por el vector s_i , y la coordenada de cualquier otro paraje s_h es como ya hemos dicho: la proyección de éste en aquél (ver figura 3.5). Nótese que la suma de proyecciones cuadradas es un concepto análogo al de eigenvalor (ver secciones 3.1 y 3.2, arriba).

5) Transformar $A_{(m \times m)}$ a $A_R_{(m-1 \times m-1)}$, eliminando la i -ésima fila e i -ésima columna de A y estipulando que:

$$i) A_R = \begin{bmatrix} a_{s_R}(s_1, s_1) & a_{s_R}(s_1, s_2) & \dots & a_{s_R}(s_1, s_{m-1}) \\ a_{s_R}(s_2, s_1) & a_{s_R}(s_2, s_2) & \dots & a_{s_R}(s_2, s_{m-1}) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{s_R}(s_{m-1}, s_1) & a_{s_R}(s_{m-1}, s_2) & \dots & a_{s_R}(s_{m-1}, s_{m-1}) \end{bmatrix},$$

$$ii) a_{s_R}(s_h, s_h) = a(s_h, s_h) - f_{h1}^2.$$

$$iii) a_{s_R}(s_k, s_h) = a_{s_R}(s_h, s_k) = a(s_k, s_h) - f_{h1}f_{k1}.$$

NOTA. La confección de un segundo eje requiere formular una matriz de asociación residual, A_R , de $m - 1$ hileras y $m - 1$ columnas. Para ello se eliminan las siguientes columnas y filas de A :

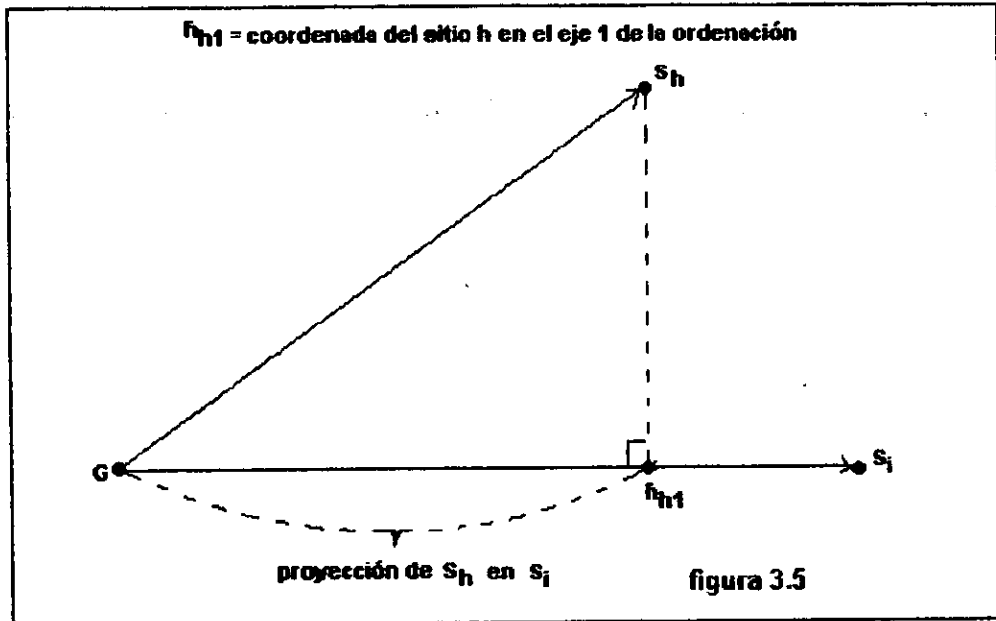
columna $[a(s_1, s_i), \dots, a(s_i, s_i), \dots, a(s_m, s_i)]^T$

hilera $[a(s_i, s_1), \dots, a(s_i, s_i), \dots, a(s_i, s_m)]$

y se transforman los valores de las celdillas restantes, de acuerdo a las fórmulas 5.ii y 5.iii. En otras palabras, se eliminan todas aquellas casillas que ponen de relieve la asociación del sitio s_i con cualquier otra localidad, pues el vector representativo de s_i es el que se escogió como primer eje en el paso 3. Ahora bien, para llegar a la ecuación 5.ii conviene mirar de nuevo la figura 3.5; allí se ve que, ya definido el primer eje, cualquier otro vector s_h es la suma de dos vectores: el que va de G a f_{h1} y el que transcurre de f_{h1} a s_h ; este último es el residuo de

s_h . Por consiguiente, si denominamos la distancia entre f_{h1} y s_h como a , y la que hay entre G y s_h como c tenemos:

$$a^2 = c^2 - f_{h1}^2 = s_h s_h^T - f_{h1}^2 = as(s_h, s_h) - f_{h1}^2 = as_R(s_h, s_h).$$



¿Pero qué pasa con la asociación residual entre dos localidades distintas, por ejemplo s_h y s_k ? En este caso, la expresión es la que aparece en 5.iii:

$$as_R(s_k, s_h) = as(s_k, s_h) - f_{h1}f_{k1}.$$

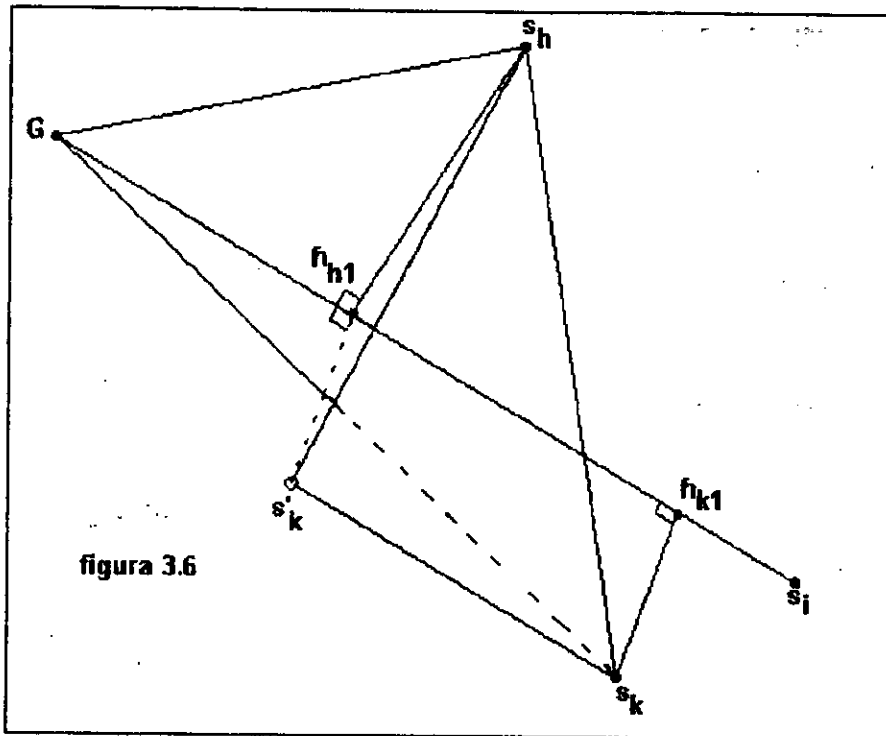
Llegar a esto requiere ciertas operaciones, las cuales se exponen a continuación.

En la figura 3.6, los vectores s_h , s_i y s_k no están en el mismo plano, además los residuos de s_k y s_h arrancan de diferentes puntos en el trayecto de s_i .

Imagínese que de f_{h1} parte un vector paralelo al residuo de s_k y conduce a un punto s'_k . Evidentemente la altura de s'_k y s_k , respecto al primer eje (s_i) es la misma. El triángulo con vértices en s_h , s'_k y s_k es recto y tiene por hipotenusa el segmento entre s_h y s_k , por ende:

$$\text{distancia}^2(\mathbf{s}_h, \mathbf{s}'_k) = \text{distancia}^2(\mathbf{s}_h, \mathbf{s}_k) - \text{distancia}^2(\mathbf{s}_k, \mathbf{s}'_k) =$$

$$\text{distancia}^2(\mathbf{s}_h, \mathbf{s}_k) - (\hat{h}_{1k} - \hat{h}_{1h})^2 = (\mathbf{s}_h - \mathbf{s}_k)(\mathbf{s}_h - \mathbf{s}_k)^T - (\hat{h}_{1h} - \hat{h}_{1k})^2.$$



El resultado es la distancia cuadrada residual entre \mathbf{s}_h y \mathbf{s}_k . La ley de cosenos establece que:

$$\cos \alpha = \frac{\mathbf{s}_h \mathbf{s}_h^T + \mathbf{s}_k \mathbf{s}_k^T - (\mathbf{s}_h - \mathbf{s}_k)(\mathbf{s}_h - \mathbf{s}_k)^T}{2 \sqrt{\mathbf{s}_h \mathbf{s}_h^T} \sqrt{\mathbf{s}_k \mathbf{s}_k^T}},$$

donde α es el ángulo entre \mathbf{s}_h y \mathbf{s}_k . Si se manipula la ecuación, se obtiene:

$$\sqrt{\mathbf{s}_h \mathbf{s}_h^T} \sqrt{\mathbf{s}_k \mathbf{s}_k^T} \cos \alpha = \frac{\mathbf{s}_h \mathbf{s}_h^T + \mathbf{s}_k \mathbf{s}_k^T - (\mathbf{s}_h - \mathbf{s}_k)(\mathbf{s}_h - \mathbf{s}_k)^T}{2}.$$

Resulta fácil demostrar que

$$\sqrt{s_h s_h^T} \sqrt{s_k s_k^T} \cos \alpha = as(s_h, s_k),$$

pues, como vimos en la explicación al inciso 3,

$$\frac{as(s_h, s_k)}{\sqrt{as(s_k, s_k)}} = \sqrt{s_h s_h^T} \cos \alpha.$$

$$\text{Por consiguiente: } as(s_h, s_k) = \sqrt{as(s_k, s_k)} \sqrt{s_h s_h^T} \cos \alpha.$$

Ahora bien, $as(s_k, s_k)^{1/2}$ equivale a $(s_k \times s_k^T)^{1/2}$, entonces:

$$as(s_h, s_k) = \sqrt{s_h s_h^T} \sqrt{s_k s_k^T} \cos \alpha = \frac{s_h s_h^T + s_k s_k^T - (s_h - s_k)(s_h - s_k)^T}{2}.$$

Si en tal enunciado se sustituyen los vectores y distancias cuadradas residuales, el resultado es

$$as_R(s_h, s_k) = \frac{(s_h s_h^T - f_{h1}^2) + (s_k s_k^T - f_{k1}^2) - ((s_h - s_k)(s_h - s_k)^T - (f_{h1} - f_{k1})^2)}{2}$$

Y esto, después de algunas manipulaciones algebraicas, se reduce a:

$$as_R(s_h, s_k) = \frac{s_h s_h^T + s_k s_k^T - (s_h - s_k)(s_h - s_k)^T}{2} - f_{h1} f_{k1} = as(s_h, s_k) - f_{h1} f_{k1}.$$

6) Escoger la columna h de A_R que acuse el mayor valor de:

$$\sum_{k=1}^{m-1} \frac{as_R(s_h, s_k)^2}{as_R(s_h, s_h)},$$

7) $[f_{12}, f_{22}, \dots, f_{m2}]$ es el vector de coordenadas de los sitios s_1, s_2, \dots, s_m en el segundo eje de ordenación, tal que:

$$i) f_{k2} = \frac{as_R(s_h, s_k)}{\sqrt{as_R(s_h, s_h)}};$$

$$ii) f_{i2} = 0 \text{ para la localidad } s_i \text{ cuya coordenada } f_{i1} = \frac{as(s_i, s_i)}{\sqrt{as(s_i, s_i)}}.$$

NOTA. Los pasos 6 y 7 son análogos a 3 y 4, pero ahora para confeccionar un segundo eje de ordenación. El residuo de aquel s_h que arroje el mayor valor de la expresión plasmada en el inciso 6 constituye el segundo eje de la ordenación, y la coordenada de cualquier otro sitio s_k sobre él está dada por 7.i, o bien, planteado en términos de las abundancias de especies en los sitios, está dada por:

$$f_{k2} = \frac{\sum_{j=1}^n a^*_{hj} a^*_{kj} - \frac{\left(\sum_{j=1}^n a^*_{hj} a^*_{ij}\right)\left(\sum_{j=1}^n a^*_{kj} a^*_{ij}\right)}{\sum_{j=1}^n (a^*_{ij})^2}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n (a^*_{hj})^2 - \frac{\left(\sum_{j=1}^n a^*_{hj} a^*_{ij}\right)^2}{\sum_{j=1}^n (a^*_{ij})^2}}}$$

En el caso de aquel s_i que sirvió para construir el primer eje del ordenamiento, la posición f_{i2} es igual a cero.

La derivación de dimensiones subsecuentes consiste en repetir los pasos 5 a 7, pero estipulando matrices residuales de $m - 2 \times m - 2$, $m - 3 \times m - 3$ y así sucesivamente.

3.4. CoP: Análisis de coordenadas principales (Gower, 1966).

Para mediados de los sesenta, componentes principales ya había adquirido cierta popularidad entre los ecólogos vegetales y otros biólogos. Sin embargo, la técnica, como hemos visto, opera con índices de asociación entre objetos del tipo productos cruzados $\left(\sum_{i=1}^m a_{ih} a_{ik} \right)$, lo cual resultaba una limitante en el contexto de la fitosociología, pues esta disciplina había desarrollado una amplia gama de coeficientes de disimilitud y semejanza, y buena parte de ellos no eran del tipo productos cruzados (ver capítulo 9, cuadro.9.1). Por tanto, surgió la necesidad de un algoritmo que tuviera las cualidades de componentes principales, pero que diera cabida a una mayor diversidad de matrices de asociación. Gower diseñó CoP con la finalidad de cubrir esa demanda. Aquí, hemos reconstruido el método en 5 pasos que exponemos a continuación.

1) Transformar la matriz de datos D a una de asociación entre sitios A

$$\begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{bmatrix} \rightarrow \begin{bmatrix} as(s_1, s_1) & as(s_1, s_2) & \dots & as(s_1, s_m) \\ as(s_2, s_1) & as(s_2, s_2) & \dots & as(s_2, s_m) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ as(s_m, s_1) & as(s_m, s_2) & \dots & as(s_m, s_m) \end{bmatrix}$$

tal que:

i) si $d^2(s_i, s_j)$ es la distancia euclídea cuadrada entre los sitios s_i y s_j :

$$d^2(s_i, s_j) = \sum_{h=1}^m (a_{ih} - a_{jh})^2 \propto as(s_i, s_i) - as(s_j, s_j) + 2as(s_i, s_j),$$

donde \propto significa "es proporcional a".

NOTA. La matriz de datos se convierte en una de asociación; nótese que no se especifica una fórmula precisa para $as(s_i, s_j)$, ni se ha establecido alguna transformación de las celdillas de D . Por tanto, CoP da cabida a múltiples índices de proximidad entre un sitio y otro; sin embargo, plantea una restricción: la medida que se use debe conservar el principio que se estipula en 1.i. Es decir, el

cuadrado de la distancia euclídea entre dos localidades es proporcional a una combinatoria específica de los coeficientes de asociación entre ambos parajes. Muchos coeficientes de asociación tienen esta propiedad deseable. De hecho, la tienen todos los que son del tipo:

$$\sum_{h=1}^n a^*_{ih} a^*_{jh},$$

donde a^*_{ih} y a^*_{jh} se refieren a las transformaciones de los datos originales, esbozadas en el inciso 1 de componentes principales análisis R (ver arriba, sección 3.1 de este capítulo). Por supuesto, la distancia euclidiana también respeta el principio en cuestión; incluso, la regla se mantiene para ciertos índices que sólo toman en cuenta la presencia o ausencia de las especies en los sitios, por ejemplo:

$$as(s_i, s_j) = \frac{A + D}{A + B + C + D},$$

donde A se refiere al número de especies que los sitios i, j tienen en común; B indica el número de taxa presentes en i pero ausentes en j ; C es el número de especies presentes en j que no figuran en i ; y D es el número de taxa presentes en la matriz de datos, pero ausentes en los dos sitios i y j . Esta mayor versatilidad en cuanto a los coeficientes de asociación entre localidades es la ventaja principal de CoP sobre CP.

2) Convertir A a A*

$$A = \begin{bmatrix} as(s_1, s_1) & as(s_1, s_2) & \dots & as(s_1, s_m) \\ as(s_2, s_1) & as(s_2, s_2) & \dots & as(s_2, s_m) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ as(s_m, s_1) & as(s_m, s_2) & \dots & as(s_m, s_m) \end{bmatrix} \rightarrow A^* = \begin{bmatrix} \alpha_{11} & \alpha_{12} & \dots & \alpha_{1n} \\ \alpha_{21} & \alpha_{22} & \dots & \alpha_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \alpha_{m1} & \alpha_{m2} & \dots & \alpha_{mn} \end{bmatrix}$$

tal que:

$$i) \alpha_{ij} = as(s_i, s_j) - \frac{1}{m} \sum_{h=1}^m as(s_i, s_h) - \frac{1}{m} \sum_{h=1}^m as(s_j, s_h) + \frac{1}{m^2} \sum_{k=1}^m \sum_{h=1}^m as(s_k, s_h).$$

NOTA. En realidad, CoP constituye dos análisis de componentes principales escalonados, el primero de tipo Q y el siguiente de tipo R:

- 1) La matriz de asociación A es igual DD^T (o D^*D^{*T} , si el usuario transforma los datos originales); A se descompone en $V\Psi V^T$, donde los eigenvalores tienen una longitud de 1. La matriz de coordenadas-sitios en este sistema referencial es $V\Psi^{1/2}$ y ésta se toma como si fuera un nuevo tabulado de datos. A todas las celdillas de $V\Psi^{1/2}$ se les resta la media de su columna correspondiente para obtener la matriz B y luego se genera otra tabla de asociación B^TB .
- 2) B^TB se factoriza a sus eigenvalores y vectores; de ahí se deriva el diagrama de ordenación, en el cual van a estar representados los parajes.

Pero Gower (1966) propuso colapsar los dos pasos en uno solo. La matriz A se convierte en A^* al restar de cada celdilla i, j la media de la columna j , la media de la fila i y luego sumar la media total de todos los elementos de la tabla. Según Gower, tal operación garantiza que A^* sea semidefinida positiva para una gran cantidad de índices de asociación; es decir, que la factorización de A^* redunde en eigenvalores mayores o iguales a cero, de modo que los ejes derivados de esa descomposición sean reales, no imaginarios. A^* presenta otros aspectos dignos de mención. En primer lugar, la suma de elementos pertenecientes a cualesquiera de sus columnas es igual a cero. Por otra parte:

$$\alpha_{ii} + \alpha_{jj} - 2\alpha_{ij} = as(s_i, s_i) + as(s_j, s_j) - 2as(s_i, s_j)$$

y, por tanto, se conserva la propiedad de distancia antes mencionada. Finalmente, A^* tiene una raíz característica igual a cero, pues siempre es posible representar m puntos en $m - 1$ dimensiones.

3) Factorizar A^* en sus eigenvalores y vectores, tal que:

i) $A^* = U\Lambda U^T$;

ii) Λ es una matriz diagonal de eigenvalores, donde $\lambda_1 \geq \lambda_2 \geq \dots \geq \lambda_m$ (ver secciones 3.1 y 3.2, arriba);

iii) U es la matriz de eigenvectores y U^T es la transpuesta de U ;

v) para cualesquiera dos columnas de U , u_h y u_k , sucede que:

- iv.1) $(u_{1h}^2 + u_{2h}^2 + \dots + u_{mh}^2)^{1/2} = 1$ & $(u_{1k}^2 + u_{2k}^2 + \dots + u_{mk}^2)^{1/2} = 1$;
 iv.2) si $h \neq k$ entonces $(u_{1h}u_{1k} + u_{2h}u_{2k} + \dots + u_{mh}u_{mk}) = 0$;
 iv.3) $(A^*)(u_h) = \lambda_h u_h$ y $(A^*)(u_k) = \lambda_k u_k$.

4) f_{ik} es la coordenada del sitio i en el eje k , c_k , tal que:

- i) $f_{ik} = (\lambda_k)^{1/2} u_{ik}$;
 ii) $c_k = [f_{1k}, f_{2k}, \dots, f_{mk}]^T$;
 iii) $c_k^T c_k = (f_{1k}^2 + f_{2k}^2 + \dots + f_{mk}^2) = \lambda_k$;
 iv) $c_i^T c_k = 0$ para todo $i \neq k$;

NOTA. A^* se factoriza a sus raíces y vectores característicos $U \Lambda U^T$. Por consiguiente, la coordenada de cualquier sitio s_i en el eje k es $f_{ik} = (\lambda_k)^{1/2} u_{ik}$. El

vector $[f_{1k}, f_{2k}, \dots, f_{mk}]^T$ pone de relieve las posiciones de todas la m localidades en el eje k , y su longitud cuadrada es λ_k . Puesto que los eigenvalores son medidas de dispersión y $\lambda_1 \geq \lambda_2 \geq \dots \geq \lambda_m$, la primera línea surca la dirección de mayor variabilidad en los datos, la ordenada 2 recorre el sentido de mayor variabilidad residual (luego de descontar la variación explicada por la abcisa) y así sucesivamente. Los ejes son ortogonales (perpendiculares) entre sí, por eso $c_i^T c_k$ es igual a cero.

5) Si z es un valor de variabilidad explicada que el usuario considera suficiente y si:

$$\frac{\sum_{i=1}^k \lambda_i}{\sum_{i=1}^m \lambda_i} \geq z, \text{ para } k < m,$$

entonces el diagrama de ordenación se construye con los primeros k ejes.

NOTA. Tal como sucede con componentes principales, el usuario construye su diagrama de ordenación seleccionando los primeros k ejes que resumen la mayor parte de la variación en los datos.

CAPÍTULO 4

FAMILIA DE ORDENACIONES POR REDUCCIÓN DE MALDAD DE AJUSTE

Los métodos que se van a reseñar aquí -el escalamiento multidimensional no métrico de Kruskal y el mapeo paramétrico- parten del siguiente principio: un conjunto de objetos, caracterizados por diversos atributos, tiene una estructura intrínseca, la cual se debe conservar, en el mayor grado posible, al plasmar los entes en una configuración de pocas dimensiones. Existen dispositivos para saber qué tanto el diagrama violenta la preservación de estructura; tales recursos son indicadores de maldad de ajuste. En consecuencia, el usuario proyecta sus datos en una nube de puntos arbitraria y, de manera reiterativa, calibra las posiciones de dichos puntos hasta llegar al arreglo que reporte el mínimo grado de desajuste posible.

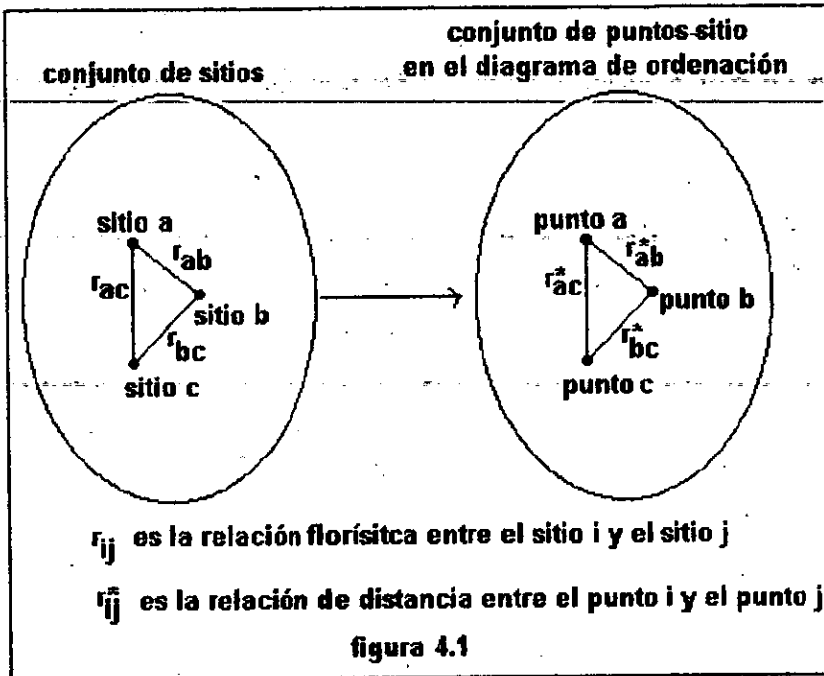
Pero, ¿qué significa estructura? Se trata de un conjunto de relaciones entre los objetos a estudiar. Por ejemplo, si tabulamos sitios de muestreo según las especies vegetales que figuran en cada uno de ellos, podemos comparar las localidades entre sí y determinar semejanzas con base en la composición florística. El orden de similitudes o disimilitudes constituye una estructura, y ésta es la que queremos preservar en el diagrama de ordenación. Hasta aquí no hay diferencia con los procedimientos reseñados en capítulos anteriores, pues todos tienen ese objetivo, no obstante, difieren las tácticas empleadas para llegar a la meta.

En la figura 4.1 se muestra un conjunto de tres localidades, con las relaciones florísticas que hay entre ellas (r_{ab} , r_{ac} , r_{bc}), y la imagen de esos sitios en un supuesto diagrama de ordenación, con sus respectivas relaciones de distancia entre puntos (r^*_{ab} , r^*_{ac} , r^*_{bc}). Las técnicas polares OS y SDW, así como las allegadas a componentes principales suponen la existencia de una función

$$f: \{r_{ab}, r_{ac}, r_{bc}\} \rightarrow \{r^*_{ab}, r^*_{ac}, r^*_{bc}\}$$

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**

tal que: $f(r_{ij}) = r^*_{ij} = A(r_{ij}) + B$, donde A y B son constantes. Es decir, suponen una función lineal entre los dos conjuntos. Sin embargo, podríamos estipular otras posibilidades, por ejemplo que $f(r_{ij})$ es exponencial, logarítmica, etcétera. Incluso, podemos admitir que no sabemos cuál es la expresión precisa de f , sólo sabemos que es monótonica (conforme aumenta r_{ij} crece r^*_{ij}).



Por tanto, la preservación de estructura tiene varias posibilidades, según cuán estrictos son los criterios para afirmar que las relaciones entre objetos se mantienen al pasar de una representación a otra. Uno de los aspectos distintivos de los algoritmos a tratar en este capítulo es que se sustentan en normas muy laxas, en comparación a los procedimientos que hemos visto hasta ahora. El escalamiento multidimensional¹ solo presupone monotonía entre desemejanzas experimentales (qué tan parecido es un objeto con otro, de acuerdo a alguna regla comparativa que establece el investigador) y distancias en el diagrama de ordenamiento. Por su parte, el mapeo paramétrico establece que entre todas las ordenaciones que se pueden efectuar en t dimensiones (t es un número pequeño), es menester seleccionar aquella para la cual la suma de proporciones entre la desemejanza cuadrada y la distancia cuadrada correspondiente es mínima. Ambos procedimientos ponen en juego alguna medida de maldad de ajuste y su disminución por aproximaciones sucesivas. Este último aspecto también es una característica que no figura de manera explícita en los métodos de los capítulos 2 y 3.

¹ De hecho, el escalamiento multidimensional no métrico es una familia de procedimientos generados en el campo de la psicología. Aquí sólo vamos a considerar el método de Kruskal, pues éste fue el que más impacto tuvo entre los fitosociólogos. Si el lector desea revisar otras técnicas emparentadas, consúltese: Schiffman *et al.* (1981). Véase también el capítulo 11.

4.1 EDNM. Escalamiento multidimensional no métrico según el método de Kruskal (1964a y b).

La táctica empleada por EDNM consiste en relacionar dos conjuntos de separaciones. Por un lado se tiene medidas experimentales de disimilitud entre todos los m sitios y, por otro lado, se cuenta con las distancias entre m puntos en un espacio de t dimensiones. Es menester empatar ambos grupos de alguna forma que tenga sentido. Por ejemplo, si la diferencia experimental entre los objetos 1 y 2 es pequeña, también debe ser corta la distancia entre los puntos correspondientes en el espacio de representación. El algoritmo parte de una configuración arbitraria en t dimensiones y va haciendo ajustes reiterativos hasta llegar al arreglo donde el orden de rango de las distancias entre puntos es igual (o lo más parecido posible) al orden de rango de las disimilitudes entre objetos de estudio. Vale decir que el algoritmo es virtualmente inoperable si no se cuenta con una computadora.

1) *Transformar la matriz de datos D en una de disimilitud entre sitios, Dis:*

$$D = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{bmatrix} \rightarrow \text{Dis} = \begin{bmatrix} \text{dis}(s_1, s_1) & \text{dis}(s_1, s_2) & \dots & \text{dis}(s_1, s_m) \\ \text{dis}(s_2, s_1) & \text{dis}(s_2, s_2) & \dots & \text{dis}(s_2, s_m) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \text{dis}(s_m, s_1) & \text{dis}(s_m, s_2) & \dots & \text{dis}(s_m, s_m) \end{bmatrix}$$

tal que:

- i) $s_i = [a_{i1}, a_{i2}, \dots, a_{in}]$; s_i es la i -ésima fila de la matriz D o bien el vector de abundancias de las n especies en el sitio i .*
- ii) $\text{dis}(s_i, s_j)$ es una medida de distancia o disimilitud experimental.*

NOTA. El método no se restringe a un índice particular de desemejanza para la construcción de la matriz Dis, por tanto, el usuario puede emplear el que más le convenga (el cuadro 9.1 del capítulo 9 muestra una amplia gama de posibilidades).

2) *Estipular una matriz arbitraria C_0 :*

$$C_0 = \begin{bmatrix} f_{11} & f_{12} & \dots & f_{1t} \\ f_{21} & f_{22} & \dots & f_{2t} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ f_{m1} & f_{m2} & \dots & f_{mt} \end{bmatrix}$$

tal que, para toda $j \in \{1, 2, \dots, t\}$:

$$i) \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m f_{ij} = 0;$$

$$ii) \sum_{i=1}^m f_{ij}^2 = 1.$$

iii) f_{ij} representa la coordenada del sitio i en el eje j del espacio columna t -dimensional de C_0 , donde $t < n$ (n es el número de especies).

NOTA. La matriz C_0 representa una configuración inicial de los m sitios en un espacio t -dimensional (el valor de t lo establece el usuario). El investigador recurre a su experiencia y buen olfato para iniciar con un arreglo que no requiera de muchas reiteraciones antes de converger a una solución final. Pero si acaso no se tiene la más remota idea por dónde comenzar, la constelación de entrada se puede generar con números aleatorios. El único requisito que se pide es fijar el centroide como el origen del sistema de coordenadas (inciso 2.i) y estandarizar la longitud de los ejes a 1 (apartado 2.ii). Esto sólo es un ajuste de escala y no cambia en absoluto la forma de la nube.

3) Transformar C_0 a una matriz de distancias entre sitios, Ds_0 :

$$Ds_0 = \begin{bmatrix} d(f_1, f_1) & d(f_1, f_2) & \dots & d(f_1, f_m) \\ d(f_2, f_1) & d(f_2, f_2) & \dots & d(f_2, f_m) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ d(f_m, f_1) & d(f_m, f_2) & \dots & d(f_m, f_m) \end{bmatrix}$$

tal que:

i) para toda $i \in \{1, 2, \dots, m\}$: $f_i = [f_{i1}, f_{i2}, \dots, f_{it}]$. f_i es la i -ésima fila de C_0 ;

ii) para toda $h, k \in \{1, 2, \dots, m\}$: $d(f_h, f_k) = d(f_k, f_h) = \sqrt[r]{\sum_{j=1}^t |f_{hj} - f_{kj}|^r}$,

donde r es un elemento del conjunto de números enteros.

NOTA. A partir de C_0 se elabora una matriz de distancias entre puntos, Ds_0 . Uno de los aspectos más interesantes de el escalamiento multidimensional es que esas distancias no necesariamente tienen que ser euclídeas, la única restricción es que satisfagan la ecuación general de Minkowski (ésta aparece en el rubro 3.ii), donde r es un número entero, a elección del usuario (si se estipula $r = 2$, tenemos una distancia euclídea). Claro está que al fijar r en un valor x , todas los cálculos de separación entre localidades deben hacerse con base en x , no sólo en lo tocante a C_0 , sino a todas las subsecuentes configuraciones C_1, C_2, \dots, C_p que se generen.

4) Establecer una función de correspondencia ρ entre Dis y Ds_0 tal que para toda h, k en $\{1, 2, \dots, m\}$: $\rho(d(f_h, f_k)) = dis(s_h, s_k)$ y $\rho^{-1}(dis(s_h, s_k)) = d(f_h, f_k)$.

NOTA. La función ρ establece que $d(f_h, f_k)$ está vinculada a $dis(s_h, s_k)$, es decir, a la distancia entre los puntos h y k le corresponde la disimilitud entre los sitios h y k . Además, la función es reversible; esto puede parecer extraño si las distancias y disimilitudes se conciben como números reales solamente, pues siempre cabe la posibilidad de que dos parejas distintas de sitios acusen la misma disimilitud o distancia, lo cual pudiera hacer que ρ no tuviera una inversa. Imagínese que dos parejas de localidades, con disimilitudes experimentales distintas presentan la misma distancia en el diagrama de ordenación. En tal caso no habría una inversa de ρ . Pero nuestra notación se refiere a disimilitudes y distancias entre parejas de sitios, donde a cada par en el conjunto de disimilitudes le corresponde un par en la colección de distancias. Puesto que ρ asinga disimilitudes de parejas a distancias de parejas, entonces sí, ρ tiene una inversa.

5) Construir el conjunto

$F = \{f_i \mid f_i \text{ es un elemento } dis(s_h, s_k) \text{ de } Dis, \text{ para toda } h, k \in \{1, 2, \dots, m\} \text{ y } h \neq k\}$

tal que:

i) la cardinalidad de $F = \frac{m(m-1)}{2}$, pues $\text{dis}(s_h, s_k) = \text{dis}(s_k, s_h)$;

ii) $f_1 \leq f_2 \leq \dots \leq f_{\frac{m(m-1)}{2}}$.

NOTA. F es el conjunto de desemejanzas, $\text{dis}(s_h, s_k)$, dispuestas en orden ascendente. Tal colección cuenta con $\frac{m(m-1)}{2}$ elementos, pues Dis es una matriz simétrica y no estamos considerando las casillas de la diagonal principal (las diferencias de un sitio consigo mismo). Es necesario plantear dicho orden de rango para poder continuar con el procedimiento.

6) Construir el conjunto

$Q = \{q_i \mid q_i \text{ es un elemento } d(f_h, f_k) \text{ de } Ds_0 \text{ para toda } h, k \in \{1, 2, \dots, m\} \text{ y } h \neq k\}$

tal que:

i) la cardinalidad de $Q = \frac{m(m-1)}{2}$, pues $d(f_h, f_k) = d(f_k, f_h)$;

ii) $\rho(q_i) = f_i$.

NOTA. Q es el conjunto de distancias, $d(f_h, f_k)$, que componen la matriz Ds_0 , salvo la diagonal principal de ésta. Igual consta de $\frac{m(m-1)}{2}$ elementos, dispuestos de acuerdo al orden establecido para F . Por ejemplo, si la disimilitud entre los sitios 3 y 4 ocupa el sexto lugar en el conjunto F entonces la distancia entre los puntos representativos de esas localidades se ubica en la sexta posición del conjunto Q . Sin embargo, los integrantes de Q no necesariamente están en un orden ascendente, pues todo depende de cómo el usuario planteó su constelación inicial. Lo que pretende hacer el escalamiento multidimensional es reubicar los puntos-sitio de modo que el orden de rango de las distancias sea igual -o lo más cercano posible- al orden de rango de las disimilitudes.

7) Establecer una función $\omega: Q \rightarrow \mathcal{R}$ tal que:

i) si $q_i = d(f_{h_n}, f_{h_k})$ entonces $\omega(q_i) = \wedge d(f_{h_n}, f_{h_k})$, donde $\wedge d(f_{h_n}, f_{h_k})$ se denomina la *disparidad entre f_{h_n} y f_{h_k}* , y a tal *disparidad le corresponde un número real.*

ii) para toda $q_i \in Q$, $\rho(q_i) = f_i$, y $f_{i-1} \leq f_i \leq f_{i+1}$, por tanto:

ii.1) si $q_{i-1} \leq q_i \leq q_{i+1}$ entonces $\omega(q_i) = q_i$;

ii.2) si $q_{i-1} \leq q_i > q_{i+1}$ o si $q_{i-1} > q_i > q_{i+1}$ entonces habrá algún q_{i+p} tal que:

$$\frac{1}{p+1} \sum_{j=0}^p q_{i+j} \leq q_{i+p+1}, \text{ y:}$$

ii.2.1) si $q_{i-1} \leq \frac{1}{p+1} \sum_{j=0}^p q_{i+j}$ entonces:

$$\omega(q_i) = \frac{1}{p+1} \sum_{j=0}^p q_{i+j}$$

$$\omega(q_{i+1}) = \frac{1}{p+1} \sum_{j=0}^p q_{i+j}$$

...

$$\omega(q_{i+p}) = \frac{1}{p+1} \sum_{j=0}^p q_{i+j}.$$

ii.2.2) pero si $q_{i-1} > \frac{1}{p+1} \sum_{j=0}^p q_{i+j}$ entonces habrá algún

$$q_{i-p^*} \text{ tal que } q_{i-(p^*+1)} \leq \frac{\sum_{j=1}^{p^*} q_{i-j} + \sum_{j=0}^p q_{i+j}}{p^* + p + 1} \text{ y}$$

$$\omega(q_{i-p^*}) = \frac{\sum_{j=1}^{p^*} q_{i-j} + \sum_{j=0}^p q_{i+j}}{p^* + p + 1};$$

$$\omega(q_{i-p^*+1}) = \frac{\sum_{j=1}^{p^*} q_{i-j} + \sum_{j=0}^p q_{i+j}}{p^* + p + 1};$$

$$\dots$$

$$\omega(q_i) = \frac{\sum_{j=1}^{p^*} q_{i-j} + \sum_{j=0}^p q_{i+j}}{p^* + p + 1};$$

$$\omega(q_{i+1}) = \frac{\sum_{j=1}^{p^*} q_{i-j} + \sum_{j=0}^p q_{i+j}}{p^* + p + 1};$$

$$\dots$$

$$\omega(q_{i+p}) = \frac{\sum_{j=1}^{p^*} q_{i-j} + \sum_{j=0}^p q_{i+j}}{p^* + p + 1}.$$

ii.3) si $q_{i-1} > q_i \leq q_{i+1}$ entonces habrá algún q_{i-p} tal que:

$$q_{i-(p+1)} \leq \frac{1}{p+1} \sum_{j=0}^p q_{i-j}, \text{ y:}$$

ii.3.1) si $\frac{1}{p+1} \sum_{j=0}^p q_{i-j} \leq q_{i+1}$ entonces:

$$\omega(q_{i-p}) = \frac{1}{p+1} \sum_{j=0}^p q_{i-j}$$

$$\omega(q_{i-p+1}) = \frac{1}{p+1} \sum_{j=0}^p q_{i-j}$$

$$\dots$$

$$\omega(q_i) = \frac{1}{p+1} \sum_{j=0}^p q_{i-j}.$$

ii.3.2) pero si $\frac{1}{p+1} \sum_{j=0}^p q_{i-j} > q_{i+1}$ entonces habrá algún

$$q_{i+p} \text{ tal que: } \frac{\sum_{j=0}^p q_{i-j} + \sum_{j=1}^{p^*} q_{i+j}}{p+1+p^*} \leq q_{i+p+1} \text{ y}$$

$$\omega(q_{i-p}) = \frac{\sum_{j=0}^p q_{i-j} + \sum_{j=1}^{p^*} q_{i+j}}{p+1+p^*};$$

$$\omega(q_{i-p+1}) = \frac{\sum_{j=0}^p q_{i-j} + \sum_{j=1}^{p^*} q_{i+j}}{p+1+p^*};$$

...

$$\omega(q_i) = \frac{\sum_{j=0}^p q_{i-j} + \sum_{j=1}^{p^*} q_{i+j}}{p+1+p^*};$$

$$\omega(q_{i+1}) = \frac{\sum_{j=0}^p q_{i-j} + \sum_{j=1}^{p^*} q_{i+j}}{p+1+p^*};$$

...

$$\omega(q_{i+p}) = \frac{\sum_{j=0}^p q_{i-j} + \sum_{j=1}^{p^*} q_{i+j}}{p+1+p^*}.$$

NOTA. Digamos que q_i se refiere a la distancia entre los puntos representativos de los sitios h y k en el diagrama C_0 , $\omega(q_i)$ es un número real que indica la "disparidad" entre esas dos localidades, la cual también representamos como

$\hat{d}(h_h, h_k)$. Para Kruskal, las categorías disimilitud, distancia y disparidad se refieren a cosas distintas; a continuación ilustramos en qué reside la diferencia con dos ejemplos hipotéticos.

Supóngase que se tiene a la mano cinco objetos -sean éstos cinco sitios con x número de especies. Por medio de algún índice de disimilitud se establece la siguiente matriz de asociación, Dis:

Cuadro 4.1

	sitio 1	sitio 2	sitio 3	sitio 4	sitio 5
sitio 1	0	A	B	C	D
sitio 2		0	E	F	G
sitio 3			0	H	I
sitio 4				0	J
sitio 5					0

y al examinarla se encuentra el siguiente orden de magnitudes:

$$A < E < D < B < C < F < G < H < I < J.$$

Luego se establece una configuración C_0 de cinco puntos (cada uno de ellos representativo de un sitio) en un espacio abstracto de t ejes, y se mide las separaciones entre cada par de puntos; imagínese que resulta la siguiente tabla de distancias, Ds_0 :

Cuadro 4.2

	sitio 1	sitio 2	sitio 3	sitio 4	sitio 5
sitio 1	0	a	b	c	d
sitio 2		0	e	f	g
sitio 3			0	h	i
sitio 4				0	j
sitio 5					0

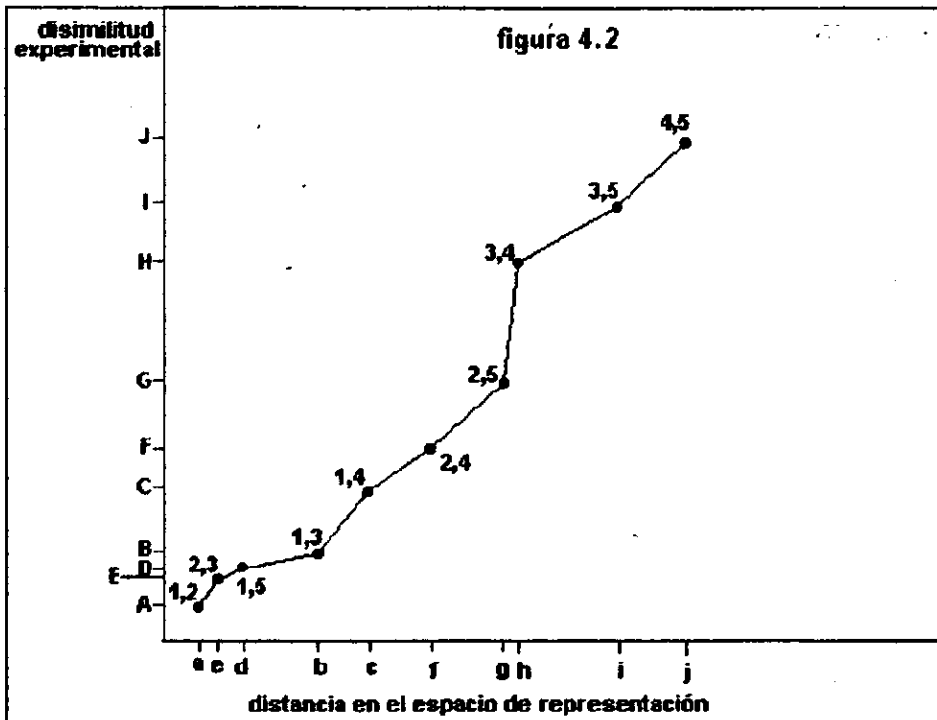
y el orden de magnitudes es:

$$a < e < d < b < c < f < g < h < i < j.$$

En la figura 4.2 se muestra una posible gráfica de disimilitud experimental versus distancia en el espacio de representación. Como puede verse, no es lineal,² pero sí es monotónica ascendente: a mayor desemejanza en la ordenada, mayor separación en la abscisa. Este es el tipo de relación que pretendía

² En fin, el trazo no es una línea, aunque puede verse como lineal por partes.

establecer Kruskal; el esquema indica que la configuración C_0 es una imagen geométrica adecuada de los cinco sitios hipotéticos. En este caso, las disparidades $\hat{d}(f_h, f_k)$ son iguales a las distancias $d(f_h, f_k)$.



Ahora vislumbremos otro escenario: la nube de puntos redonda en el siguiente orden de distancias:

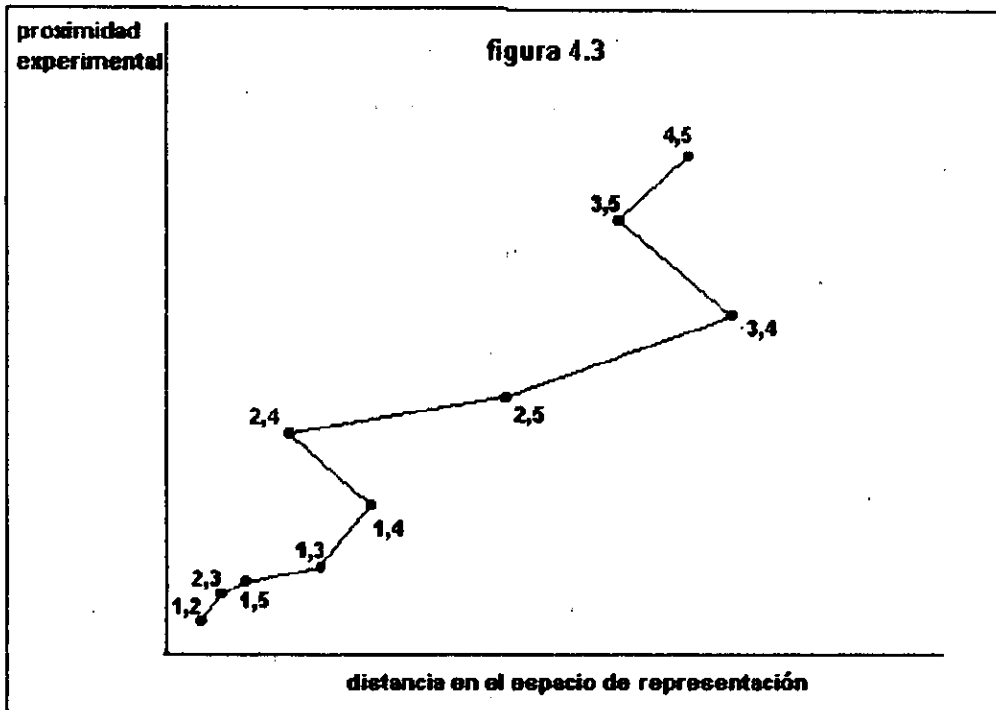
$a < e < d < f < b < c < g < i < j < h$

mientras que el orden de disimilitudes es:

$A < E < D < B < C < F < G < H < I < J$.

En la figura 4.3 se presenta la gráfica correspondiente a tal situación. En este caso no se da la relación monótona ascendente necesaria; sería menester incrementar la distancia entre los puntos 2 y 4 y reducir el tramo entre 3 y 4 (nótese que el ajuste se hace en relación a la abscisa del diagrama 4.3). En consecuencia, las disparidades $\hat{d}(f_2, f_4)$ y $\hat{d}(f_3, f_4)$ son las distancias que

debería haber entre esos puntos para que la gráfica 4.3 sea como la 4.2. Por tanto, $\hat{d}(f_h, f_k)$ es un "alejamiento" ideal y se determina según un procedimiento denominado regresión monótonica, cuyos lineamientos fundamentales están plasmados en el apartado 7.ii. De nueva cuenta, la explicación es más clara si recurrimos a un ejemplo.



Considérese los siguientes dos tabulados, el primero se refiere disimilitudes y el segundo a distancias.

Cuadro 4.3
disimilitudes experimentales

	sitio 1	sitio 2	sitio 3	sitio 4	sitio 5
sitio 1	0				
sitio 2	1	0			
sitio 3	8	7	0		
sitio 4	3	2	5	0	
sitio 5	4	10	9	6	0

Cuadro 4.4
distancias en configuración inicial

	sitio 1	sitio 2	sitio 3	sitio 4	sitio 5
sitio 1	0.0				
sitio 2	1.0	0.0			
sitio 3	6.4	6.2	0.0		
sitio 4	1.5	2.5	4.2	0.0	
sitio 5	3.0	8.4	8.2	8.4	0.0

Cuando se disponen las disimilitudes en orden creciente, y se anota las distancias correspondientes a cada par de localidades se tiene:

Cuadro 4.5										
pares de sitios	1,2	2,4	1,4	1,5	3,4	4,5	2,3	1,3	3,5	2,5
disimilitudes experimentales	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
distancias en configuración inicial	1.0	2.5	1.5	3.0	4.2	8.4	6.2	6.4	8.2	8.4
disparidades	1.0	2.0	2.0	3.0	4.2	7.0	7.0	7.0	8.2	8.4

La regresión monotónica comienza con la partición más fina del conjunto de pares de objetos distintos, $B = \{B_1, B_2, \dots, B_{(m(m-1))/2}\}$, y de allí va derivando otras hasta llegar a $B' = \{B'_1, B'_2, \dots, B'_n\}$, donde el promedio de distancias entre todos los elementos de una colección B'_i es menor o igual a la media del bloque siguiente, B'_{i+1} . Esos promedios son las disparidades. En nuestro ejemplo, la disimilitud experimental más pequeña se da entre los sitios 1 y 2, a este par también le corresponde la distancia más corta y, por consiguiente, no es menester manipularla: $\hat{d}(h_1, h_2) = d(h_1, h_2)$. La pareja (2,4) acusa una disimilitud y distancia mayor al par (1,2); sin embargo, el dúplo (1,4) causa problemas: su desemejanza es mayor que la de (2,4), pero no su distancia. Para casos así, Kruskal sugirió promediar las distancias de cada par y asignar ese promedio como la disparidad de ambas parejas: $\hat{d}(h_2, h_4) = \hat{d}(h_1, h_4) = 2.0$. Fijar:

$$\hat{d}(h_1, h_5) = d(h_1, h_5)$$

no quebranta el orden monotónico ascendente, pues:

$$\text{dis}(s_1, s_4) < \text{dis}(s_1, s_5) < \text{dis}(s_3, s_4) \text{ y } \hat{d}(h_1, h_4) < \hat{d}(h_1, h_5) < d(h_3, h_4).$$

El par (3,4) también está en el orden correcto y, por ende, su distancia corresponde a su disparidad. Los sitios 4 y 5 presentan dificultades: tanto su disimilitud como distancia es mayor a las que hay entre 3 y 4; hasta allí todo marcha bien. Pero si se compara con el dúplo siguiente, (2,3), la relación no se mantiene. Es menester promediar $d(h_4, h_5)$ y $d(h_2, h_3)$, lo cual da un valor de 7.3; no obstante, al tomar en cuenta el siguiente par de localidades, (1,3), sucede que:

$$\hat{d}(f_3, f_4) < 1/2[d(f_4, f_5) + d(f_2, f_3)] > d(f_1, f_3)$$

Por tanto, es necesario promediar:

$$\frac{d(f_4, f_5) + d(f_2, f_3) + d(f_1, f_3)}{3} = \frac{8.4 + 6.2 + 6.4}{3} = 7.0$$

y así:

$$\hat{d}(f_4, f_5) = \hat{d}(f_2, f_3) = \hat{d}(f_1, f_3) = 7.0.$$

En cuanto a las unidades (3,5) y (2,5) no es necesario efectuar transformaciones, las distancias de nueva cuenta equivalen a las disparidades.

8) Para toda $i \in \{1, 2, \dots, m\}$, $\hat{d}(f_i, f_i) = 0$.

NOTA. Por convención, asentamos que la disparidad de un sitio consigo mismo es igual a cero.

9) Calcular el "estres", ϵ_0 , de la configuración C_0 , tal que:

i) ϵ_0 es un número real;

$$ii) \epsilon_0 = \frac{\sum_{h=1}^m \sum_{k=1}^m [d(f_h, f_k) - \hat{d}(f_h, f_k)]^2}{\sum_{h=1}^m \sum_{k=1}^m d(f_h, f_k)^2} = \frac{\sum_{i=1}^{m(m-1)} (q_i - \omega(q_i))^2}{\sum_{i=1}^{m(m-1)} q_i^2}$$

iii) si $\epsilon_0 \leq 0.1$ entonces C_0 constituye el ordenamiento de sitios en un espacio t -dimensional.

iv) si $\epsilon_0 > 0.1$ entonces C_0 no es una configuración adecuada y es menester continuar con el paso 10.

NOTA. El estrés, ϵ_0 , de la constelación C_0 es una medida de "maldad de ajuste" entre las disimilitudes de la matriz Dis y las distancias del tabulado Ds_0 , pero se despeja en función de las diferencias entre distancia y disparidad, tal como se muestra en la fórmula que aparece en el inciso 9.ii. Si acaso la suma de todas estas restas es igual a 0, entonces para cualquier pareja h, k :

$$\hat{d}(f_h, f_k) = d(f_h, f_k),$$

lo cual significa que la relación entre los $dis(s_h, s_k)$ y $d(f_h, f_k)$ es monotónica ascendente. Cuando uno tiene una matriz de muchos datos y quiere ordenarlos en dos o tres dimensiones, lo anterior no sucede con frecuencia; por lo regular, el valor de estrés es mayor a cero. Kruskal propuso el umbral $\epsilon < 0.1$ para señalar una configuración adecuada, a pesar de que aún "tense" los datos (a menudo se multiplica el estrés por 100 para expresar la maldad de ajuste en porcentaje). Por eso, si el estrés de C_0 es inferior a dicho tope, el usuario puede dar por concluido el procedimiento. Claro está que en $m - 1$ dimensiones es posible derivar una configuración con estrés de 0, pues m objetos siempre se pueden representar en $m - 1$ ejes, pero tal diagrama no es práctico para visualizar patrones destacados si m es muy grande.

10) Construir el vector G_0 de mt elementos, tal que:

$$i) G_0 = [g_{11} \ g_{21} \ \dots \ g_{m1} \ g_{12} \ g_{22} \ \dots \ g_{m2} \ \dots \ g_{1t} \ g_{2t} \ \dots \ g_{mt}];$$

$$ii) g_{ik} = \epsilon_0 \sum_{j=1}^m \left[\frac{d(f_i, f_j) - \hat{d}(f_i, f_j)}{\epsilon^*} \frac{d(f_i, f_j)}{t^*} \right] \frac{|f_{ik} - f_{jk}|^{r-1}}{d(f_i, f_j)^{r-1}} \times \text{sig}(f_{ik} - f_{jk}).$$

donde:

ϵ_0 = al estrés de la configuración C_0 ;

$$\epsilon^* = \sum_{h=1}^m \sum_{k=1}^m [d(f_h, f_k) - \hat{d}(f_h, f_k)]^2;$$

$$t^* = \sum_{h=1}^m \sum_{k=1}^m d(f_h, f_k)^2$$

$r =$ al número que se seleccionó en el apartado 3.ii.

$\text{sig}(h_{ik} - h_{jk}) =$ signo -positivo o negativo- de la diferencia. Si acaso la resta es igual a 0 entonces $\text{sig}(h_{ik} - h_{jk}) = 0$.

NOTA. Digamos que C_0 no cumple el requisito $\epsilon_0 \leq 0.1$, entonces debemos buscar alguna otra configuración más satisfactoria. El *modus operandi* de EDNM consiste en desplazar ligeramente los puntos de C_0 a nuevas posiciones y ver si el arreglo resultante es mejor, es decir, si decrece el valor de estrés. Para ello sería conveniente saber en qué direcciones moverlos; el vector G_0 nos provee esa información y se denomina el gradiente negativo.

Hay una racionalidad geométrica muy interesante respecto a G_0 . Hasta ahora hemos dicho que C_0 es una nube de puntos en t dimensiones, pero también la podríamos concebir como un sólo punto en un espacio de $m \times t$ ejes, llamémoslo espacio de configuraciones (EC). Allí, las coordenadas de C_0 son:

$$C_0 = [h_{11}, h_{21}, \dots, h_{m1}, h_{12}, h_{22}, \dots, h_{m2}, \dots, h_{1t}, h_{2t}, \dots, h_{mt}], \text{ o bien}$$

$$C_0 = [h_1, h_2, \dots, h_t], \text{ donde } h_i = [h_{1i}, h_{2i}, \dots, h_{mi}].$$

Puesto que todo punto en EC representa una constelación de m objetos en t dimensiones, existe un valor de estrés para cada posición de EC. Por tanto, las maldades de ajuste conforman una superficie de respuesta $[(m \times t) + 1]$ dimensional, con "valles", "picos" y demás aspectos topográficos, designémosla SR. En ese terreno ubicamos el punto correspondiente a C_0 , y una vez situados allí buscamos la pendiente de descenso más pronunciada, aquella que acusa la mayor tasa de disminución de estrés por unidad de desplazamiento. Esa pendiente es G_0 , y en términos estrictos equivale a:

$$G_0 = \left[\frac{-\partial \epsilon}{\partial h_{11}} \quad \frac{-\partial \epsilon}{\partial h_{21}} \quad \dots \quad \frac{-\partial \epsilon}{\partial h_{m1}} \quad \frac{-\partial \epsilon}{\partial h_{12}} \quad \frac{-\partial \epsilon}{\partial h_{22}} \quad \dots \quad \frac{-\partial \epsilon}{\partial h_{m2}} \quad \dots \quad \frac{-\partial \epsilon}{\partial h_{1t}} \quad \frac{-\partial \epsilon}{\partial h_{2t}} \quad \dots \quad \frac{-\partial \epsilon}{\partial h_{mt}} \right],$$

un vector de derivadas parciales. Si a partir de C_0 nos desplazamos un corto tramo en la dirección de G_0 , arribaremos a otra configuración C_1 que acusa un valor de estrés E_1 de modo que $E_1 < E_0$. Ahí despejamos otro gradiente negativo G_1 , nos movemos ligeramente por esa pendiente y llegamos a C_2 , donde $E_2 < E_1$. Proseguimos de esta manera hasta desembocar en el "valle" más profundo de la superficie de respuesta SR, allí estaremos ubicados en un punto C_p , representativo de la configuración de menor estrés para m objetos (en nuestro caso, unidades de muestreo) en t dimensiones.

La fórmula presentada en el subinciso *ii* de 10 es la solución a la derivada:

$$\frac{\partial E}{\partial h_{ik}}, \quad (1 \leq i \leq m; 1 \leq k \leq t).$$

11) Elaborar una nueva configuración de puntos C_1 ,

$$C_1 = \begin{bmatrix} h_{11} & h_{12} & \dots & h_{1t} \\ h_{21} & h_{22} & \dots & h_{2t} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ h_{m1} & h_{m2} & \dots & h_{mt} \end{bmatrix}$$

tal que:

$$i) h_{ik} = h_{ik} + \frac{\alpha}{\sqrt{\frac{1}{t} G_0 G_0^T}} \times g_{ik}$$

NOTA. G_0 da la dirección por la cual es menester deslizarse un corto tramo para llegar a una nueva configuración; en el inciso 11 se especifica cuál es esa otra constelación C_1 . La fórmula del subapartado 11.i nos indica las coordenadas de los m sitios en dicho arreglo. Cabe hacer algunas aclaraciones respecto al parámetro α , pues éste no se mantiene constante entre una reiteración y otra del algoritmo, incluso tiende a disminuir conforme el usuario se acerca a la solución final. Kruskal señaló que en lo concerniente a C_0 el valor de α se fija en 0.2, pero en configuraciones subsecuentes -la primera, segunda, tercera, etcétera después de la inicial-, α es producto de varios factores:

$\alpha_{\text{actual}} = \alpha_{\text{previa}} \times (\text{factor ángulo}) \times (\text{factor relajación}) \times (\text{factor buena suerte}).$

Veamos cada uno por separado:

I) Si el usuario está por realizar la *n-ésima* reiteración del procedimiento, α_{actual} es el número que debe emplear para llegar a una nueva configuración, α_{previa} es el valor de α en la reiteración anterior a la *n-ésima*.

II) El factor ángulo es igual a $4^{(\cos \theta)^3}$, donde $\cos \theta$ es el coseno del ángulo entre el gradiente negativo actual y el anterior:

$$\cos \theta = \frac{G_{n-1}G_n^T}{\sqrt{G_{n-1}G_{n-1}^T} \sqrt{G_nG_n^T}},$$

tal que:

G_{n-1} es la pendiente previa (el de la reiteración $n - 1$);

G_n es la pendiente de la *n-ésima* reiteración.

Cabe aclarar que postmultiplicamos por la transpuesta debido a que hemos convenido en representar a los G como vectores fila. Conforme nos acercamos a la solución final, disminuye el ángulo θ .

III) El factor relajación es igual a $\frac{1.3}{1 + tqp^5}$, donde tqp corresponde a un índice

denominado "tasa de quinto paso" (*five-step-ratio*) y equivale a la mínima de dos cantidades: sea 1 o bien el cociente de estrés actual dividido por el estrés obtenido hace cinco reiteraciones. Vale decir que si el usuario aún no llega a la quinta repetición puede emplear el estrés de la configuración original, es decir ϵ_0 .

IV) El factor buena suerte también es un valor mínimo de dos posibles: 1 o el estrés actual partido por el estrés previo.

El divisor de α en la ecuación 11.i es $\sqrt{\frac{1}{t} \mathbf{G}_0 \mathbf{G}_0^T}$; se refiere a la longitud de \mathbf{G}_0 relativa a la longitud del vector:

$$\mathbf{C}_0 = [h_{11}, h_{21}, \dots, h_{m1}, h_{12}, h_{22}, \dots, h_{m2}, \dots, h_{1t}, h_{2t}, \dots, h_{mt}],$$

es decir, el cúmulo \mathbf{C}_0 en el espacio de configuraciones EC: Por tanto:

$$\sqrt{\frac{1}{t} \mathbf{G}_0 \mathbf{G}_0^T} = \frac{\sqrt{\mathbf{G}_0 \mathbf{G}_0^T}}{\sqrt{\mathbf{C}_0 \mathbf{C}_0^T}}$$

La igualdad se mantiene, pues:

$$\mathbf{C}_0 \mathbf{C}_0^T = [h_{11}^2 + h_{21}^2 + \dots + h_{m1}^2 + h_{12}^2 + h_{22}^2 + \dots + h_{m2}^2 + \dots + h_{1t}^2 + h_{2t}^2 + \dots + h_{mt}^2],$$

pero \mathbf{C}_0 está estandarizada de modo que $h_{11}^2 + h_{21}^2 + \dots + h_{m1}^2 = 1$. En consecuencia, $\mathbf{C}_0 \mathbf{C}_0^T = t$.

La expresión 11.i y todos los constituyentes del parámetro α no los derivó Kruskal siguiendo exclusivamente un método lógico-deductivo; más bien son el producto de muchos experimentos numéricos que realizó el autor para diseñar su algoritmo.

12) Estandarizar la matriz \mathbf{C}_1 para transformarla en \mathbf{C}^*_1

$$\mathbf{C}_1 = \begin{bmatrix} h_{11} & h_{12} & \dots & h_{1t} \\ h_{21} & h_{22} & \dots & h_{2t} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ h_{m1} & h_{m2} & \dots & h_{mt} \end{bmatrix} \rightarrow \mathbf{C}^*_1 = \begin{bmatrix} h^*_{11} & h^*_{12} & \dots & h^*_{1t} \\ h^*_{21} & h^*_{22} & \dots & h^*_{2t} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ h^*_{m1} & h^*_{m2} & \dots & h^*_{mt} \end{bmatrix}$$

tal que:

$$i) h^*_{ik} = \frac{\left(r_{ik} - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m r_{ik} \right)}{\sqrt{\sum_{i=1}^m \left(r_{ik} - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m r_{ik} \right)^2}}$$

NOTA. La nueva constelación C_1 se normaliza para que el centroide de la nube de puntos sea el origen y la longitud de los vectores coordenadas sea 1. Así, se transforma C_1 a C^*_1 .

13) Con C^*_1 repetir los pasos 3, 4, 6, 7, 8 y 9 para calcular el "estrés", E_1 , de C^*_1 , tal que:

- i) si $E_1 \leq 0.1$ entonces terminar el algoritmo, pues C^*_1 es una configuración adecuada;
- ii) si $E_1 > 0.1$ entonces repetir pasos 10, 11 y 12 para generar una configuración C^*_2 .

14) Realizar las siguientes operaciones:

$$C^*_2 \xrightarrow{\substack{\text{repetir} \\ \text{pasos} \\ 3,4,6,7,8,9}} \left(\begin{array}{l} E_2 \leq 0.1: \text{terminar} \\ E_2 > 0.1: \text{continuar} \end{array} \right) \xrightarrow{\substack{\text{repetir} \\ \text{pasos} \\ 10,11,12}} C^*_3$$

$$C^*_3 \xrightarrow{\substack{\text{repetir} \\ \text{pasos} \\ 3,4,6,7,8,9}} \left(\begin{array}{l} E_3 \leq 0.1: \text{terminar} \\ E_3 > 0.1: \text{continuar} \end{array} \right) \xrightarrow{\substack{\text{repetir} \\ \text{pasos} \\ 10,11,12}} C^*_4$$

...

$$C^*_{p-1} \xrightarrow{\substack{\text{repetir} \\ \text{pasos} \\ 3,4,6,7,8,9}} \left(\begin{array}{l} E_{p-1} \leq 0.1: \text{terminar} \\ E_{p-1} > 0.1: \text{continuar} \end{array} \right) \xrightarrow{\substack{\text{repetir} \\ \text{pasos} \\ 10,11,12}} C^*_p$$

$$C^*_p \xrightarrow{\substack{\text{repetir} \\ \text{pasos} \\ 3,4,6,7,8,9}} \left(\begin{array}{l} E_p \leq 0.1 \\ \text{o bien} \\ E_p \approx E_{p-1} \end{array} \right)$$

NOTA. Los pasos 3, 4, 6, 7, 8 y 9 se repiten para ver si el estrés de C_1 es menor a 0.1; si esto no sucede, el usuario continua con los movimientos 10 a 12 para generar una configuración C_2 . Excluimos el paso 5 de la reiteración, pues el orden ascendente de disimilitudes experimentales es siempre el mismo: de hecho, es el referente constante para calcular las disparidades -y por ende, el estrés- de cada matriz C . Con el nuevo arreglo, se vuelve a iniciar el ciclo para ver si su nivel de maldad de ajuste es adecuado; en caso de no serlo, se produce una constelación C_3 y así sucesivamente hasta llegar a C_p , el ordenamiento que acusa el menor estrés posible en t dimensiones (quizá no llegue al umbral $\epsilon_p < 0.1$, pues t ejes no son suficientes).

Ahora bien, EDNM tiene un problema de mínimos locales. En la explicación al inciso 10 mencionamos la superficie de respuesta del estrés respecto a EC, el espacio de configuraciones. C_p puede estar en el fondo de un "valle", sin que esa hondonada sea la más profunda de la topografía. En tal caso, C_p es un mínimo local; un pequeño desplazamiento en cualquier dirección aumenta el nivel de estrés, lo cual hace pensar en haber llegado a una solución óptima, pero no es así (en la figura 4.4 se ilustra la idea, pero hay que entender la abscisa como un espacio mt -dimensional). Kruskal recomendó efectuar un movimiento brusco para posicionarse en otra región de EC, y seguir el procedimiento a partir de allí; si el resultado de este segundo intento converge con el anterior, es bastante probable que el producto corresponda al mínimo absoluto (C_x en la figura 4.4). Si acaso no hay convergencia, por lo menos una de las dos soluciones es un mínimo local; hay que aplicar otro traslación severa, tantas veces como sea necesario hasta disponer de evidencia suficiente para seleccionar la configuración idónea. Estos cambios violentos se consiguen estipulando un valor elevado para el parámetro α de la fórmula 11.i.³

³ Fasham (1977) propuso una manera para evitar tanto ensayo y error, y a la vez, reducir el riesgo de caer en un mínimo local: sugirió que se puede remotar estos dos inconvenientes partiendo de una buena configuración inicial. Por tanto, conviene ejecutar un análisis de componentes principales (ver capítulo 3) y usar el resultado de éste como la configuración inicial, C_0 , del escalamiento multidimensional. Sin embargo, Gauch, Whittaker y Singer (1981), señalaron que tal sugerencia puede ser contraproducente: es posible que la solución de componentes principales sea un mínimo local -o bien esté en el vecindario de dicho punto- y que aún con todas las reiteraciones subsecuentes, el escalamiento multidimensional no salga de allí. Ante semejante peligro, Gauch y colaboradores consideraron mejor comenzar con configuraciones elaboradas al azar.

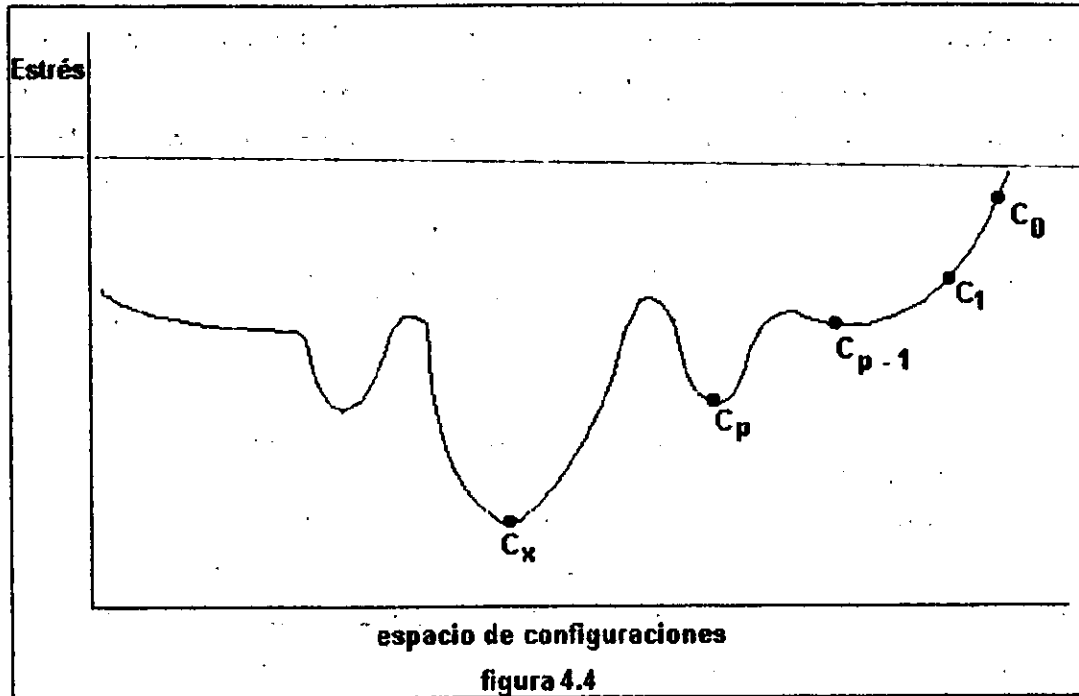


figura 4.4

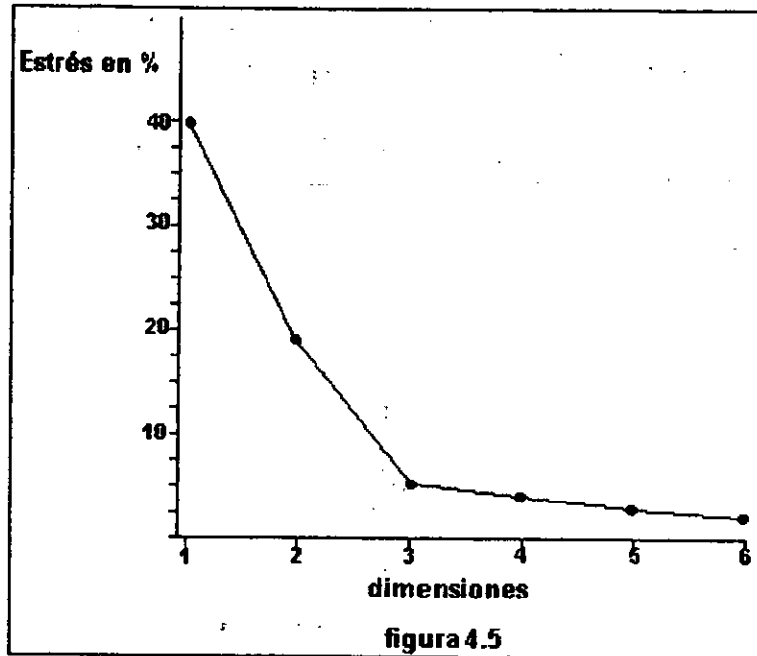
15) Repetir pasos 2 a 14 con $t + 1, t + 2, \dots, t + s$ dimensiones, de modo que:

$$t + s \leq m - 1,$$

y si el mínimo de estrés en $t + i$ ejes es muy cercano al mínimo en $t + i + 1$ entonces el diagrama de ordenación constará de $t + i$ ejes, donde $0 \leq i \leq s$.

NOTA. Quizá la dimensionalidad t sea insuficiente para despejar una constelación óptima, por tanto conviene probar si acaso se consiguen mejores arreglos con $t + 1, t + 2, \dots, t + s$ ejes ($t + s \leq m - 1$, puesto que m objetos siempre se pueden ordenar en $m - 1$ dimensiones con un estrés de 0). En resumidas cuentas se construye una gráfica de maldad de ajuste contra número de dimensiones. Por lo regular, hay un momento, en $t + i$ ejes, a partir del cual la reducción de estrés es muy pequeña al ir agregando ordenadas. La gráfica asemeja una caída con asíntota, de modo que existe un "codo", y éste marca la dimensionalidad requerida, como se muestra en la figura 4.5.⁴

⁴ Diagramas como el que aparece en la figura 4.5 también se han utilizado en el análisis de componentes principales para determinar cuáles son los ejes o componentes significativos. En tales aplicaciones, la ordenada no se refiere a estrés, sino a las magnitudes de los eigenvalores. Los ejes que se retienen son aquellos cuyas raíces características están a la izquierda del "codo". Al respecto, vease Jackson, 1993.



4.2. MP: Mapeo paramétrico, método de Shepard y Carroll (1966).

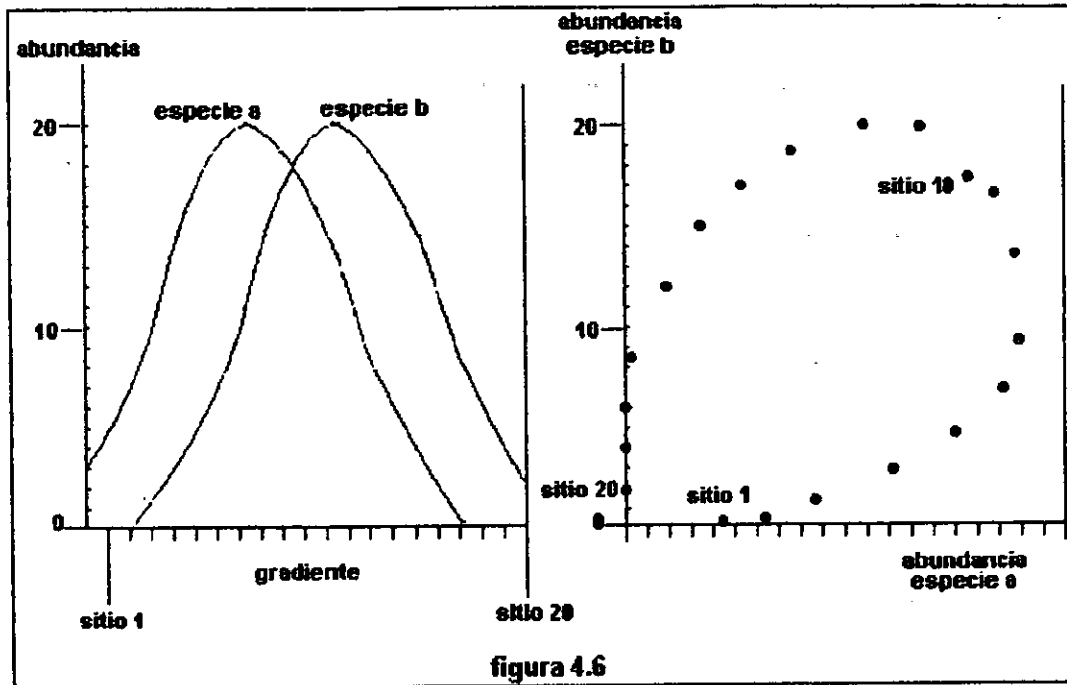
El mapeo paramétrico asemeja en ciertos aspectos al escalamiento multidimensional de Kruskal, pero con una diferencia importante. Kruskal planteó generar configuraciones que reducían el estrés, Shepard y Carroll siguieron otra lógica: maximizar el grado de continuidad entre las variables observadas y ciertos parámetros latentes en la matriz de datos. Veamos que quiere decir esto.

El investigador cuenta con m objetos y n medidas tomadas a cada uno, es decir, tiene $m \times n$ variables a_{ij} ($1 \leq i \leq m$; $1 \leq j \leq n$), dispuestas en una matriz D . Plasmar las entidades que le interesan en un espacio de t dimensiones ($t < n$), equivale a generar un conjunto más pequeño de variables f_{ik} ($1 \leq i \leq m$; $1 \leq k \leq t$). El mapeo paramétrico pretende buscar una configuración C_p para la cual exista una función $f: \{f_1, f_2, \dots, f_m\} \rightarrow \{s_1, s_2, \dots, s_m\}$ que sea lo más continua posible, donde:

$f_i = [f_{i1}, f_{i2}, \dots, f_{it}]$, el punto i en el espacio columna de C_p ;

$s_i = [a_{i1}, a_{i2}, \dots, a_{in}]$, el punto i en el espacio columna de D .

Shepard y Carroll propusieron un coeficiente de discontinuidad, κ , de modo que si se juega con distintas constelaciones, habrá una para la cual dicho indicador adquiere un valor mínimo. Así, κ sustituye el estrés de Kruskal.



No está por demás ilustrar la relación entre C_p y D con un ejemplo (ver figura 4.6). Supóngase que la matriz de datos observados, D , está compuesta de 20 sitios y dos especies, y su espacio columna adquiere la forma del dibujo de la derecha. Digamos que esas localidades perfilan un gradiente ambiental, sobre el cual las abundancias de los dos taxos acusan curvas de respuestas acampanadas, como se ilustra en el panel izquierdo de la figura 4.6. Sea ese ordenamiento unidimensional de parajes (que hemos denominado "gradiente") nuestra configuración C_p . Si se elabora una gráfica donde los ejes x , y , z son, respectivamente, *gradiente*, *abundancia de la especie a* y *abundancia de la especie b*, la nube de puntos resultante recorrería un camino más o menos helicoidal, y dicha trayectoria correspondería a la función continua:

$$f: \{h_1, h_2, \dots, h_m\} \rightarrow \{s_1, s_2, \dots, s_m\}.$$

$$\text{donde: } f(h_i) = [a_{i1}, a_{i2}] = s_i.$$

Bien, ya reseñado el panorama global, expliquemos los pasos del algoritmo.

1) Transformar la matriz de datos D en una de disimilitud entre sitios, Dis :

$$D = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{bmatrix} \rightarrow Dis = \begin{bmatrix} dis(s_1, s_1) & dis(s_1, s_2) & \dots & dis(s_1, s_m) \\ dis(s_2, s_1) & dis(s_2, s_2) & \dots & dis(s_2, s_m) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ dis(s_m, s_1) & dis(s_m, s_2) & \dots & dis(s_m, s_m) \end{bmatrix}$$

tal que:

$$i) dis(s_i, s_j) = \sqrt{\sum_{h=1}^m (a_{ih} - a_{jh})^2}$$

2) Estipular una matriz arbitraria C_0 :

$$\begin{bmatrix} h_{11} & h_{12} & \dots & h_{1t} \\ h_{21} & h_{22} & \dots & h_{2t} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ h_{m1} & h_{m2} & \dots & h_{mt} \end{bmatrix}$$

tal que, para toda $j \in \{1, 2, \dots, t\}$:

i) h_{ij} representa la coordenada del sitio i en el eje j del espacio columna t -dimensional de C_0 , donde $t < n$ (número de especies).

3) Transformar C_0 en una matriz de distancias entre sitios, Ds_0 :

$$Ds_0 = \begin{bmatrix} d(h_1, h_1) & d(h_1, h_2) & \dots & d(h_1, h_m) \\ d(h_2, h_1) & d(h_2, h_2) & \dots & d(h_2, h_m) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ d(h_m, h_1) & d(h_m, h_2) & \dots & d(h_m, h_m) \end{bmatrix}$$

tal que:

i) para toda $i \in \{1, 2, \dots, m\}$: $f_i = [f_{i1}, f_{i2}, \dots, f_{it}]$. f_i es la i -ésima fila de C_0 ;

ii) para toda $h, k \in \{1, 2, \dots, m\}$: $d(f_h, f_k) \equiv d(f_k, f_h) = \sqrt{\sum_{j=1}^t (f_{hj} - f_{kj})^2}$.

4) Establecer una función de correspondencia ρ entre Dis y Ds_0 tal que para toda h, k en $\{1, 2, \dots, m\}$: $\rho(d(f_h, f_k)) = dis(s_h, s_k)$ y $\rho^{-1}(dis(s_h, s_k)) = d(f_h, f_k)$.

NOTA. Los incisos 1 a 4 son básicamente los mismos que los correspondientes del escalamiento multidimensional no-métrico. La única diferencia es que se estipula la distancia euclídea para generar tanto Dis -la matriz de disimilitud entre sitios según sus composiciones florísticas- y Ds_0 -la matriz de distancias entre puntos (representativos de localidades) en un espacio abstracto. Sin embargo, el mapeo paramétrico no contempla la regresión monotónica, pues su lógica no estriba en el ajuste de distancias. Además, no es necesario estandarizar la configuración C_0 , por razones que se verán en el siguiente apartado.

5) Calcular el "grado de discontinuidad", κ_0 , de la configuración C_0 , tal que:

i) κ_0 es un número real;

$$ii) \kappa_0 = \frac{\sum_{h \neq k} \frac{(dis(s_h, s_k))^a}{(d(f_h, f_k))^b}}{\left[\sum_{h \neq k} (d(f_h, f_k))^c \right]^{\frac{-b}{c}}}$$

iii) a, b y c son números enteros que escoge el usuario, de modo que:

$$b + c - a = 0.$$

NOTA. Como ya se ha dicho, κ mide la discontinuidad entre la configuración planteada por el usuario y el arreglo en el espacio columna de D . Conviene ir desglosando cómo Shepard y Carrol llegaron a kappa. De entrada aclararon que

los conjuntos $\{h_1, h_2, \dots, h_m\}$ y $\{s_1, s_2, \dots, s_m\}$ están compuestos de entidades discretas, por lo cual no se puede aplicar la definición matemática de continuo con todo rigor; se requiere, entonces, un concepto análogo para casos discretos. El escenario más simple es el de dos ejes, tal que los valores de uno representan la variable independiente y los del otro la dependiente. Imagínese que h_1, h_2, \dots, h_m corresponden a la abscisa y a_1, a_2, \dots, a_m figuran en la ordenada, ambas series están en orden creciente, y los puntos de la gráfica son:

$(h_1, a_1), (h_2, a_2), \dots, (h_m, a_m)$.

Una noción aproximada de continuidad es suponer que el cambio observado en a para un pequeño incremento en h es menor al cambio en a si el incremento en la abscisa es más grande. Shepard y Carrol primero intentaron divisar un índice de continuo con base en la siguiente división:

$$\frac{\delta^2}{S^2} = \frac{\frac{1}{m-1} \sum_{i=1}^{m-1} \left[\frac{(a_{i+1} - a_i)}{(h_{i+1} - h_i)} \right]^2}{\frac{1}{m} \sum_{i=1}^m (a_i - \bar{a})^2}$$

Si los valores de la abscisa estuviesen separadas de manera completamente uniforme, $(h_{i+1} - h_i)$ sería constante y, en consecuencia, no habría razón para incorporarla en la fórmula, puesto que podríamos normalizar la diferencia para que siempre fuese igual a 1. El argumento a la derecha de la igualdad equivaldría a la proporción entre la separación cuadrada promedio de los valores dependientes y la varianza total de esos mismos. Pero tal como está representada la ecuación, hay cabida a espaciaciones no uniformes en el eje h . Mientras más pequeña sea δ^2 respecto a S^2 , el arreglo presenta menos quebrantos, es más "liso". Ahora bien, si $(h_{i+1} - h_i)$ no es uniforme para toda i ,

existe la posibilidad de que la cercanía entre dos objetos adyacentes sea menor a la que hay entre un par de entidades que no están contiguas. Por tanto, el término $(\Delta a / \Delta h)^2$ no debe estar restringido a unidades inmediatamente próximas sino a todos los puntos bajo consideración. Pero de cualquier manera, se requiere de algún dispositivo para representar la cercanía entre los h_i , ya que ésta es crucial para derivar un coeficiente indicativo de continuidad. El recurso que emplearon Shepard y Carrol fue pesar cada valor $(\Delta a / \Delta h)^2$ por un factor que decrece monótonicamente conforme disminuye Δh , a saber:

$$\delta^2 = \sum_{k \neq h} \left[\frac{a_h - a_k}{h_h - h_k} \right]^2 w_{hk}.$$

El término w_{hk} es el peso relativo a $(h_h - h_k)$, es una función decreciente de dicha resta.

¿Que sucede cuando los valores h varían en más de una dimensión? El equivalente de $[(a_h - a_k) / (h_h - h_k)]^2$ es $\text{dis}(s_h, s_k)^2 / d(h_h, h_k)^2$, donde:

$$\text{dis}(s_h, s_k)^2 = \sum_{j=1}^n (a_{hj} - a_{kj})^2$$

$$d(h_h, h_k)^2 = \sum_{j=1}^t (h_{hj} - h_{kj})^2$$

Por tanto:

$$\delta^2 = \sum_{k \neq h} \frac{\text{dis}(s_h, s_k)^2}{d(h_h, h_k)^2}$$

Hace falta especificar la expresión de w_{hk} ; Shepard y Carrol sugirieron:

$$\frac{1}{d(f_h, f_k)^2}$$

La razón de ello obedece a lo siguiente: los autores querían que la relación entre los diversos pesos w fuese invariante a rotaciones, traslaciones y cambios de escala de la configuración. Es decir, que w_{ig}/w_{hk} para las parejas de objetos (i,g) y (h,k) fuese constante a pesar de las transformaciones antes dichas a la nube de puntos. Esto es posible si se establece que

$$w_{hk} = \frac{1}{d(f_h, f_k)^p};$$

de manera arbitraria escogieron $p = 2$. En resumen, su índice se redujo a:

$$\delta^2 = \sum_{k \neq h} \frac{\text{dis}(s_h, s_k)^2}{d(f_h, f_k)^4}.$$

Pero puesta así la ecuación, el grado de continuidad se puede adecuar como uno quiera al estipular valores lo suficientemente grandes de $d(f_h, f_k)^2$ (recuérdese que mientras más pequeño sea δ^2 más continuo es el arreglo). Por consiguiente es menester una normalización de los valores δ . Para ello existen dos formas de proceder: 1) estandarizar la configuración C_0 , tal como se hace en la escalación multidimensional; o bien 2) estandarizar las distancias entre los puntos que conforman el espacio columna de C_0 . Shepard y Carrol optaron por la segunda vía y propusieron el siguiente factor normalizador:

$$\left[\sum_{k \neq h} \left(\frac{1}{d(f_h, f_k)^2} \right) \right]^{-2}$$

Así, derivaron una expresión preliminar de kappa, a saber:

$$\kappa^* = \frac{\sum_{k \neq h} \frac{\text{dis}(s_h, s_k)^2}{d(f_h, f_k)^4}}{\left[\sum_{k \neq h} \frac{1}{d(f_h, f_k)^2} \right]^2}$$

El dispositivo parece extraño, pero implica generar una configuración

$$C^*_0 = \begin{bmatrix} h^*_{11} & h^*_{12} & \dots & h^*_{1t} \\ h^*_{21} & h^*_{22} & \dots & h^*_{2t} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ h^*_{m1} & h^*_{m2} & \dots & h^*_{mt} \end{bmatrix}$$

tal que:

$$d(h^*_h, h^*_k) = \frac{d(f_h, f_k)^2}{\sum_{k \neq h} \frac{1}{d(f_h, f_k)^2}}$$

Por tanto:

$$\kappa^* = \sum_{k \neq h} \frac{\text{dis}(s_h, s_k)^2}{d(h^*_h, h^*_k)^2} = \frac{\text{dis}(s_1, s_2)^2}{\left(\frac{d(f_1, f_2)^2}{\sum_{k \neq h} \frac{1}{d(f_h, f_k)^2}} \right)^2} + \frac{\text{dis}(s_2, s_1)^2}{\left(\frac{d(f_2, f_1)^2}{\sum_{k \neq h} \frac{1}{d(f_h, f_k)^2}} \right)^2} + \dots + \frac{\text{dis}(s_{m-1}, s_m)^2}{\left(\frac{d(f_{m-1}, f_m)^2}{\sum_{k \neq h} \frac{1}{d(f_h, f_k)^2}} \right)^2}$$

o bien:

$$\kappa^* = \sum_{k \neq h} \frac{\text{dis}(s_h, s_k)^2}{d(h^*_h, h^*_k)^2} = \frac{\text{dis}(s_1, s_2)^2}{\left(\frac{d(f_1, f_2)^4}{\left(\sum_{k \neq h} \frac{1}{d(f_h, f_k)^2} \right)^2} \right)^2} + \frac{\text{dis}(s_2, s_1)^2}{\left(\frac{d(f_2, f_1)^4}{\left(\sum_{k \neq h} \frac{1}{d(f_h, f_k)^2} \right)^2} \right)^2} + \dots + \frac{\text{dis}(s_{m-1}, s_m)^2}{\left(\frac{d(f_{m-1}, f_m)^4}{\left(\sum_{k \neq h} \frac{1}{d(f_h, f_k)^2} \right)^2} \right)^2}$$

lo cual se simplifica a:

$$\kappa^* = \frac{\sum_{k \neq h} \frac{\text{dis}(s_h, s_k)^2}{d(f_h, f_k)^4}}{\left[\sum_{k \neq h} \frac{1}{d(f_h, f_k)^2} \right]^2}$$

Pero Shepard y Carrol caracterizaron este resultado como una especialización del índice genérico κ :

$$\kappa = \frac{\sum_{k \neq h} \frac{(\text{dis}(s_h, s_k)^2)^a}{(d(f_h, f_k)^2)^b}}{\left[\sum_{k \neq h} (d(f_h, f_k)^2)^c \right]^{\frac{-b}{c}}}$$

donde los exponentes a , b y c cumplen la siguiente regla:

$$b + c - a = 0.$$

De modo que κ^* se puede plantear en términos de κ , estipulando que $a = 1$, $b = 2$ y $c = -1$.

6) Construir el vector G_0 de mt elementos, tal que:

$$i) G_0 = [g_{11} \ g_{21} \ \dots \ g_{m1} \ g_{12} \ g_{22} \ \dots \ g_{m2} \ \dots \ g_{1t} \ g_{2t} \ \dots \ g_{mt}];$$

$$ii) g_{ik} = -\partial(\kappa) / \partial(f_{ik}).$$

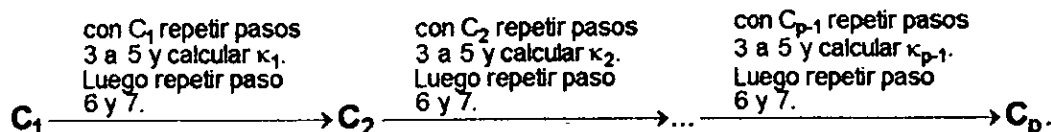
7) Elaborar una nueva configuración de puntos C_1 ,

$$\begin{bmatrix} f_{11} & f_{12} & \dots & f_{1t} \\ f_{21} & f_{22} & \dots & f_{2t} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ f_{m1} & f_{m2} & \dots & f_{mt} \end{bmatrix}$$

tal que:

$$j) \hat{r}_{1k} = r_{1k} + \frac{\alpha}{\sqrt{\frac{1}{t} \mathbf{G}_0 \mathbf{G}_0^T}} \times g_k.$$

8) Realizar las siguientes operaciones:



hasta que $\kappa_{p-1} < \kappa_{p-2}$ y $\kappa_{p-1} \approx \kappa_p$

NOTA. Los apartados 6 a 8 ponen de relieve una situación análoga a lo que ocurre en el escalamiento multidimensional: podemos concebir una superficie de respuesta de kappa en un espacio $[(m \times t) + 1]$ dimensional, donde C_0 es un punto compuesto de mt coordenadas. Es menester desplazarse una corta distancia por la pendiente de descenso más profundo hacia otra constelación C_1 , donde kappa es menor. El vector G_0 del inciso 6 constituye esa dirección de cambio. En 7 se despejan las coordenadas de C_1 ; la ecuación utilizada es idéntica a la que se emplea en EDNM para el mismo propósito, y lo que allí se dijo acerca del parámetro α también se aplica aquí. El rubro 8 hace hincapié en la naturaleza reiterativa del mapeo paramétrico: sometemos una configuración a los pasos 2-7 hasta generar una nueva nube de puntos, ésta también se alimenta al algoritmo para producir otra configuración, y así sucesivamente hasta llegar al arreglo cuyo nivel de kappa es el más bajo posible en t dimensiones (Carroll y Shepard no propusieron un umbral para κ). Huelga decir que el problema de los mínimos locales también es una característica de MP, y la manera de obviarlo es igual al procedimiento que se sigue en el escalamiento multidimensional.

9) Repetir pasos 3 a 9 con $t+1, t+2, \dots, t+s$ dimensiones, de modo que: $t+s \leq m-1$. Si el mínimo de κ en $t+i$ es muy cercano al mínimo en $t+i+1$ entonces el diagrama de ordenación constará de $t+i$ ejes, donde $0 \leq i \leq s$.

NOTA. Luego de arribar a una solución en t dimensiones, se experimenta con $t+1, t+2, \dots, t+s$ ejes, tal como se hace en EDNM.

CAPÍTULO 5

FAMILIA DEL ANÁLISIS DE CORRESPONDENCIA

Palmer (1993) utilizó la categoría "familia del análisis de correspondencia" para referirse a cuatro técnicas: la promediación recíproca (Hill, 1973), el análisis de correspondencia (Hill, 1973), el análisis de correspondencia sin tendencia (Hill, 1979; Hill y Gauch, 1980) y el análisis canónico de correspondencia (ter Braak, 1980). Además de estas cuatro, nosotros hemos incluido otras tres: la ordenación por especies dominantes principales (Curtis y McIntosh, 1951), la ordenación directa por promedios ponderados -también llamada análisis de gradiente- (Whittaker, 1956) y la reiteración de índice (Goff y Cottam, 1967). El común denominador de los siete algoritmos es el siguiente: a cada especie se le asigna una calificación y luego, para cada sitio, se multiplican las abundancias de los taxa allí presentes por sus notas respectivas y se suman los productos; el resultado es la calificación correspondiente de esa unidad de muestreo:

$$h_{ik} = \sum_{j=1}^n a_{ij} \epsilon_{jk}$$

donde h_{ik} es el indicador del sitio i en el k -ésimo eje de ordenación, ϵ_{jk} es la nota asignada a la especie j en ese eje y a_{ij} es la abundancia de j en i . Como veremos, a este mecanismo esencial se le añaden modificaciones, según el procedimiento ordenador. De hecho, salvo la técnica de Curtis y McIntosh, todas las demás dividen la sumatoria por el total de abundancias en la localidad:

$$h_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^n a_{ij} \epsilon_{jk}}{\sum_{j=1}^n a_{ij}}$$

Otras diferencias estriban en cómo se otorgan calificaciones-taxa, la dimensionalidad del diagrama final y si el algoritmo opera con base en calibraciones sucesivas de los indicadores especie e indicadores sitio hasta llegar a secuencias estables.

5.1. OEDP: ordenación por especies dominantes principales, método de Curtis y McIntosh (1951).

El procedimiento de Curtis y McIntosh fue una de las primeras técnicas ordenadores que aparecieron en la literatura ecológica anglo-sajona. A grandes rasgos consiste en efectuar un ordenamiento preeliminar de las unidades de muestreo con base en una serie de "especies dominantes principales" y luego asignar calificaciones a los taxa (sean dominantes o no) y, finalmente, otorgar a cada sitio una coordenada que es igual a la sumatoria de abundancias multiplicadas por las calificaciones de las especies correspondientes. Cabe aclarar que "dominante principal" no es lo mismo que "dominante" a secas: en un determinado sitio puede destacar una cierta especie y en ese sentido sería la dominante de dicha localidad; sin embargo, un taxón dominante principal sobresale en el conjunto de unidades de muestreo o en buena parte de ese conjunto. Pero veamos en detalle los pasos que siguen para clarificar las características de OEDP y, quizá, algunos bemoles de la técnica.

1) *Calcular los promedios, $a_{\bullet j}$, de todas las columnas de la matriz de datos D, tal que:*

$$a_{\bullet j} = \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m a_{ij} = \text{a la media de la especie } j \text{ en todos los sitios.}$$

2) *Determinar aquella permutación $\{j_1, j_2, \dots, j_n\}$ de $\{1, 2, \dots, n\}$ tal que:*

$$i) \ a_{\bullet j_1} \geq a_{\bullet j_2} \geq \dots \geq a_{\bullet j_n}.$$

NOTA. En los incisos 1 a 4 determinamos cuáles son las especies dominantes principales en nuestra matriz de datos D, donde las filas horizontales representan sitios y las verticales especies. El primer paso es bastante claro y no merece mayor explicación, pero sí vale la pena pormenorizar el paso 2. La notación utilizada se puede resumir en el siguiente mandato: colocar los promedios en orden descendente. La matriz de datos consta de n especies (esta es una convención que establecimos en el capítulo 1), pero no necesariamente están dispuestas en el tabulado de modo que sus promedios estén en orden

decreciente. Lo que hacemos aquí es permutar las columnas para que efectivamente sea así. Por tanto, el conjunto $\{1, 2, \dots, n\}$ se refiere a los índices de columna y $\{j_1, j_2, \dots, j_n\}$ es la misma colección pero con otra secuencia, aquella que garantiza el orden decreciente de medias.

3) *Calcular:*

$$\begin{aligned} & a_{\bullet j_1} - a_{\bullet j_2} \\ & a_{\bullet j_2} - a_{\bullet j_3} \\ & \dots \\ & a_{\bullet j_{n-1}} - a_{\bullet j_n} \end{aligned}$$

y determinar aquel elemento k en $\{1, 2, \dots, n\}$ tal que para toda otra h en $\{1, 2, \dots, n\}$, $h \neq k$, sucede que: $a_{\bullet j_k} - a_{\bullet j_{k+1}} > a_{\bullet j_h} - a_{\bullet j_{h+1}}$.

4) *Las columnas j_1, j_2, \dots, j_k de D representan las especies dominantes principales.*

NOTA. Restamos cada media de la que le precede (de acuerdo a la secuenciación de 2) y determinamos el punto entre una y otra donde ocurre la mayor diferencia. Los taxa cuyos promedios se ubican antes de ese punto son los dominantes principales, tal como queda estipulado en 4. Curtis y McIntosh diseñaron su método con datos provenientes de bosques del sur de Wisconsin y, siguiendo los pasos que aquí reseñamos, concluyeron que existían cuatro dominantes principales.¹ Sin embargo, nos queda la duda en cuanto a la factibilidad de esta forma de operar con otras zonas de estudio. ¿Qué pasa si la mayor diferencia ocurre entre el primer elemento de la serie y el siguiente? Tendríamos sólo una especie dominante principal y todos los pasos restantes (5 a 11) carecerían de sentido. Nos veríamos obligados a instrumentar otro mecanismo, por ejemplo, trabajar con las "codominantes principales" o algo por el estilo.

Ahora bien, los autores utilizaron un recurso que puede aminorar el problema expuesto en el párrafo anterior. La medida de abundancia empleada

¹ Quien lea el artículo de Curtis y McIntosh encontrará que los autores no dan un procedimiento explícito para determinar especies dominantes principales. Los cuatro primeros pasos que hemos reseñado aquí están implícitos en el texto, particularmente en el cuadro 1 de ese trabajo.

para construir D fue un tanto peculiar. Curtis y McIntosh centraron su estudio en especies arbóreas; obtuvieron la densidad relativa, frecuencia relativa y dominancia relativa de cada una en cada sitio, y después sumaron estas tres medidas para generar un índice de importancia. Cabe aclarar el significado de "relativo": lo empleamos para denominar la abundancia (sea densidad, frecuencia, etcétera) de la especie j en la localidad i dividida por la suma de abundancias de todas las taxa que figuran en i . Por tanto, los a_{ij} que aparecen en la matriz del rubro 1 adquieren la forma general de:

$$a_{ij} = \frac{a_{ij}^{(1)}}{\sum_{j=1}^n a_{ij}^{(1)}} + \frac{a_{ij}^{(2)}}{\sum_{j=1}^n a_{ij}^{(2)}} + \dots + \frac{a_{ij}^{(q)}}{\sum_{j=1}^n a_{ij}^{(q)}}$$

donde 1, 2, ..., q son medidas de desempeño ecológico (cobertura, densidad, etcétera), que el investigador considera pertinentes para una vegetación particular. El índice de importancia puede subsanar dificultades en cuanto a la sobrerrepresentación de una especie en el tabulado de datos y, en consecuencia, resultar en una selección de dominantes principales más amena a OEDP.

5) *Construir los siguientes conjuntos:*

$$S_{j_1} = \{x \mid x \text{ es una fila de } D \text{ tal que: } a_{xj_1} > a_{xf} \text{ para toda columna } f \text{ de } D \text{ distinta a } j_1\}$$

$$S_{j_2} = \{x \mid x \text{ es una fila de } D \text{ tal que: } a_{xj_2} > a_{xf} \text{ para toda columna } f \text{ de } D \text{ distinta a } j_2\}$$

...

$$S_{j_k} = \{x \mid x \text{ es una fila de } D \text{ tal que: } a_{xj_k} > a_{xf} \text{ para toda columna } f \text{ de } D \text{ distinta a } j_k\}$$

$$S = \{S_{j_1}, S_{j_2}, \dots, S_{j_k}\}$$

NOTA. Ya establecido que las columnas j_1, j_2, \dots, j_k corresponden a los taxa sobresalientes, agrupamos los sitios en colecciones $S_{j_1}, S_{j_2}, \dots, S_{j_k}$ de modo que las localidades de un conjunto están señoreadas por la misma dominante principal. Esto no excluye que el taxón figure en los parajes de otro grupo, sin embargo, allí no será la especie mejor representada. Por su parte, S es el

conjunto de conjuntos; lo estipulamos pues nos sirve para fines de exposición. Huelga decir que si tomamos todas las filas incluidas en todos los grupos no necesariamente agotamos la matriz de datos D , o dicho de otra manera, cabe la posibilidad de que alguna hilera de D no esté incluida en ninguna colección S_{j_i} . Tal sería el caso de un paraje donde la especie que acusa la mayor abundancia no es una dominante principal.

6) Para toda $S_{j_e} \in S$, toda $x \in S_{j_e}$ y toda $j_h \in \{j_1, j_2, \dots, j_k\}$ calcular:

$$a_{\bullet j_h}^{(j_e)} = \frac{1}{(\text{número de elementos en } S_{j_e})} \sum_x a_{x j_h}$$

$a_{\bullet j_h}^{(j_e)}$ es la abundancia promedio de la especie j_h en las filas o sitios de D que conforman el conjunto S_{j_e} .

NOTA. En palabras más breves, calculamos la importancia promedio de cada dominante principal en cada colección de S .

7) Reordenar los elementos de S de modo que:

i) $S = \{S_{g_1}, S_{g_2}, \dots, S_{g_k}\};$

ii) $\{g_1, g_2, \dots, g_k\}$ es la permutación de $\{j_1, j_2, \dots, j_k\}$ que pone de relieve, en el mayor grado posible, las siguientes tendencias:

$$a_{\bullet g_1}^{(g_1)} > a_{\bullet g_1}^{(g_2)} > \dots > a_{\bullet g_1}^{(g_k)} \text{ y}$$

$$a_{\bullet g_2}^{(g_1)} < a_{\bullet g_2}^{(g_2)} > a_{\bullet g_2}^{(g_3)} > \dots > a_{\bullet g_2}^{(g_k)} \text{ y}$$

$$a_{\bullet g_3}^{(g_1)} < a_{\bullet g_3}^{(g_2)} < a_{\bullet g_3}^{(g_3)} > a_{\bullet g_3}^{(g_4)} > \dots > a_{\bullet g_3}^{(g_k)} \text{ y}$$

... y

$$a_{\bullet g_k}^{(g_1)} < a_{\bullet g_k}^{(g_2)} < \dots < a_{\bullet g_k}^{(g_k)}$$

NOTA. Quizá la mejor forma de explicar el contenido de este inciso es recurrir al ejemplo de Curtis y McIntosh (1951). Los investigadores demarcaron *Quercus rubra*, *Acer saccharum*, *Quercus alba* y *Quercus velutina* como las dominantes principales de 95 unidades de muestreo ubicadas en bosques del sur de Wisconsin. Conformaron cuatro grupos de sitios, tal que los parajes incluidos en el primero presentaban *Quercus rubra* como la especie dominante, los inscritos en el segundo tenían a *Acer saccharum* como el taxón más destacado, etcétera. Calcularon las abundancias promedio de dichas especies en cada grupo y jugaron con distintos ordenamientos de tales colecciones hasta llegar a la siguiente tabla:

CUADRO 5.1				
	Q. velutina	Q. alba	Q. rubra	A. saccharum
Q. velutina	165.1	39.6	13.6	0
Q. alba	69.9	126.8	52.7	13.7
Q. rubra	3.6	39.2	152.3	37.2
A. saccharum	0	0.8	11.7	127.0

donde los números se refieren a los promedios del taxón que encabeza la hilera en el grupo cuyo dominante es la especie anotada en la columna. El tabulado les indicó el modo de construir su ordenación preliminar de sitios: primero irían aquellos señoreados por *Q. velutina* seguidos por los que privilegian a *Q. alba*, etcétera.

El inciso 7 pone de relieve el mismo procedimiento, pero en términos generales. Ya, desde el rubro 6, contamos con $S = \{S_{j_1}, S_{j_2}, \dots, S_{j_k}\}$, el conjunto de los 1, 2, ..., k conjuntos de sitios señoreados por las especies j_1, j_2, \dots, j_k respectivamente; reordenamos los elementos de S para llegar a $\{S_{g_1}, S_{g_2}, \dots, S_{g_k}\}$, donde $\{g_1, g_2, \dots, g_k\}$ es una permutación de $\{j_1, j_2, \dots, j_k\}$ y los promedios de cada especie en cada grupo se comportan como está indicado en 7.ii, donde $a_{g_r}^{(g_h)}$ es la abundancia media de alguna dominante principal g_r en la colección de sitios "gobernados" por otro taxón principal g_h .

El comportamiento recién expuesto es una meta ideal en muchos casos; le funcionó a Curtis y McIntosh pero con otras vegetaciones quizá no sea posible confeccionar conjuntos que observen exactamente la misma tendencia. Anderson

(1963) empleó la técnica OEDP con censos provenientes de un matorral de ericáceas inglés y el mejor arreglo al que pudo llegar fue:

CUADRO 5.2					
	<i>Calluna vulgaris</i>	<i>Carex binervis</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Festuca ovina</i>	<i>Agrostis tenuis</i>
<i>Calluna vulgaris</i>	67.23	1.15	1.76	0.18	0
<i>Carex binervis</i>	1.15	37.81	4.24	0.87	0.30
<i>Vaccinium myrtillus</i>	14.79	23.25	49.38	28.00	4.50
<i>Festuca ovina</i>	11.58	31.23	35.47	49.44	15.55
<i>Agrostis tenuis</i>	0.33	2.30	3.11	14.42	73.85

El cuadro se interpreta de la misma manera que el anterior relativo a los bosques de Wisconsin. Nótese la existencia de una violación al comportamiento de los promedios: la abundancia media de *Calluna vulgaris* en el grupo encabezado por *Carex binervis* es menor a su abundancia media en el conjunto de sitios señoreados por *Vaccinium myrtillus*, y según lo dicho en 7 debería ser al revés. Por eso hicimos la aclaración: el orden $S_{g_1}, S_{g_2}, \dots, S_{g_k}$ es el que mejor se aproxima al patrón ideal antes mencionado.

8) Reordenar filas de D para producir: $D^* = \begin{bmatrix} a_{h_1 1} & a_{h_1 2} & \dots & a_{h_1 n} \\ a_{h_2 1} & a_{h_2 2} & \dots & a_{h_2 n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{h_m 1} & a_{h_m 2} & \dots & a_{h_m n} \end{bmatrix}$ tal que:

i) $\{h_1, h_2, \dots, h_m\}$ es una permutación de $\{1, 2, \dots, m\}$;

ii) si particionamos D^* en submatrices $D_1^*, D_2^*, \dots, D_k^*$, de modo que:

$$D^* = \begin{bmatrix} a_{h_1 1} & a_{h_1 2} & \dots & a_{h_1 n} \\ a_{h_2 1} & a_{h_2 2} & \dots & a_{h_2 n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{h_m 1} & a_{h_m 2} & \dots & a_{h_m n} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} D_1^* \\ D_2^* \\ \dots \\ D_k^* \end{bmatrix}, \text{ entonces:}$$

- ii.1) para toda fila $x \in S_{g_1}$ ocurre que x es una fila de D_1^* y
 para toda fila $x \in S_{g_2}$ ocurre que x es una fila de D_2^* y
 ...
 para toda fila $x \in S_{g_k}$ ocurre que x es una fila de D_k^* ;

- ii.2) para toda $D_j^* \in \{D_2^*, D_3^*, \dots, D_{k-1}^*\}$ si

$$D_j^* = \begin{bmatrix} a_{h_1 1} & a_{h_1 2} & \dots & a_{h_1 n} \\ a_{h_{i+1} 1} & a_{h_{i+1} 2} & \dots & a_{h_{i+1} n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{h_{i+p} 1} & a_{h_{i+p} 2} & \dots & a_{h_{i+p} n} \end{bmatrix}$$

entonces las filas de D_j^* están dispuestas de modo que las tendencias a continuación se mantienen en el mayor grado posible:

$$a_{h_i g_{j-1}} \geq a_{h_{i+1} g_{j-1}} \geq \dots \geq a_{h_{i+p} g_{j-1}} \text{ y}$$

$$a_{h_i g_j} \leq a_{h_{i+1} g_j} \leq \dots \leq a_{h_{i+c} g_j} \geq a_{h_{i+c+1} g_j} \geq \dots \geq a_{h_{i+p} g_j} \text{ (donde } i+c < i+c+1 < \dots < p) \text{ y}$$

$$a_{h_i g_{j+1}} \leq a_{h_{i+1} g_{j+1}} \leq \dots \leq a_{h_{i+p} g_{j+1}};$$

- ii.3) si $D_1^* = \begin{bmatrix} a_{h_1 1} & a_{h_1 2} & \dots & a_{h_1 n} \\ a_{h_2 1} & a_{h_2 2} & \dots & a_{h_2 n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{h_r 1} & a_{h_r 2} & \dots & a_{h_r n} \end{bmatrix}$ entonces las filas de D_1^* están

dispuestas de modo que respetan en el mayor grado posible las siguientes tendencias:

$$a_{h_1 g_1} \geq a_{h_2 g_1} \geq \dots \geq a_{h_r g_1} \text{ y}$$

$$a_{h_1 g_2} \leq a_{h_2 g_2} \leq \dots \leq a_{h_r g_2}$$

o bien

$$a_{h_e g_1} \leq a_{h_{e+1} g_1} \leq \dots \leq a_{h_f g_1} \geq a_{h_{f+1} g_1} \geq \dots \geq a_{h_r g_1} \text{ (donde } e < f) \text{ y}$$

$$a_{h_e g_2} \leq a_{h_{e+1} g_2} \leq \dots \leq a_{h_f g_2}$$

$$\text{ii.4) si } D_k^* = \begin{bmatrix} a_{h_r 1} & a_{h_r 2} & \dots & a_{h_r n} \\ a_{h_{r+1} 1} & a_{h_{r+1} 2} & \dots & a_{h_{r+1} n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{h_m 1} & a_{h_m 2} & \dots & a_{h_m n} \end{bmatrix} \text{ (donde } r < r+1 < \dots < m) \text{ entonces}$$

las filas de D_k^* están dispuestas de modo que respetan en el mayor grado posible las siguientes tendencias:

$$a_{h_r g_k} \leq a_{h_{r+1} g_k} \leq \dots \leq a_{h_m g_k} \text{ y}$$

$$a_{h_r g_{k-1}} \geq a_{h_{r+1} g_{k-1}} \geq \dots \geq a_{h_m g_{k-1}}$$

o bien

$$a_{h_e g_k} \leq a_{h_{e+d} g_k} \leq \dots \leq a_{h_{e+d+1} g_k} \geq a_{h_{e+d+2} g_k} \geq \dots \geq a_{h_m g_k} \text{ (donde } r+d < r+d+1 < \dots < m) \text{ y}$$

$$a_{h_e g_{k-1}} \geq a_{h_{e+d} g_{k-1}} \geq \dots \geq a_{h_{e+d+1} g_{k-1}}$$

NOTA. Al reordenar las filas de la matriz D para generar D^* , de hecho estamos ejecutando una ordenación preliminar de localidades. Confeccionamos D^* de tal modo que si la partimos en submatrices $D_1^*, D_2^*, \dots, D_k^*$, todas las filas pertenecientes a S_{g_1} están en la primera partición, todas las incluidas en S_{g_2} se ubican en D_2^* y así sucesivamente. Pero además, al interior de cada partición las

hileras están dispuestas de acuerdo a cierta lógica. Consideremos el caso de D_j^* , donde j toma cualquier valor entre 2 y $k - 1$: a grandes rasgos la idea es colocar las filas de D_j^* de modo que si uno las "lee" de arriba abajo la abundancia de la especie g_j tiende a crecer hasta un máximo y luego disminuir, mientras que la de g_{j-1} disminuye paulatinamente y la de g_{j+1} aumenta de una línea a otra. En lo tocante a D_1^* , se disponen las hileras para que g_1 decrezca - o bien aumente hasta un pico y luego decaiga- y g_2 sufra incrementos progresivos. Por último, D_k^* se confecciona de modo que g_k aumenta -o crece hasta un máximo y luego disminuye- y los valores de g_{k-1} se reducen al pasar de una fila a otra.

Ahora bien, no toda matriz de datos se puede reacomodar como hemos dicho sin que haya quiebres en las tendencias recién expuestas. El ordenamiento se efectúa tratando de respetarlas lo más posible y si el tabulado de censos es muy grande, quizá no haya una solución única. Por eso, el método de Curtis y McInstosh se ha calificado de subjetivo, pues el usuario debe escoger uno de varios arreglos plausibles, guiándose por su "buen olfato".

9) Asignar a cada columna j de D^* un valor ϵ_j de modo que:

i) $\epsilon_{g_k} = 10$;

ii) si:

$$a_{h_w g_k} > a_{h_i g_k} \text{ para una } w \text{ y toda } i \in \{1, 2, \dots, m\}, w \neq i, \text{ y}$$

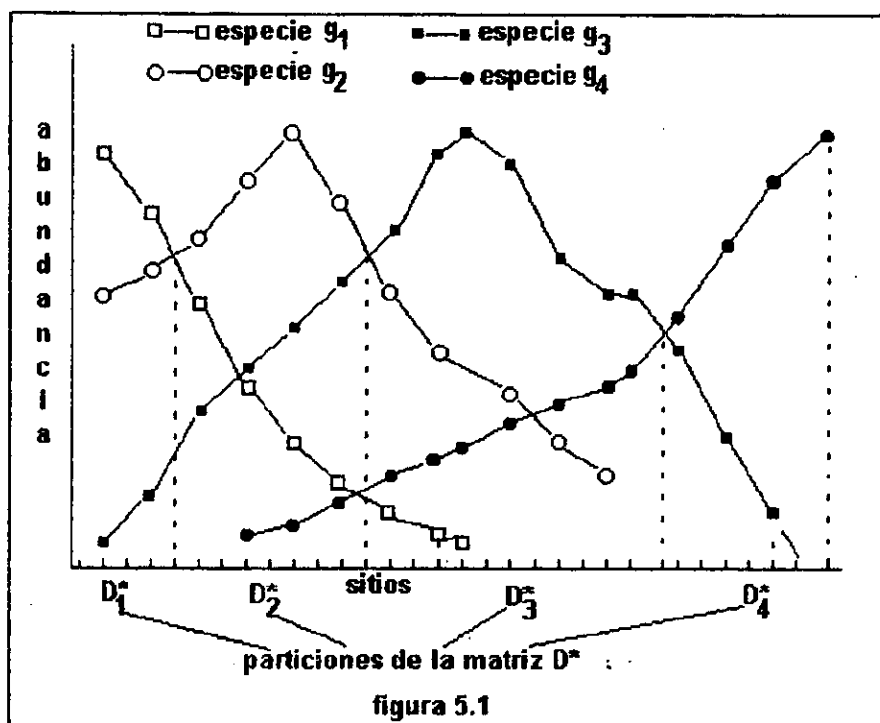
$$a_{h_f r} > a_{h_r} \text{ para una } f \text{ y toda } i \in \{1, 2, \dots, m\}, f \neq i, \text{ y}$$

$$g_k, r \text{ son elementos de } \{1, 2, \dots, n\} \text{ pero } g_k \neq r,$$

$$\text{entonces: } \epsilon_r = \frac{10f}{w}$$

NOTA. La asignación de calificaciones $\epsilon_1, \epsilon_2, \dots, \epsilon_n$ a las especies 1, 2, ..., n es más fácil de vislumbrar si construimos una gráfica donde la abscisa corresponde al ordenamiento preliminar de sitios (la primera fila de D^* tiene coordenada de 1, la segunda hilera tiene coordenada de 2 y así sucesivamente) y la ordenada representa valores de abundancia. En la figura 5.1 se muestra un ejemplo hipotético donde aparecen las tendencias de cuatro dominantes principales y, además, se indican las cuatro particiones correspondientes de la matriz D^* . Al taxón g_4 se le otorga arbitrariamente el valor de 10. Supóngase que alcanza su

máxima abundancia en la hilera h_w de D^* ; esto equivale a decir que ese máximo ocurre en el sitio cuya coordenada es w . Bien, ahora consideremos cualquier otra especie r y digamos que está mejor representada en la fila h_r de D^* : la calificación de r es ε_r como se indica en 9.ii (puesto que OEDP genera sólo un eje de ordenación, no tiene caso utilizar la notación ε_{r1} -con el segundo subíndice indicativo del eje-, como se ha hecho para algoritmos cuyas soluciones son multidimensionales).



10) Construir el vector $\varepsilon = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 \\ \varepsilon_2 \\ \dots \\ \varepsilon_n \end{bmatrix}$

11) Calcular $D\varepsilon = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} \varepsilon_1 \\ \varepsilon_2 \\ \dots \\ \varepsilon_n \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} h_1 \\ h_2 \\ \dots \\ h_m \end{bmatrix}$, de modo que:

i) h_i es la coordenada del sitio i en el primer y único eje de ordenación.

~~NOTA. Mediante los apartados 10 y 11 elaboramos el vector de calificaciones especie e y lo premultiplicamos por la matriz de datos D ; el resultado es un tuplo de coordenadas-sitio que describen una ordenación unidimensional de tales localidades.~~

Conviene resaltar un aspecto importante de OEDP: la ordenación preliminar del paso 8 y la recalibración de los incisos 9 a 11 imponen una estructura a los datos; estos dispositivos procuran ajustar las abundancias a curvas unimodales que corren a lo largo del eje. O por lo menos a curvas que si bien pueden ser plurimodales, acusan un sólo valor máximo. Esto no hay que soslayarlo, pues la técnica dió pie a una entidad teórica propuesta por Curtis y McIntosh: el continuo vegetacional individualista, el cual pretende dar significado biológico a esa disposición de distribuciones (sobre esto abundaremos en el capítulo 8).

5.2. ODPP: Ordenación directa mediante promedios ponderados, método de Whittaker (1956, 1960).

En OEDP, el ecólogo establece un gradiente florístico que luego puede correlacionar con ciertas variables ambientales para ver cuál de ellas, o qué combinaciones de ellas, acusan una tendencia similar al ordenamiento de sitios con base exclusivamente en sus composiciones de especies. El método de Whittaker sigue una lógica inversa: primero se estipula una tendencia ambiental y luego ésta se calibra con base en los ensambles florísticos de los censos. A muy grandes rasgos, este es el *modus operandi* de ODPP, pero como verá el lector en el desglose que sigue, el algoritmo es algo más complejo. De hecho, exige generar muchos gradientes locales -por ejemplo, gradaciones de exposición de ladera en diversos cerros, para un mismo intervalo altitudinal- y luego promediarlos para confeccionar un gradiente global relativo a toda la zona de estudio. Si bien ahora la técnica es una pieza de museo, ejerció una influencia enorme en el desarrollo de otros procedimientos de ordenación, y a partir de ella se derivaron una serie de consecuencias teóricas, en cuanto al comportamiento de especies en relación a gradientes ambientales, que fueron motivo de polémicas a lo largo de los años setenta, ochenta y aún los noventa. La noción de continuo vegetacional que plantearon Gauch y Whittaker (1972a, 1976), idea que

en buena medida protagonizó las discusiones relativas a ordenamientos y gradientes en esas décadas, surgió a partir de diversas aplicaciones de ODP (véase capítulo 10). Hemos reconstruido el método en 13 pasos, los cuales se describen a continuación.

1) *Determinar de antemano un gradiente ambiental destacado en la zona de estudio y especificar un conjunto de intervalos ordenados $\{z_1, z_2, \dots, z_k\}$ de dicha gradación.*

CUADRO 5.3			
$Z_1 =$	cañadas con riachuelos	$Z_6 =$	pendientes abiertas con exposiciones E y NO.
$Z_2 =$	hondonadas menos profundas sin arroyos	$Z_7 =$	pendientes abiertas con exposiciones ESE y ONO
$Z_3 =$	pendientes protegidas	$Z_8 =$	pendientes abiertas con exposiciones SE y O.
$Z_4 =$	pendientes abiertas con exposiciones N, NE y NNE	$Z_9 =$	pendientes abiertas con exposiciones SSE y OSO.
$Z_5 =$	pendientes abiertas con exposiciones ENE y NNO	$Z_{10} =$	pendientes abiertas con exposiciones S, SO y SSO.
N = norte; NE = noreste; NNE = norte-noreste; ENE = este-noreste; NNO = norte-noroeste; E = este; NO = noroeste; ESE = este-sureste; ONO = oeste-noroeste; SE = sureste; O = oeste; SSE = sur-sureste; OSO = oeste-suroeste; S = sur; SO = suroeste; SSO = sur-suroeste			

NOTA. Luego de familiarizarse con el área donde va realizar su investigación, el ecólogo plantea una gradación ambiental destacada en ella. El ejemplo paradigmático de Whittaker es el llamado "gradiente topográfico de humedad": si nos ubicamos en una región montañosa, podemos recorrer cada cerro, para una determinada franja altitudinal, pasando por comarcas con exposición oriente, sur, oeste y norte. Incluso podemos establecer divisiones más finas, por ejemplo, exposiciones suroeste, noreste, etcétera, o bien si la ladera está al descubierto o está "protegida" por algún monte que le hace sombra y cosas por el estilo. Las pendientes diferirán en cuanto a la radiación solar recibida a lo largo del año y ésta, a su vez, influirá en otros procesos ambientales, de modo que habrá localidades "húmedas" y "secas" en diferente grado (queda entendido que los

términos húmedo y seco son relativos a la zona de estudio), unas soportarán vegetaciones exuberantes y otras florestas más ralas. De modo que podemos construir una secuencia de dichas laderas para conformar un crudo gradiente ambiental. En este ejemplo, cada z_i del conjunto $\{z_1, z_2, \dots, z_k\}$ es una determinada exposición, ordenada según si recibe más o menos insolación a lo largo del año. Whittaker (1960) propuso 10 fases del "gradiente topográfico-humedad" relativo a los bosques de las montañas Siskiyou de Oregón y California, mismas que se reproducen en el cuadro 5.3.

2) *Seleccionar un conjunto de condiciones hábitat $\{c_1, c_2, \dots, c_j\}$ sobresalientes en la zona de estudio -por ejemplo, intervalos de altura sobre el nivel del mar, sustrato rocoso ígneo, etcétera-, en las cuales se expresa el gradiente del paso 1.*

NOTA. Con $\{z_1, z_2, \dots, z_k\}$ esbozamos una cruda trayectoria de ambientes, sin embargo ésta se puede manifestar en distintas condiciones de hábitat. Ejemplifiquemos de nuevo con posición topográfica: el gradiente de exposición persiste si lo fijamos para la franja altitudinal de 1,000 a 1,100 metros sobre el nivel del mar o si consideramos la banda 2,000 a 2,100 metros. No obstante, es muy probable que las vegetaciones -o series de vegetaciones- en uno y otro caso difieran, dado el factor altitud. ODPP consiste en elaborar ordenaciones a distintos niveles de estos condicionamientos adicionales, sea tomándolos uno por uno o combinados. Por ejemplo, es factible construir un gradiente topográfico de humedad para los 2,000 a 2,100 metros sólo con aquellos parajes donde la roca madre es de origen ígneo. Luego, podríamos elaborar otro, para el mismo intervalo de altura, pero con sitios donde el sustrato es roca caliza. El conjunto $\{c_1, c_2, \dots, c_j\}$ reúne dichos contextos (franjas altitudinales, tipos de estrato rocoso, etcétera) que el investigador detecta en su zona de estudio y supone importantes.

3) *Construir una matriz de datos $D = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} D_1 \\ D_2 \\ \dots \\ D_n \end{bmatrix}$ cuyas*

particiones pueden someterse a dos funciones de asignación \mathcal{D} y \mathcal{L} tal que:

- i) para toda $D_i \in D$ sucede que $\mathfrak{D}(D_i) \in \wp\{c_1, c_2, \dots, c_t\}$ donde:
 $\wp\{c_1, c_2, \dots, c_t\}$ es el conjunto potencia de $\{c_1, c_2, \dots, c_t\}$;
- ii) para toda fila x de cualquier partición D_i : $\delta_l(x) \in \{z_1, z_2, \dots, z_k\}$;
- iii) existen alguna filas x , y en D_i tal que: $\delta_l(x) \neq \delta_l(y)$.

NOTA. Este inciso pone de relieve ciertas características del muestreo que es menester realizar si la intención es aplicar el ordenamiento de Whittaker. Se construye una matriz de datos D , la cual se puede partir en submatrices D_1, D_2, \dots, D_h y a cada una de éstas les corresponde una peculiar combinación de condiciones hábitat. Por eso introducimos la función asignadora \mathfrak{D} , tal que:

$$\mathfrak{D}(D_i) \in \wp\{c_1, c_2, \dots, c_t\}.$$

Por ejemplo, las filas de D_i pueden hacer referencia a todos los sitios que se ubican entre los 500 y 600 metros de altura sobre el nivel del mar y además presentan un estrato rocoso de origen basáltico. Puesta así las cosas, tenemos lo siguiente:

$$\mathfrak{D}(D_i) = \{c_g, c_e\} \text{ donde:}$$

c_g = condición: 500 a 600 metros de altitud;

c_e = condición: estrato rocoso de origen basáltico.

El conjunto potencia, $\wp\{c_1, c_2, \dots, c_t\}$, es la colección de todos los subconjuntos posibles de $\{c_1, c_2, \dots, c_t\}$ y, por supuesto, habrá combinaciones inverosímiles que el investigador ni siquiera considera (verbigracia, dos o más niveles altitudinales para un mismo paraje). Pero retendrá aquellas que sí son pertinentes.

La otra función asignadora es δ_l , la cual establece que a toda fila de D_i (toda hilera representa una localidad) se le puede otorgar una determinada posición de gradiente. Por eso $\delta_l(x) \in \{z_1, z_2, \dots, z_k\}$, donde x es la fila en cuestión. Pero además hacemos otra aseveración: los sitios representados en D_i no corresponden todos al mismo estadio del gradiente. Tal es el significado de:

existen alguna filas x , y en D_i tal que: $\delta_l(x) \neq \delta_l(y)$.

La relación con el muestreo y organización de datos es clara: el ecólogo no ubica sus localidades al azar, estipula recorridos, los sigue y en determinados puntos delimita un área y registra las especies allí presentes y qué tan abundantes son. Dichos trayectos se agrupan según ciertos parámetros como son cinturón altitudinal, roca madre, etcétera, y cada partición D_i representa la colección de sitios de un trayecto. Por tanto, el usuario de ODPP no ejecuta una ordenación, sino varias, relativas a la misma secuenciación ambiental, pero bajo distintas condiciones de hábitat. Es factible que una o varias estaciones de $\{z_1, z_2, \dots, z_k\}$ estén ausentes en cierto transecto. Por ejemplo, que no exista una cañada con riachuelo en un cerro específico de las montañas Siskiyou, para una determinada banda altitudinal. Por eso, la relación entre las filas de D_i y los elementos de $\{z_1, z_2, \dots, z_k\}$ no siempre es 1 a 1.

$$4) \text{ Sea } D_i = \begin{bmatrix} a_{i1} & a_{i2} & \dots & a_{in} \\ a_{(i+1)1} & a_{(i+1)2} & \dots & a_{(i+1)n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{(i+g)1} & a_{(i+g)2} & \dots & a_{(i+g)n} \end{bmatrix} . \text{ Asignar calificaciones } \varepsilon_1, \varepsilon_2, \dots, \varepsilon_n \text{ a}$$

las columnas de D_i (es decir, a las especies que conforman dicha matriz) con base en las reglas siguientes:

- si $a_{xj} > a_{yj}$ para una x y toda $y \in \{i, i+1, \dots, i+g\}$, $y \neq x$, y si $\delta_l(x) \in \{z_1, z_2, \dots, z_l\}$ tal que $\{z_1, z_2, \dots, z_l\} \subseteq \{z_1, z_2, \dots, z_k\}$ y $l < k$ entonces:
 $\varepsilon_j = 0$;

- si $a_{xj} > a_{yj}$ para una x y toda $y \in \{i, i+1, \dots, i+g\}$, $y \neq x$, y si

$\delta_l(x) \in \{z_{f+1}, z_{f+2}, \dots, z_{f+p}\}$ tal que:

$$\{z_{f+1}, z_{f+2}, \dots, z_{f+p}\} \subseteq \{z_1, z_2, \dots, z_k\} \text{ y}$$

$$\{z_{f+1}, z_{f+2}, \dots, z_{f+p}\} \cap \{z_1, z_2, \dots, z_l\} = \emptyset \text{ y}$$

$$f + p < k$$

entonces: $\varepsilon_j = 1$;

...

- si $a_{xj} > a_{yj}$ para una x y toda $y \in \{i, i+1, \dots, i+g\}$, $y \neq x$, y si

$\delta_l(x) \in \{z_{f+q}, z_{f+q+1}, \dots, z_k\}$ tal que:

$$\{z_{f+q}, z_{f+q+1}, \dots, z_k\} \subseteq \{z_1, z_2, \dots, z_k\} \text{ y}$$

$$\{z_1, z_2, \dots, z_l\} \cap \{z_{f+1}, z_{f+2}, \dots, z_{f+p}\} \cap \dots \cap \{z_{f+q}, z_{f+q+1}, \dots, z_k\} = \emptyset \text{ y}$$

$$\{z_1, z_2, \dots, z_l\} \cup \{z_{f+1}, z_{f+2}, \dots, z_{f+p}\} \cup \dots \cup \{z_{f+q}, z_{f+q+1}, \dots, z_k\} = \{z_1, z_2, \dots, z_k\}$$

entonces: $\varepsilon_j = t$;

- si $a_{xj} = 0$ para toda $x \in \{i, i + 1, \dots, i + g\}$, entonces:

$\varepsilon_j =$ cualquier valor arbitrario.

5) Confeccionar el vector $\varepsilon = \begin{bmatrix} \varepsilon_1 \\ \varepsilon_2 \\ \dots \\ \varepsilon_n \end{bmatrix}$.

NOTA. Con los pasos 4 y 5 les asignamos calificaciones $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \dots, \varepsilon_n$ a las especies que figuran en el trayecto representado por la matriz D_i , y tal asignación depende del tramo en el que más abundan éstas. Por ejemplo, si el taxón j destaca en aquellos sitios propios de los estadios iniciales del gradiente, se le otorga una nota de 0. Si está mejor representado en la siguiente serie de localidades, se le confiere un valor de 1 y así sucesivamente. A esto se refiere la notación que aparece en el apartado 4, pero nótese que se deja abierta la cuestión tocante a cuántos estadios caben en el tramo inicial del gradiente, cuántos en el segmento que sigue a éste, etcétera. Se ha dejado así por que el criterio según el cual se particiona el gradiente es subjetivo, depende del juicio del investigador y las características singulares de la vegetación estudiada. En el trabajo referente a las Siskiyou, Whittaker estipuló valores de 0 para las especies que más abundaban en parajes adscritos a z_1 y z_2 (ver cuadro 5.3, arriba); 1 para aquellos taxa prolíficos en sitios caracterizados como z_3, z_4 y z_5 ; 3 para los copiosos en localidades del tipo z_6, z_7 y z_8 ; y, finalmente, le otorgó una calificación de 4 a las especies que mejor se desarrollaban en locaciones designadas como z_9 y z_{10} .

El inciso 5 no impone ninguna dificultad conceptual: una vez que hayamos establecido las calificaciones-especie, las expresamos como un vector, mismo que entrará en juego al recalibrar la ordenación de sitios en el paso 7. ¿Cómo debemos proceder si existe algún taxón h con abundancia mayor a cero en la matriz de datos D pero ausente en el trayecto representado por la partición D_i ? No importa qué nota le demos, pues los valores a_{xh} , para toda fila x de D_i , serán iguales a cero y, en consecuencia, el número otorgado no influye en el reposicionamiento de las localidades inscritas en D_i .

6) Obtener la matriz diagonal B_i

$$B_i = \begin{bmatrix} \frac{1}{\sum_{j=1}^n a_{ij}} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \frac{1}{\sum_{j=1}^n a_{(i+1)j}} & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \frac{1}{\sum_{j=1}^n a_{(i+g)j}} \end{bmatrix}$$

tal que si D_i consta de $(i + g) + 1$ hileras y n columnas, B_i se compone de $(i + g) + 1$ hileras y columnas.

7) Calcular el vector $h = \begin{bmatrix} h_i \\ h_{i+1} \\ \dots \\ h_{i+g} \end{bmatrix} = B_i D_i \varepsilon$ tal que:

i) h_i es el vector de coordenadas de los sitios $i, i + 1, \dots, i + g$, dadas las condiciones ambientales $\mathcal{D}(D_i) \in \mathcal{P}\{c_1, c_2, \dots, c_g\}$, a lo largo del gradiente ambiental expresado por el conjunto $\{z_1, z_2, \dots, z_k\}$.

NOTA. Los pasos 6 y 7 se ejecutan pues ODPP tiene por objetivo arribar a un eje donde cada localidad está representada por una coordenada, la cual es el promedio ponderado de las especies presentes en esa unidad de muestreo. Multiplicamos la abundancia de cada taxón por la calificación que le dimos a éste en el paso 4, sumamos los productos y dividimos el resultado por la abundancia total del sitio. La matriz diagonal B_i consta de los recíprocos de esos totales, y con $B_i D_i \varepsilon$ obtenemos los mencionados promedios o coordenadas. En notación extendida, la operación queda así:

$$\begin{bmatrix} h_i \\ h_{i+1} \\ \dots \\ h_{i+g} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \frac{1}{\sum_{j=1}^n a_{ij}} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \frac{1}{\sum_{j=1}^n a_{(i+1)j}} & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \frac{1}{\sum_{j=1}^n a_{(i+g)j}} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} a_{i1} & a_{i2} & \dots & a_{in} \\ a_{(i+1)1} & a_{(i+1)2} & \dots & a_{(i+1)n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{(i+g)1} & a_{(i+g)2} & \dots & a_{(i+g)n} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} \epsilon_1 \\ \epsilon_2 \\ \dots \\ \epsilon_n \end{bmatrix}$$

De este modo:

$$h_i = \frac{\sum_{j=1}^n a_{ij} \epsilon_j}{\sum_{j=1}^n a_{ij}}, \quad h_{i+1} = \frac{\sum_{j=1}^n a_{(i+1)j} \epsilon_j}{\sum_{j=1}^n a_{(i+1)j}}, \quad \dots, \quad h_{i+g} = \frac{\sum_{j=1}^n a_{(i+g)j} \epsilon_j}{\sum_{j=1}^n a_{(i+g)j}}$$

Nótese que todo lo dicho se refiere exclusivamente al trayecto subrogado en la partición D_i . La secuenciación surgida de $B_i D_i \epsilon$ combina las categorías z_1, z_2, \dots, z_k con los ensambles florísticos de los parajes incluidos en D_i ; por tanto, el resultado es un gradiente ambiental que pone de relieve una trayectoria de cambio en la composición de especies.

8) Repetir los pasos 4 a 8 para todas las particiones D_1, D_2, \dots, D_h de D que sean distintas a D_i .

NOTA. Sometemos todas las particiones de D al mismo procedimiento empleado con D_i . Cabe aclarar una cuestión respecto al otorgamiento de calificaciones a los taxa. La especie h puede presentar abundancias mayores a cero en las submatrices D_i y D_j . Pero es factible que la nota asignada en el caso D_i sea distinta a la conferida cuando se opera sobre D_j . Ejemplifiquemos de nuevo con la posición topográfica: imaginemos que D_i pone de relieve un trayecto entre los 1,000 y 1,100 metros sobre el nivel del mar y D_j corresponde a uno entre los

2,000 y 2,100 metros. Entre una altitud y otra quizá cambie la exposición de ladera donde la especie h acusa un desarrollo óptimo.

9) Sea X un conjunto $\{X_1, X_2, \dots, X_e\}$ tal que:

i) para toda X_i en X , $X_i \in \wp\{D_1, D_2, \dots, D_n\}$ y para toda $D_f, D_g \in X_i$ sucede que: $\mathfrak{S}(D_f) = \mathfrak{S}(D_g)$.

NOTA. Hasta el inciso 8 hemos ordenado cada trayecto por separado, pero el método de Whittaker construye tramos compuestos, por ejemplo, uno que resuma todos aquellos que se ubican entre los 1,000 y 1,100 metros sobre el nivel del mar. Por eso, en 9 definimos la colección X , cuyos integrantes son elementos del conjunto potencia de las particiones de la matriz de datos D . Pero establecemos una restricción: puesto que cada elemento de X es un conjunto de recorridos, éstos deben ceñirse a las mismas condiciones de habitat. Tal es el significado de la notación en 9.i.

10) Sean $\epsilon_1, \epsilon_2, \dots, \epsilon_k$ y $\Delta\epsilon$ números reales tal que:

i) $\epsilon_1 < \epsilon_2 < \dots < \epsilon_k$;

ii) para toda $j \in \{1, 2, \dots, k\}$, $\epsilon_j + 2\Delta\epsilon = \epsilon_{j+1}$

iii) los intervalos $[\epsilon_1 - \Delta\epsilon, \epsilon_1 + \Delta\epsilon], [\epsilon_2 - \Delta\epsilon, \epsilon_2 + \Delta\epsilon], \dots, [\epsilon_k - \Delta\epsilon, \epsilon_k + \Delta\epsilon]$ presentan las siguientes características:

iii. 1) si $u \in [\epsilon_i - \Delta\epsilon, \epsilon_i + \Delta\epsilon]$ y $v \in [\epsilon_{i+1} - \Delta\epsilon, \epsilon_{i+1} + \Delta\epsilon]$ entonces $u < v$;

iii. 2) $\bigcup_{i=1}^k [\epsilon_i - \Delta\epsilon, \epsilon_i + \Delta\epsilon] = [\epsilon_1 - \Delta\epsilon, \epsilon_k + \Delta\epsilon]$;

iii. 3) para toda $D_f \in X_i$ y toda fila $x \in D_f$, sucede que:

$$\epsilon_1 - \Delta\epsilon_1 \leq h_x \leq \epsilon_k + \Delta\epsilon_k;$$

iii. 4) para todo intervalo $[\epsilon_j - \Delta\epsilon, \epsilon_j + \Delta\epsilon]$, existe un conjunto

$T^{(j)} \subseteq [\epsilon_j - \Delta\epsilon, \epsilon_j + \Delta\epsilon]$ tal que:

iii. 4. 1) $T^{(j)}$ es un conjunto finito

iii.4.2) $w - b \leq \text{número de elementos de } T^{(i)} \leq w + b$

donde w y b son números enteros y $b < w$

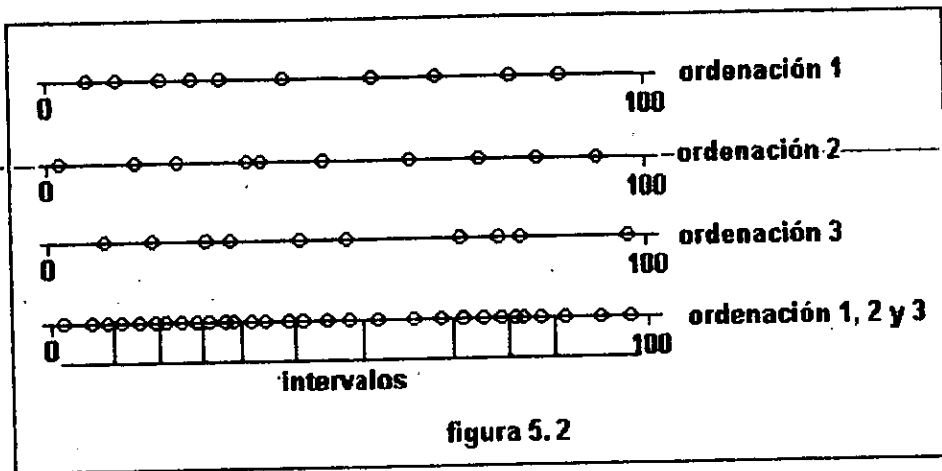
iii.4.3) para toda $q \in T^{(i)}$:

$q = h_x$ donde x es alguna fila perteneciente a alguna $D_r \in X_i$.

iii.4.4) para toda $q \in ([c_j - \Delta c, c_j + \Delta c] - T^{(i)})$:

$q \neq h_x$ donde x es alguna fila perteneciente a alguna $D_r \in X_j$.

La idea aquí es formar grupos de sitios (pertenecientes a particiones de D que están sujetas a los mismos condicionantes habitat), de modo que cada agrupación alberga aproximadamente w integrantes, y las coordenadas de éstos (obtenidas en el inciso 8) son cercanas. De nueva cuenta, conviene recurrir a nuestro ejemplo topográfico. Digamos que el área de estudio es parte de una serranía, seleccionamos tres montañas, determinamos tres transectos para una misma franja altitudinal, y cada itinerario contempla 10 unidades de muestreo, representativas de distintos aspectos de ladera. Conforme a los pasos 7 y 8, producimos tres ordenaciones. Ahora las colapsamos en un sólo eje y éste lo partimos en intervalos, de modo que cada uno alberga un número w de puntos-sitio. La figura 5.2 constituye una representación gráfica del ejemplo, donde se ha estipulado que $w = 3$ (la escala de 0 a 100 es sólo un recurso expositivo). El esquema se refiere a una situación muy simple; con datos reales no siempre será posible fijar un mismo w para cada intervalo. Si en lugar de contar con un total de 30 localidades hubiéramos tenido 29 (un número primo), no podríamos establecer una partición tan uniforme. Por eso, en el inciso 10.iii.4.2 se deja cierto juego al número de puntos-sitio que puede contener un intervalo, y se dice que este número oscila entre $w - b$ y $w + b$, donde b es menor a w . De cualquier manera, es el investigador quien determina el valor de w y, de ser el caso, el valor de b .



¿Cuál es el significado de los conjuntos $T^{(j)}$ y $([E_j - \Delta E, E_j + \Delta E] - T^{(j)})$ que aparecen en los apartados 10.iii.4 y 10.iii.4.4 respectivamente? El primero es la colección de puntos-sitios que hay en el j -ésimo intervalo, es decir puntos representativos de sitios realmente censados. El segundo conjunto también se refiere a posiciones del j -ésimo intervalo, pero no corresponden a localidades realmente censados, más bien son "localidades potenciales", por llamarlas de algún modo. La notación $T^{(j)}$ nos servirá en los pasos siguientes para confeccionar los sitios compuestos que juegan un papel importante en ODPP.

11) Sea $X_i = \{D_{i_1}, D_{i_2}, \dots, D_{i_r}\}$ donde $X_i \in X$ y $\{i_1, i_2, \dots, i_r\}$ es un subconjunto de $\{1, 2, \dots, h\}$ (recuérdese: hay h particiones de la matriz D). Calcular:

$$\bar{X}_i = \begin{bmatrix} s_1^i \\ s_2^i \\ \dots \\ s_k^i \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \frac{\sum_{i=1}^{p_1} a_{t_i^{(1)}}}{p_1} & \frac{\sum_{i=1}^{p_1} a_{t_i^{(1)}}}{p_1} & \dots & \frac{\sum_{i=1}^{p_1} a_{t_i^{(1)}}}{p_1} \\ \frac{\sum_{i=1}^{p_2} a_{t_i^{(2)}}}{p_2} & \frac{\sum_{i=1}^{p_2} a_{t_i^{(2)}}}{p_2} & \dots & \frac{\sum_{i=1}^{p_2} a_{t_i^{(2)}}}{p_2} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \frac{\sum_{i=1}^{p_k} a_{t_i^{(k)}}}{p_k} & \frac{\sum_{i=1}^{p_k} a_{t_i^{(k)}}}{p_k} & \dots & \frac{\sum_{i=1}^{p_k} a_{t_i^{(k)}}}{p_k} \end{bmatrix}$$

tal que:

i) La notación de las sumatorias responde a lo siguiente:

$\{t_1^{(j)}, t_2^{(j)}, \dots, t_{p_j}^{(j)}\}$ es un conjunto que consta de un total de p_j elementos ($w - b \leq p_j \leq w + b$), cada elemento $t_i^{(j)}$ es una fila (o sitio) que pertenece a alguna partición de X_i y:

$$E_j - \Delta E < h_{t_i^{(j)}} < E_j + \Delta E,$$

es decir, la coordenada que se le asigna a ese sitio en el paso 7 se ubica dentro del j -ésimo intervalo del apartado 10.iii.

ii) todo $s_j^i \in \begin{bmatrix} s_1^i \\ s_2^i \\ \dots \\ s_k^i \end{bmatrix}$ es un sitio compuesto, cuyos elementos son las abundancias promedias de las especies 1, 2, ..., n en las filas $\{t_1^{(j)}, t_2^{(j)}, \dots, t_{p_j}^{(j)}\}$.

NOTA. Tomemos un X_i elemento de X y supongamos que $X_i = \{D_{i_1}, D_{i_2}, \dots, D_{i_r}\}$, es decir está compuesto por diversas particiones de D sujetas a los mismos constreñimientos de hábitat. Plantear $\{i_1, i_2, \dots, i_r\}$ es un recurso expositivo para indicar, de manera general, un subconjunto de $\{1, 2, \dots, h\}$, la colección de subíndices que utilizamos en el inciso 3 para representar las submatrices de D . Al introducir \bar{X}_i estipulamos el resumen o promedio de las particiones que conforman a $X_i = \{D_{i_1}, D_{i_2}, \dots, D_{i_r}\}$; por tanto, \bar{X}_i es el trayecto compuesto. Pero veamos con más detalle cómo se construye. Las celdillas de la matriz \bar{X}_i adoptan

la forma $\frac{\sum_{i=1}^{p_j} a_{t_i^{(j)} h}}{p_j}$ donde: $a_{t_i^{(j)} h}$ es la abundancia de alguna especie h en algún sitio $t_i^{(j)}$. Por tanto, esta celdilla particular representa la abundancia promedio del taxón h en el conjunto de sitios $\{t_1^{(j)}, t_2^{(j)}, \dots, t_{p_j}^{(j)}\}$, los cuales acusan posiciones muy cercanas entre sí, en las ordenaciones efectuadas con el paso 7. Dicho de otro

modo, presentan características ambientales y ensambles florísticos similares. La j -ésima hilera de \bar{X}_i es una localidad de abundancias medias o, para usar la terminología de Whittaker, un sitio compuesto. En 11 hemos representado esta hilera como s_j^i : el j -ésimo sitio compuesto del gradiente ambiental global i .

Para ejemplificar, supóngase que X_i agrupa transectos alrededor de diversas montañas en una determinada zona de estudio, tal que esos recorridos se ubican en una misma franja altitudinal y están sobre el mismo tipo de sustrato geológico. Digamos que $t_1^{(j)}, t_2^{(j)}, \dots, t_{p_j}^{(j)}$ son sitios ubicados en cerros distintos pero con la peculiaridad de que todos esos parajes están expuestos al oriente, o bien - y esto es importante recalcar- casi todos miran al este y uno que otro mantiene una orientación distinta -digamos al sur- pero gracias a ciertas peculiaridades de esas excepciones (ubicarse en una hondonada, quizá), las vegetaciones que sustentan son parecidas a las de aquellas localidades que apuntan al oriente. El resumen s_j^i sirve para representar todo el conjunto $\{t_1^{(j)}, t_2^{(j)}, \dots, t_{p_j}^{(j)}\}$ como un sólo punto en un gradiente topográfico de humedad, para el intervalo de altitud y material geológico que dicta X_i , no ya de cada montaña, sino de toda la serranía bajo estudio. La conversión de s_j^i a un punto se desarrolla en el paso siguiente.

12) Asignar a $s_1^i, s_2^i, \dots, s_k^i$ los valores 1, 2, ..., k respectivamente, y así construir un eje E tal que la coordenada de s_j^i en E es igual a j .

NOTA. A cada localidad compuesta le otorgamos una coordenada (1 para s_1^i , 2 para s_2^i , etcétera) y así construimos una ordenación de estos parajes promedio, los cuales están sujetos -valga la reiteración- a las mismas condiciones de hábitat (franja altitudinal, tipo de sustrato rocoso, etcétera). Los pasos 11 y 12 son sumamente importantes pues son los que "suavizan" las curvas de respuesta de las especies en relación al gradiente. De hecho, lo que le interesaba a Whittaker cuando diseñó ODPP era estudiar cómo se comportan las poblaciones de plantas respecto a una dirección de cambio ecológico. La ordenación que se ejecuta en 12 sirve de abscisa contra la cual se grafican las abundancias de los taxa. Gracias a los sitios compuestos, las curvas de respuesta adquieren trazos nítidos y es fácil vislumbrar cómo se reparten tales distribuciones a lo largo del gradiente. Whittaker elaboró gráficas de este tipo y le sirvieron para desarrollar su teoría de

la coenoclina, nombre que le dio al continuo vegetacional. Sobre esto abundaremos en el capítulo 8.

13) Repetir los pasos 11 y 12 con todos los elementos de X.

NOTA. Con este último inciso lo que hacemos es generar varias ordenaciones de sitios compuestos. Incluso podemos ir más allá y articularlas para confeccionar un plano o espacio ambiental. Por ejemplo, podemos producir gradientes topográficos de humedad para los rangos altitudinales de 1,000-1,100, 1,100-1,200, ..., 1,900-2,000 metros sobre el nivel del mar y, en consecuencia, tendríamos un total de 10 ordenaciones; pero las podemos representar todas en un sistema de coordenadas donde la abscisa se refiere a humedad y la ordenada corresponde a altitud (en el capítulo 8 se discute cómo hizo esto Whittaker con la vegetación de las Gran Smoky de Tennessee).

5.3. R.I: reiteración de índice, método de Goff y Cottam (1967).

RI es uno de los primeros algoritmos reiterativos que aparece en la literatura tocante a la ordenación de comunidades. Se ejecuta con base en calibraciones sucesivas de calificaciones dadas a las especies hasta que se estabilizan estos valores; luego a cada sitio se le otorga una nota, equivalente al promedio ponderado de los taxa presentes en esa localidad. RI también se ha denominado promediación recíproca secundaria (Gauch, Whittaker y Wentworth, 1977) precisamente por su carácter reiterativo que asemeja el de la promediación recíproca (PR), aunque en esta última las posiciones de las especies y de los sitios se van calibrando de manera alternada, conforme corre el algoritmo (ver abajo). Otra peculiaridad interesante del método de Goff y Cottam es que construye ejes con base en sitios referenciales; por tanto, es una especie de híbrido entre la familia de ordenaciones polares que vimos en el capítulo 2 y la familia del análisis de correspondencia, que aquí nos concierne. Lo hemos reconstruido en ocho incisos, y sin más preambulo pasamos a describirlos.

1) Transformar la matriz de datos D en una matriz de disimilitud entre especies Die:

$$D = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{bmatrix} \rightarrow \text{Die} = \begin{bmatrix} \text{dis}(e_1, e_1) & \text{dis}(e_1, e_2) & \dots & \text{dis}(e_1, e_n) \\ \text{dis}(e_2, e_1) & \text{dis}(e_2, e_2) & \dots & \text{dis}(e_2, e_n) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \text{dis}(e_n, e_1) & \text{dis}(e_n, e_2) & \dots & \text{dis}(e_n, e_n) \end{bmatrix}$$

tal que:

i) para toda $j \in \{1, 2, \dots, n\}$, $e_j = [a_{1j}, a_{2j}, \dots, a_{mj}]$ y e_j es la j -ésima columna de D ;

ii) para toda $h, k \in \{1, 2, \dots, n\}$ sucede que:

ii.1) $\text{dis}(e_h, e_k) = \text{dis}(e_k, e_h)$;

$$\text{ii.2) } \text{dis}(e_k, e_h) = 1 - \frac{2 \sum_{i=1}^m \min[a_{ik}, a_{ih}]}{\sum_{i=1}^m a_{ik} + \sum_{i=1}^m a_{ih}}$$

NOTA. La matriz de datos D se convierte en una matriz de disimilitud entre especies, Die , utilizando el coeficiente de Czekanowski, ya mencionado en relación al ordenamiento polar de Bray y Curtis (1957; ver capítulo 2).

2) Seleccionar e_a y e_b tal que $a \neq b$ y $\text{dis}(e_a, e_b) > \text{dis}(e_h, e_k)$ para toda $h, k \in \{1, 2, \dots, n\}$, $h \neq a$ o bien $k \neq b$.

NOTA. El usuario selecciona el par de especies más disímiles, en cuanto a sus abundancias en las unidades de muestreo. Esa pareja se ha simbolizado como (e_a, e_b) . En sí, el método de Goff y Cottam comienza con una ordenación polar de taxa.

3) Producir ϵ_1 , el vector de calificaciones preliminares de las especies, respecto a los referenciales e_a y e_b

$$e_1 = \begin{bmatrix} \varepsilon_{11} \\ \varepsilon_{21} \\ \dots \\ \varepsilon_{n1} \end{bmatrix}$$

tal que:

- i) ε_{a1} , la calificación de e_a en el primer eje preliminar es 1;
- ii) ε_{b1} , la calificación de e_b , es 10;
- iii) para toda $j \in \{1, 2, \dots, n\}$, $j \neq a$ y $j \neq b$:

$$\varepsilon_{j1} = \frac{\text{dis}(e_a, e_j) + 10\text{dis}(e_b, e_j)}{\text{dis}(e_a, e_j) + \text{dis}(e_b, e_j)}$$

donde ε_{j1} es la calificación de e_j en el primer eje preliminar.

NOTA. e_1 es un vector preeliminar de posiciones de las especies en lo que va a ser el primer eje del diagrama. A e_a se le otorga arbitrariamente el valor de 1 y a e_b se le asigna el número 10. La calificación ε_{j1} de cualquier otra especie e_j está en función de su disimilitud con e_a y e_b , tal como lo estipula la fórmula del inciso 3.iii. Dicha ecuación contrasta con la que usualmente se emplea en la técnica Bray-Curtis (ver capítulo 2) que, expresada en términos de taxa en lugar de sitios, es:

$$\varepsilon_{j1} = \frac{\text{dis}(e_a, e_b)^2 + \text{dis}(e_a, e_j)^2 - \text{dis}(e_b, e_j)^2}{2\text{dis}(e_a, e_b)}$$

4) Calibrar e_1 para generar el vector 1e_1 .

$${}^1e_1 = \begin{bmatrix} {}^1\varepsilon_{11} \\ {}^1\varepsilon_{21} \\ \dots \\ {}^1\varepsilon_{n1} \end{bmatrix}$$

tal que para toda $j \in \{1, 2, \dots, n\}$:

$$j) \ ^1\epsilon_{j1} = \frac{\sum_{h=1}^n \epsilon_{hj} \text{dis}(e_h, e_j)}{\sum_{h=1}^n \text{dis}(e_h, e_j)}$$

NOTA. El paso 3 plantea una ordenación de taxa respecto a dos referentes extremos; aquí se hace respecto a todas las demás especies, mediante la operación de 4.i, donde $\ ^1\epsilon_{j1}$ es la nueva calificación de e_j . El supra-índice a la izquierda de ϵ indica que se trata de la primera calibración.

5) Transformar $\ ^1e_1$ a $\ ^1e_1^*$ de modo que los elementos de $\ ^1e_1^*$ se ajusten a una escala de 1 a 10:

$$\ ^1e_1^* = \begin{bmatrix} \ ^1\epsilon_{11}^* \\ \ ^1\epsilon_{21}^* \\ \dots \\ \ ^1\epsilon_{n1}^* \end{bmatrix}$$

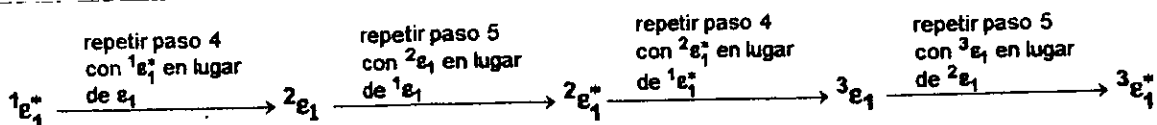
tal que:

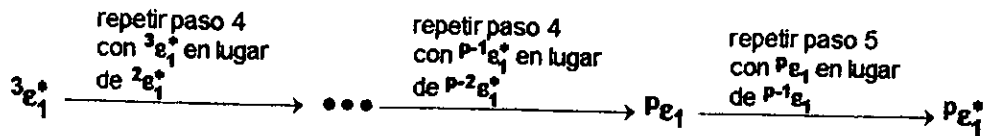
$$j) \ ^1\epsilon_{j1}^* = \frac{9(\ ^1\epsilon_{j1} - x)}{y - x} + 1, \text{ donde } x, y \in \ ^1e_1 \text{ de modo que:}$$

$x < \ ^1\epsilon_{j1}$ para toda $\ ^1\epsilon_{j1} \in \ ^1e_1$ distinta a x ; $y > \ ^1\epsilon_{j1}$, para toda $\ ^1\epsilon_{j1} \in \ ^1e_1$ distinta a y .

NOTA. Aquí sólo se estandarizan las coordenadas para que estén en un rango determinado.

6) Realizar las siguientes operaciones:





hasta que: ${}^pe_{j1}^* \approx {}^{p-1}e_{j1}^*$, para toda $j \in \{1, 2, \dots, n\}$.

NOTA. El algoritmo de Goff y Cottam es reiterativo y este paso así lo pone de manifiesto. Se repiten los incisos 4 y 5 tantas veces como sea necesario para llegar a una solución estable. Las notaciones ${}^1e_1^*$, ${}^2e_1^*$, ..., ${}^pe_1^*$ se refieren a los vectores obtenidos luego de la primera, segunda, ..., p -ésima vuelta del ciclo (todo esto para lo que va ser la abscisa del diagrama). Llega un momento en que las notas de los taxa se estabilizan; tal es el significado de ${}^pe_{j1}^* \approx {}^{p-1}e_{j1}^*$. Así, ${}^pe_1^*$ constituye el vector de calificaciones-especie final, que se puede vislumbrar como las posiciones de éstas en el eje 1 de la ordenación.

7) Obtener la matriz diagonal B :

$$B = \begin{bmatrix} \frac{1}{\sum_{j=1}^n a_{1j}} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \frac{1}{\sum_{j=1}^n a_{2j}} & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \frac{1}{\sum_{j=1}^n a_{mj}} \end{bmatrix}$$

tal que si D consta de m hileras y n columnas, B se compone de m filas y m columnas.

8) Obtener un vector f_1 de calificaciones-sitio, tal que $f_1 = BD({}^pe_1^*)$ o, en notación extendida:

$$\begin{bmatrix} h_{11} \\ h_{21} \\ \dots \\ h_{m1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \frac{1}{\sum_{j=1}^n a_{1j}} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \frac{1}{\sum_{j=1}^n a_{2j}} & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \frac{1}{\sum_{j=1}^n a_{mj}} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} p_{\epsilon_{11}}^* \\ p_{\epsilon_{21}}^* \\ \dots \\ p_{\epsilon_{n1}}^* \end{bmatrix}$$

donde h_{i1} es la coordenada del sitio i en el primer eje de ordenación.

NOTA. En el paso 7 obtenemos la matriz B , cuyos elementos distintos a cero corren por la diagonal principal y corresponden a los recíprocos de las sumas totales de abundancia en cada localidad. Al multiplicar $BD(p_{\epsilon_1}^*)$, operación que se

lleva a cabo en el apartado 8, resulta el vector h_1 , el ordenamiento unidimensional de los sitios; la posición de la unidad i es:

$$h_{i1} = \frac{\sum_{j=1}^n (p_{\epsilon_{j1}}^*) a_{ij}}{\sum_{j=1}^n a_{ij}}$$

Hasta el paso 8, el resultado es un primer eje de ordenación, tanto de especies como de sitios, pues los valores de $p_{\epsilon_1}^*$ y de h_1 se pueden ubicar sobre la misma línea. Goff y Cottam señalaron que su método se puede extender a 2, 3, etcétera dimensiones, aunque no aclararon el mecanismo específico para ello. La confección de un segundo eje seguramente sigue la lógica del método Bray-Curtis: determinar otro par de taxa referenciales, e_c y e_d , de modo que éstos acusen posiciones cercanas en la parte central de la abscisa, pero presentan una

elevada disimilitud entre sí. Luego, con base en dichos polos, se repiten los pasos 3 a 8; es muy probable que las dos líneas de coordenadas sean oblicuas entre sí y, por consiguiente, convendrá efectuar una ortogonalización. La construcción de un eje 3 y subsecuentes se apegan a los mismos lineamientos.

5.4. PR: promediación recíproca, método de Hill (1973)

La promediación recíproca constituye un proceso reiterativo que genera ordenaciones simultáneas tanto de especies como sitios. El investigador realiza un muestreo, configura una matriz de datos -localidades versus especies- y quizá tiene una idea intuitiva de algún gradiente que esté pautando la composición florística. A cada taxa le asigna un valor arbitrario, en función, por ejemplo, si tales organismos son más prolíficos en un tipo de habitat que en otro. En realidad, no importa cuáles son las asignaciones ni cómo se reparten entre las especies; incluso es posible otorgar un número aleatorio a cada una. Estas asignaciones se irán transformando conforme progresa el algoritmo, hasta arribar a una solución final. Pero partiendo de dicha serie inicial de calificaciones se puede obtener una secuencia de sitios, de modo que sus posiciones en ella estarán determinadas por el promedio ponderado de abundancias de los taxa allí presentes. Ahora bien, las localidades así ordenadas sirven para recalibrar las especies: a éstas se les confiere nuevas calificaciones que corresponden a la media ponderada de los sitios en los que están presentes. El proceso se repite para dar un nuevo ajuste a las posiciones de los parajes, y así sucesivamente hasta llegar a una gradación estable -tanto de categorías taxonómicas como de unidades de muestreo- que ya no cambia aunque se siga ejecutando el procedimiento. Tal es el razonamiento general de la promediación recíproca, pero veamos con más detalle los pasos 1 a 10 expuestos abajo para dar una idea más clara.

1) Construir un vector $\epsilon_1 = [\epsilon_{11}, \epsilon_{21}, \dots, \epsilon_{n1}]^T$ de calificaciones arbitrarias para las 1, 2, ..., n especies, tal que:

i) para toda ϵ_{i1} en ϵ_1 , $\epsilon_i \geq 0$;

ii) existe algún ϵ_{i1} y algún ϵ_{j1} en ϵ_1 tal que $\epsilon_{i1} \neq \epsilon_{j1}$.

NOTA. $\epsilon_{11}, \epsilon_{21}, \dots, \epsilon_{n1}$ son las notas arbitrarias que le damos a las especies 1, 2, ..., n. Todas ellas son mayores a cero y al menos dos son de distinto valor. Esbozan un

primer eje de ordenación -aunque todavía en una fase muy preliminar- y, por eso, las hemos presentado con un segundo subíndice igual a 1.

2) *Obtener la matriz diagonal $B_{(m \times m)}$:*

$$B = \begin{bmatrix} \left(\sum_{j=1}^n a_{1j} \right)^{-1} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \left(\sum_{j=1}^n a_{2j} \right)^{-1} & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \left(\sum_{j=1}^n a_{mj} \right)^{-1} \end{bmatrix}$$

tal que si D consta de m hileras y n columnas, B se compone de m filas y n columnas.

NOTA. B es una matriz diagonal cuyos elementos distinto a cero figuran en la diagonal principal y corresponden a uno dividido por la suma de abundancias en el sitio 1, uno dividido por la suma en la localidad 2, etcétera. El papel que juega B se clarifica en el inciso 4.

3) *Obtener la matriz diagonal $C_{(n \times n)}$:*

$$C = \begin{bmatrix} \left(\sum_{i=1}^m a_{i1} \right)^{-1} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \left(\sum_{i=1}^m a_{i2} \right)^{-1} & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \left(\sum_{i=1}^m a_{in} \right)^{-1} \end{bmatrix}$$

tal que si D consta de m hileras y n columnas, C se compone de n filas y n columnas.

NOTA. En el caso de C , la diagonal principal contiene los recíprocos de la suma de abundancias de cada especie en todos los sitios. La importancia de C se pone de relieve en el rubro 6.

4) Obtener el vector $f_1 = BDe_1$ tal que:

$$f_1 = \left[\begin{array}{c} \frac{\sum_{j=1}^n a_{1j}\epsilon_{j1}}{\sum_{j=1}^n a_{1j}} \quad \frac{\sum_{j=1}^n a_{2j}\epsilon_{j1}}{\sum_{j=1}^n a_{2j}} \quad \dots \quad \frac{\sum_{j=1}^n a_{mj}\epsilon_{j1}}{\sum_{j=1}^n a_{mj}} \end{array} \right]^T$$

NOTA. El usuario ejecuta la siguiente operación:

$$\left[\begin{array}{cccc} 1 & 0 & \dots & 0 \\ \sum_{j=1}^n a_{1j} & & & \\ 0 & 1 & \dots & 0 \\ & \sum_{j=1}^n a_{2j} & & \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & 1 \\ & & & \sum_{j=1}^n a_{mj} \end{array} \right] \times \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} \epsilon_{11} \\ \epsilon_{21} \\ \dots \\ \epsilon_{n1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} f_{11} \\ f_{21} \\ \dots \\ f_{m1} \end{bmatrix}$$

El vector f_1 resultante es el tuplo de calificaciones que se asignan a los sitios, de modo que la correspondiente a la localidad i es:

$$f_{i1} = \frac{\sum_{j=1}^n a_{ij}\epsilon_{j1}}{\sum_{j=1}^n a_{ij}}$$

se trata, pues, de un promedio ponderado de las abundancias de las especies presentes en ese paraje.

5) Convertir f_1 a f_1^* tal que si $f_1 = [f_{11} \ f_{21} \ \dots \ f_{m1}]^T$, entonces:

$$f_1^* = \left[\frac{f_{11} - h_{\bullet 1}}{\sqrt{\sum_{i=1}^m (h_{i1} - h_{\bullet 1})^2}} \quad \frac{f_{21} - h_{\bullet 1}}{\sqrt{\sum_{i=1}^m (h_{i1} - h_{\bullet 1})^2}} \quad \dots \quad \frac{f_{m1} - h_{\bullet 1}}{\sqrt{\sum_{i=1}^m (h_{i1} - h_{\bullet 1})^2}} \right]^T$$

donde: $h_{\bullet 1} = \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m h_{i1}$.

NOTA. La conversión de f_1 a f_1^* consiste en estandarizar los valores otorgados a los sitios para que acusen una media de cero y la longitud de f_1^* sea igual a 1. Esta transformación aparece en diversos artículos y libros de texto que versan sobre la promediación recíproca (por ejemplo, Hill y Gauch (1980), ter Braak y Prentice (1988), ter Braak (1995)); sin embargo, no es la única posible. Por ejemplo, Hill (1973) se inclinó por ajustar dichas calificaciones a una escala de 0 a 100. Puesto que la técnica es reiterativa y genera diversas series de coordenadas que, conforme avanza el algoritmo, convergen a una solución final, la estandarización mantiene las series de cada reiteración en una misma escala.

6) Obtener el vector ${}^1e_1 = CD^T f_1^*$, tal que:

$${}^1e_1 = \left[\frac{\sum_{i=1}^m a_{i1} f_{i1}^*}{\sum_{i=1}^m a_{i1}} \quad \frac{\sum_{i=1}^m a_{i2} f_{i1}^*}{\sum_{i=1}^m a_{i2}} \quad \dots \quad \frac{\sum_{i=1}^m a_{in} f_{i1}^*}{\sum_{i=1}^m a_{in}} \right]^T$$

NOTA. Ya con el vector f_1^* , actualizamos los valores otorgados a los taxa. Para ello realizamos la operación:

$$\begin{bmatrix} \frac{1}{\sum_{i=1}^m a_{i1}} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \frac{1}{\sum_{i=1}^m a_{i2}} & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \frac{1}{\sum_{i=1}^m a_{in}} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} a_{11} & a_{21} & \dots & a_{m1} \\ a_{12} & a_{22} & \dots & a_{m2} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{1n} & a_{2n} & \dots & a_{mn} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} h_{11}^* \\ h_{21}^* \\ \dots \\ h_{m1}^* \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \epsilon_{11} \\ \epsilon_{21} \\ \dots \\ \epsilon_{n1} \end{bmatrix}$$

Tal como lo estipulamos en R1, el supraíndice 1, a la izquierda de ϵ , lo empleamos para señalar que se trata de una primera calibración. Ahora la nota asignada al taxón j es una ponderación de los sitios donde figura esta especie:

$${}^1\epsilon_{j1} = \frac{\sum_{i=1}^m a_{ij} h_i^*}{\sum_{i=1}^m a_{ij}}$$

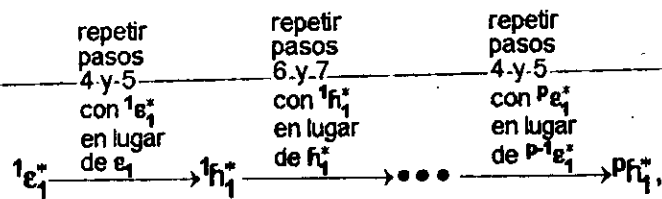
7) Convertir ${}^1\epsilon_1$ a ${}^1\epsilon_1^*$ tal que si ${}^1\epsilon_1 = [{}^1\epsilon_{11} \quad {}^1\epsilon_{21} \quad \dots \quad {}^1\epsilon_{n1}]^T$, entonces:

$${}^1\epsilon_1^* = \left[\frac{{}^1\epsilon_{11} - {}^1\epsilon_{\bullet 1}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n ({}^1\epsilon_{j1} - {}^1\epsilon_{\bullet 1})^2}} \quad \frac{{}^1\epsilon_{21} - {}^1\epsilon_{\bullet 1}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n ({}^1\epsilon_{j1} - {}^1\epsilon_{\bullet 1})^2}} \quad \dots \quad \frac{{}^1\epsilon_{n1} - {}^1\epsilon_{\bullet 1}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n ({}^1\epsilon_{j1} - {}^1\epsilon_{\bullet 1})^2}} \right]^T$$

donde: ${}^1\epsilon_{\bullet 1} = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n {}^1\epsilon_{j1}$

NOTA. Estandarizamos los elementos de ${}^1\epsilon_1$ a una media de 0 y de modo que el vector tenga una longitud de 1, así obtenemos el ${}^1\epsilon_1^*$.

8) Ejecutar las siguientes operaciones:



hasta que:

- i) $P f_1^* \approx P^{-1} f_1^*$ y $P e_1^* \approx P^{-1} e_1^*$;
- ii) $P f_1^*$ es el ordenamiento final de sitios en un primer eje;
- iii) $P e_1^*$ es el ordenamiento final de especies en un primer eje.

NOTA. Aquí realizamos una secuencia de reiteraciones, generando alternadamente series de calificaciones-sitios y tuplos de calificaciones-especies, hasta converger en dos soluciones (una para los taxa y otra para localidades). Partimos de ${}^1e_1^*$ producido en el paso 7 y sometemos dicho vector a los pasos 4 y 5 para arribar a una recalibración de valores-sitios ya estandarizados; éstos los sometemos a los pasos 6 y 7 para obtener otro vector de valores-especies (según nuestra notación, se designa ${}^2e_1^*$). El proceso lo repetimos tantas veces como sea necesario hasta que los valores de taxa y localidades se estabilizan, es decir, prácticamente no cambian con reiteraciones adicionales. Supongamos que son p los ciclos necesarios hasta llegar a la solución final, entonces tenemos:

$$P e_1^* = [P e_{11}^* \quad P e_{21}^* \quad \dots \quad P e_{n1}^*]^T \text{ y } P f_1^* = [P f_{11}^* \quad P f_{21}^* \quad \dots \quad P f_{m1}^*]^T$$

En resumen hemos conseguido una ordenación unidimensional de especies y parajes; imagínese un eje donde donde $P e_{j1}^*$ es la coordenada de la especie j y $P f_{i1}^*$ es la posición del sitio i . Claro que la podemos desdoblar en dos ordenamientos distintos: uno para taxa y otro para localidades.

9) Confeccionar el vector $e_2 = k e_1^* - \frac{(k e_1^*)^T}{(P e_1^*)^T} [P e_1^*]$, tal que:

i) ϵ_2 es el vector preliminar de calificaciones especies para construir el segundo eje de la ordenación.

ii) ${}^k\epsilon_1^*$ es el vector estandarizado de calificaciones especies obtenido en la k-ésima reiteración del paso 8 y $k < p$.

$$\text{iii) } x = C^{-1}(Pe_1^*) - \left[\frac{(C^{-1}1_n)^T (Pe_1^*)}{(C^{-1}1_n)^T 1_n} \right] C^{-1}1_n, \text{ donde:}$$

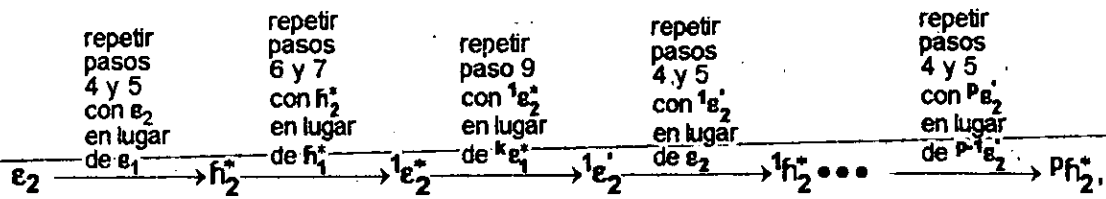
$$(C^{-1}1_n)^T = \left[\sum_{i=1}^m a_{i1} \quad \sum_{i=1}^m a_{i2} \quad \dots \quad \sum_{i=1}^m a_{in} \right],$$

1_n es un vector de n elementos y todos ellos son iguales a 1, y

$$(C^{-1}1_n)^T 1_n = \sum_{j=1}^n \sum_{i=1}^m a_{ij}.$$

NOTA. Hasta el inciso 8, nuestro resultado es una arreglo unidimensional; sin embargo, es posible generar gráficos de múltiples ejes. Se requiere un nuevo punto de partida -una nueva tira de calificaciones, sea para taxa o unidades de muestreo- y darle curso al procedimiento. Pero es menester instrumentar algún dispositivo cuyo fin es asegurar que las operaciones no reestablezcan el ordenamiento del inciso anterior. Tal es el cometido del paso 9. La nueva serie de valores asignados a los taxa la hemos denominado ϵ_2 , el subíndice indica que se trata de calificaciones que van a redundar en un segundo eje. Ahora bien, ϵ_2 es una combinación de dos vectores: Pe_1^* , la solución final del inciso 8 concerniente a especies y ${}^k\epsilon_1^*$, el producto de una de las reiteraciones anteriores a Pe_1^* . Aunque la ecuación presentada parezca formidable, en esencia se reduce a lo siguiente: a los elementos de ${}^k\epsilon_1^*$ se les resta un múltiplo de los correspondientes de Pe_1^* . Tal diferencia constituye la serie preliminar de valores-especies con la cual iniciar la promediación recíproca para el segundo eje de la ordenación.

10) Ejecutar la siguiente secuencia de operaciones:



hasta que:

- i) $P f_2^* \approx P^{-1} f_2^*$ y $P e_2' \approx P^{-1} e_2'$;
- ii) $P f_2^*$ es el ordenamiento final de sitios en el segundo eje;
- iii) $P e_2'$ es el ordenamiento final de especies en el segundo eje.

NOTA. Volvemos a realizar la secuencia de reiteraciones del apartado 8, pero incluimos un paso adicional. Cada vez que obtenemos una serie de calificaciones de especies (ya estandarizadas) le aplicamos la ecuación del inciso 9. Así, aseguramos que las reiteraciones no converjan al arreglo obtenido en 8. De este modo conseguimos un resultado adicional: los ejes 1 y 2 del ordenamiento no están correlacionados. Respecto a la notación conviene aclarar:

${}^k e_2^*$ es el tuplo de calificaciones estandarizadas dadas a los taxa en la k -ésima reiteración del algoritmo para la construcción del segundo eje de ordenamiento;

e_2' corresponde al vector resultante luego de someter ${}^k e_2^*$ a la fórmula del paso 9.

El esquema que presentamos termina en una solución bidimensional, pero esto se debe a economía en la exposición y no a limitaciones en la promediación recíproca. Podemos construir un diagrama de ordenación con tres, cuatro o más ejes, salvo que si estamos elaborando el eje x , tendríamos que aplicar el paso 9 respecto al eje $x-1, x-2, \dots, 1$.

5.5 .AC: Análisis de correspondencia, versión de Hill (1973).

Benzécri (1969) introdujo el análisis de correspondencia en el ámbito de la psicología y Hill (1973) lo importó a la ecología vegetal, instrumentando algunos cambios en el algoritmo del primero; es este procedimiento de Hill el que aquí se expone. Como se verá enseguida, se reduce a la factorización de una matriz cuadrada y, en ese sentido, asemeja el método de componentes principales.

Si en la promediación recíproca excluimos los pasos 5 y 7 que estandarizan las calificaciones de sitios y especies, tenemos:

$$f_k = BD\varepsilon_k \text{ y } \varepsilon_k = CD^T f_k.$$

Al sustituir el término f_k (el vector de posiciones de los sitio en el k -ésimo eje) por $BD\varepsilon_k$ resulta que:

$${}^{i+1}\varepsilon_k = CD^T BD({}^i\varepsilon_k).$$

Mediante un razonamiento análogo obtenemos: ${}^{i+1}f_k = BDCD^T({}^i f_k)$, donde el supra-índice izquierdo i se refiere a la i -ésima calibración de calificaciones.

Tanto $BDCD^T$ como CD^TBD son matrices cuadradas ($m \times m$ y $n \times n$ respectivamente) que se pueden descomponer en valores y vectores característicos. Estos últimos ponen de relieve los ejes de la ordenación (de sitios o especies, según si se parte de una u otra matriz). Dicho en otras palabras, dan las coordenadas de los objetos que se quieren plasmar en un espacio abstracto. Ahora bien, $BDCD^T$ y CD^TBD no son simétricas (en cambio, DCD^T y D^TBD sí lo son), y esto tiene implicaciones importantes, pues la factorización de una matriz cuadrada asimétrica puede redundar en eigenvalores complejos, lo cual no es una característica deseable ya que resultarían coordenadas en los números imaginarios. Por tanto, Hill propuso transformar las matrices en arreglos simétricos, cuya factorización redundara en raíces características reales y no negativas (existe la posibilidad de que algunas sean iguales a cero). Estableció dos vectores, ξ_k y ψ_k , tal que:

$$\xi_k = C^{-1/2}\varepsilon_k \text{ y } \psi_k = B^{-1/2}f_k$$

donde:

$$B^{-1/2} = \begin{bmatrix} \sqrt{\sum_{j=1}^n a_{1j}} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \sqrt{\sum_{j=1}^n a_{2j}} & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \sqrt{\sum_{j=1}^n a_{mj}} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \end{bmatrix} \quad \text{y} \quad C^{-1/2} = \begin{bmatrix} \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i1}} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i2}} & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{in}} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \end{bmatrix}$$

Dado que el producto $C^{1/2}C^{-1/2}$ es la matriz de identidad, sucede que $\varepsilon_k = C^{1/2} \xi_k$ y

$f_k = B^{1/2}\psi_k$. Por tanto, si sustituimos ε_k con $C^{1/2} \xi_k$ en la ecuación:

$$i+1\varepsilon_k = CD^TBD(i\xi_k),$$

y f_k con $B^{1/2}\psi_k$ en la fórmula:

$$i+1f_k = BDCD^T(i\psi_k),$$

tenemos:

$$C^{1/2}(i+1\varepsilon_k) = CD^TBD C^{1/2}(i\xi_k);$$

$$B^{1/2}(i+1\psi_k) = BDCD^T B^{1/2}(i\psi_k).$$

Si premultiplicamos ambos lados de la primera por $C^{-1/2}$ y ambos lados de la segunda por $B^{-1/2}$ nos queda:

$$(i+1\varepsilon_k) = C^{1/2}D^TBD C^{1/2}(i\xi_k) = C^{1/2}D^TB^{1/2}B^{1/2}DC^{1/2}(i\xi_k)$$

$$(i+1\psi_k) = B^{1/2}DCD^TB^{1/2}(i\psi_k) = B^{1/2}DC^{1/2}C^{1/2}D^TB^{1/2}(i\psi_k).$$

Tanto $C^{1/2}D^TB^{1/2}B^{1/2}DC^{1/2}$ como $B^{1/2}DC^{1/2}C^{1/2}D^TB^{1/2}$ son matrices cuadradas y simétricas, cuyas factorizaciones redundan en eigenvectores y valores reales.

Bien, luego de este preludeo -un poco largo, pero necesario- agotemos los pasos 1 a 9 del análisis de correspondencia de Hill (1973).

1) Construir matrices **B** y **C** de acuerdo a los incisos 2 y 3 de la promediación recíproca (ver arriba).

2) Obtener $B^{1/2}$ y $C^{1/2}$ tal que:

$$B^{1/2} = \begin{bmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ \sqrt{\sum_{j=1}^n a_{1j}} & & & \\ 0 & 1 & \dots & 0 \\ & \sqrt{\sum_{j=1}^n a_{2j}} & & \\ \dots & \dots & \dots & \\ 0 & 0 & \dots & 1 \\ & & & \sqrt{\sum_{j=1}^n a_{mj}} \end{bmatrix} \quad \text{y} \quad C^{1/2} = \begin{bmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i1}} & & & \\ 0 & 1 & \dots & 0 \\ & \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i2}} & & \\ \dots & \dots & \dots & \\ 0 & 0 & \dots & 1 \\ & & & \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{in}} \end{bmatrix}$$

3) Obtener la matriz $Z = B^{1/2}DC^{1/2}$.

4) Premultiplicar Z por su transpuesta para así obtener $Z^T Z$, una matriz cuadrada y simétrica.

NOTA. En 3 estipulamos que Z sea igual a $B^{1/2}DC^{1/2}$, por tanto si premultiplicamos Z por su transpuesta (paso 4) tenemos: $Z^T Z = C^{1/2}D^T B^{1/2} B^{1/2} DC^{1/2}$. Los eigenvectores de $Z^T Z$ servirán para construir el sistema de coordenadas de la ordenación de especies.

6) Factorizar $Z^T Z$ en sus eigenvectores y eigenvalores, tal que:

$$Z^T Z = V \Lambda V^T \text{ donde:}$$

$$V = \begin{bmatrix} v_{11} & v_{12} & \dots & v_{1n} \\ v_{21} & v_{22} & \dots & v_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ v_{n1} & v_{n2} & \dots & v_{nn} \end{bmatrix}, \text{ y } \Lambda = \begin{bmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \lambda_2 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \lambda_n \end{bmatrix}$$

NOTA. La factorización de $Z^T Z$ genera V , la matriz de eigenvectores, y Λ , la de eigenvalores. Nótese que la primera raíz característica es igual a 1; esto siempre sucede con el análisis de correspondencia y dicho eigenvalor corresponde a una solución trivial, la cual se explica en el siguiente apartado.

7) Despejar el vector ε_k , para $1 \leq k \leq n$, tal que:

$$\varepsilon_k = \begin{bmatrix} \varepsilon_{1k} \\ \varepsilon_{2k} \\ \dots \\ \varepsilon_{nk} \end{bmatrix} = \sqrt{\sum_{j=1}^n \sum_{i=1}^m a_{ij}} \times \begin{bmatrix} \frac{1}{\sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i1}}} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \frac{1}{\sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i2}}} & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \frac{1}{\sqrt{\sum_{i=1}^m a_{in}}} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} v_{1k} \\ v_{2k} \\ \dots \\ v_{nk} \end{bmatrix}$$

- i) ε_k es el vector de coordenadas del k -ésimo eje de la ordenación de especies.
- ii) ε_{jk} es la coordenada de la especie j en el k -ésimo eje de la ordenación.
- iii) $\varepsilon_1 = [1, 1, \dots, 1]^T$.

NOTA. A partir de los eigenvectores obtenemos las coordenadas de las n especies en los n ejes de ordenación. Arriba, en nuestra breve introducción al análisis de correspondencia, hemos dicho que Hill planteó construir el vector $\xi_k = C^{-1/2} \varepsilon_k$ para confeccionar una matriz cuadrada y simétrica factorizable $C^{1/2} D^T B^{1/2} B^{1/2} D C^{1/2}$, que es igual a nuestra $Z^T Z$ del paso 5. De hecho, las columnas de V son distintas soluciones independientes (es decir, no correlacionadas) de ξ_k . Puesto que

$$\varepsilon_k = C^{1/2} \xi_k,$$

ejecutamos la siguiente operación:

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i1}} & & & \\ 0 & 1 & \dots & 0 \\ & \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i2}} & & \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & 1 \\ & & & \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{in}} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} v_{1k} \\ v_{2k} \\ \dots \\ v_{nk} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} v_{1k} \\ \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i1}} \\ v_{2k} \\ \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i2}} \\ \dots \\ v_{nk} \\ \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{in}} \end{bmatrix}$$

Si a los elementos de este producto les restamos su media y los estandarizamos para que la longitud del vector sea 1, entonces el k -ésimo eje del análisis de correspondencia es igual al eje $k - 1$ de la promediación recíproca. El primer eje de AC corresponde a una solución trivial, pues allí todas las especies acusan la misma coordenada; es decir:

$$\frac{v_{11}}{\sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i1}}} = \frac{v_{21}}{\sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i2}}} = \dots = \frac{v_{n1}}{\sqrt{\sum_{i=1}^m a_{in}}}$$

Sin embargo, en la fórmula del inciso 7 multiplicamos $C^{1/2}v_k$ por $\sqrt{\sum_{j=1}^n \sum_{i=1}^m a_{ij}}$: este es

un recurso que aparece en Pielou (1984) y su cometido es convertir todos los valores triviales en 1 (inciso 7.iii). Con la fórmula de 7, las coordenadas en la k -ésima dimensión de AC no son iguales a las del eje $k - 1$ de PR, aunque el orden en que están situados los objetos sí es el mismo, y las separaciones entre ellos en el primer caso son proporcionales a las que se observan en el segundo.

El hecho de que aparezca un ordenamiento trivial -uno donde las coordenadas de las especies son todas x - es fácil de entender si miramos de nuevo

las operaciones de la promediación recíproca (excluimos el paso estandarizador para simplificar la explicación). Sabemos que:

$$1) {}^1\epsilon_k = CD^TBD(\epsilon_k);$$

$$2) h_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^n a_{ij}\epsilon_{jk}}{\sum_{j=1}^n a_{ij}}, \text{ donde } h_{ik} \text{ es el } i\text{-ésimo elemento de } BD(\epsilon_k).$$

Si acaso todas las celdillas de ϵ_k están ocupadas por la misma magnitud x entonces todo elemento de $BD(\epsilon_k)$ es igual a x y, en consecuencia, $CD^TBD(\epsilon_k)$ también es un vector de puros elementos x . Por tanto, el primer eje de la ordenación que nos interesa corresponde a la segunda hilada de coordenadas producida con la fórmula del paso 7, es decir, corresponde a ϵ_2 . Tal como sucede en componentes principales, la factorización de $Z^T Z$ genera eigenvalores en orden decreciente, y cada uno de ellos nos informa "cuán importante" es el eje al que está asociado. Así, podemos descartar ϵ_{k+1} , ϵ_{k+2} , ..., ϵ_n si acaso no son muy informativos y, de este modo, reducimos la dimensionalidad de la ordenación.

8) Posmultiplicar Z por su transpuesta para así obtener ZZ^T , una matriz cuadrada y simétrica. $ZZ^T = B^{1/2}DC^{1/2}C^{1/2}D^TB^{1/2}$.

9) Factorizar ZZ^T en sus eigenvectores y eigenvalores, tal que:

$ZZ^T = W\Lambda W^T$ donde:

$$W = \begin{bmatrix} w_{11} & w_{12} & \dots & w_{1m} \\ w_{21} & w_{22} & \dots & w_{2m} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ w_{m1} & w_{m2} & \dots & w_{mm} \end{bmatrix}, \text{ y } \Lambda = \begin{bmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \lambda_2 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \lambda_m \end{bmatrix}.$$

10) Despejar el vector h_k , para $1 \leq k \leq m$, tal que:

$$\mathbf{h}_k = \begin{bmatrix} h_{1k} \\ h_{2k} \\ \dots \\ h_{mk} \end{bmatrix} = \sqrt{\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n a_{ij}} \times \begin{bmatrix} \frac{1}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{1j}}} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \frac{1}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{2j}}} & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \frac{1}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{mj}}} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} w_{1k} \\ w_{2k} \\ \dots \\ w_{mk} \end{bmatrix}$$

i) \mathbf{h}_k es el vector de coordenadas del k -ésimo eje de la ordenación de sitios;

ii) h_{ik} es la coordenada del sitio i en el k -ésimo eje de la ordenación.

iii) $\mathbf{h}_1 = [1, 1, \dots, 1]^T$.

NOTA. En el inciso 7 generamos un ordenamiento de especies, ahora es menester hacer lo mismo pero con las localidades, tal es el cometido de los pasos 8 a 10. La matriz cuadrada y simétrica que necesitamos factorizar es $\mathbf{ZZ}^T = \mathbf{B}^{1/2}\mathbf{DC}^{1/2}\mathbf{C}^{1/2}\mathbf{D}^T\mathbf{B}^{1/2}$; los eigenvectores resultantes se premultiplican por $\mathbf{B}^{1/2}$ y el producto $\sqrt{\sum_{j=1}^n \sum_{i=1}^m a_{ij}} (\mathbf{B}^{1/2}\mathbf{w}_k)$ nos da las coordenadas de los sitios para el eje k de la ordenación. Igual que en el ordenamiento de taxa, la solución del primer eje es trivial.

Antes de continuar con el siguiente algoritmo, conviene retomar algo que se mencionó en el capítulo 1: las familias de métodos ordenadores se comunican entre sí. Aquí tenemos un caso claro de ello: PR es equivalente a AC, y ésta última técnica se puede plantear en los términos de componentes principales. Conviene recordar nuestra exposición de CP en el capítulo 3: allí dijimos que el primer paso a seguir es convertir la matriz de datos \mathbf{D} a una de datos transformados \mathbf{D}^* . Eso es exactamente lo que hemos hecho aquí, pues cuando estipulamos $\mathbf{Z} = \mathbf{B}^{1/2}\mathbf{DC}^{1/2}$, estamos proponiendo una doble estandarización de los datos originales: dividir cada elemento a_{ij} de \mathbf{D} por la raíz cuadrada de la

suma de los valores en la fila i y por la raíz cuadrada de la suma de los valores en la columna j . A modo de producto de tres matrices, Z toma la forma:

$$Z = \begin{bmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ \sqrt{\sum_{j=1}^n a_{1j}} & & & \\ 0 & \frac{1}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{2j}}} & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \frac{1}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{mj}}} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i1}} & & & \\ 0 & \frac{1}{\sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i2}}} & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \frac{1}{\sqrt{\sum_{i=1}^m a_{in}}} \end{bmatrix}$$

pero luego de ejecutar la multiplicación, Z queda así:

$$Z = \begin{bmatrix} \frac{a_{11}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{1j}} \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i1}}} & \frac{a_{12}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{1j}} \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i2}}} & \dots & \frac{a_{1n}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{1j}} \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{in}}} \\ \frac{a_{21}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{2j}} \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i1}}} & \frac{a_{22}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{2j}} \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i2}}} & \dots & \frac{a_{2n}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{2j}} \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{in}}} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \frac{a_{m1}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{mj}} \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i1}}} & \frac{a_{m2}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{mj}} \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i2}}} & \dots & \frac{a_{mn}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{mj}} \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{in}}} \end{bmatrix}$$

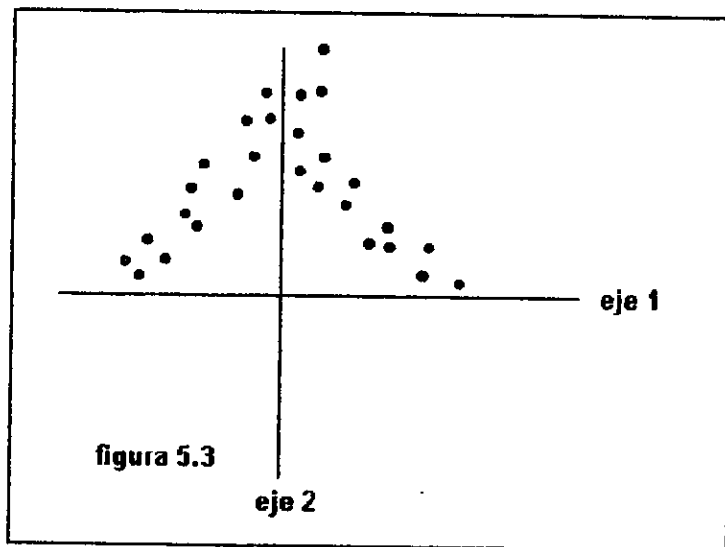
Al factorizar ZZ^T o $Z^T Z$, estamos operando el análisis Q o el R de componentes principales. No obstante, conviene recalcar que dichas soluciones CP no son equivalentes a un análisis de correspondencia, pues éste incluye la posmultiplicación por $B^{1/2}$ o $C^{1/2}$ (según si se trabaja con ZZ^T o $Z^T Z$), tal como se indica arriba (pasos 10 y 7).

Puesto que se puede trabajar la promediación recíproca como un método eigenvectorial, es de suponer que componentes principales se pueda ejecutar

como una técnica reiterativa. Eso es justo lo que pusieron de relieve ter Braak y Prentice (1988) al resolver CP mediante el dispositivo conocido como "método de potencias" (*power method*).

5.6. ACT: Análisis de correspondencia sin tendencia (Hill, 1979; Hill y Gauch 1980).

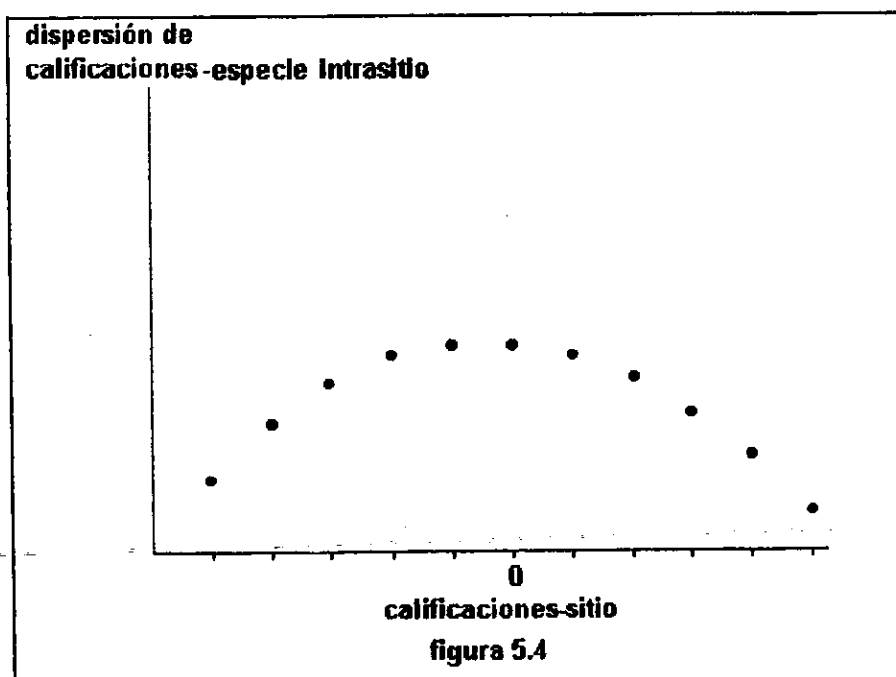
La promediación recíproca y el análisis de correspondencia aseguran que las coordenadas de un eje k no estén correlacionadas con las del eje subsecuente, $k + 1$.² Sin embargo, esto no descarta que las de $k + 1$ observen una relación cuadrática respecto a las de k , tal como se muestra en la figura 5.3. De hecho, el artefacto sucede con frecuencia al someter datos ecológicos a dichos algoritmos.



Otra peculiaridad es que las posiciones, sean de sitios o especies, tienden a estar "comprimidas" en los extremos de un eje, mientras que en el centro persiste una espaciación más holgada. Según Hill y Gauch (1980; ver también Hill, 1979) tal compresión se deba a una distribución curva de una categoría que denominaron la "dispersión intrasitio de las calificaciones-especies" (*within-sample dispersion of species scores*). Consideremos una hilera i de la matriz de

² Esto también lo aseguran casi todos los algoritmos que se mencionan en este trabajo, salvo aquellos que sólo generan ordenamientos unidimensionales (OEDP -ver arriba-, OGGCW y OGJG -ver capítulo 6) y los de tipo Bray y Curtis cuando no se aplica algún dispositivo ortogonalizador. Es muy probable que RI (ver arriba) también requiera de algún mecanismo semejante, aunque sus creadores -Goff y Cottam (1967)- no entran en detalles.

datos D , a_{i1} , a_{i2} , ..., a_{in} , cuyos valores representan las abundancias de los 1, 2, ..., n taxa en el sitio i . Al construir un eje de ordenación con la promediación recíproca (supongamos el primer eje) la localidad i recibe una calificación Ph_{i1} y a las n especies se les confiere valores p_{e11} , p_{e21} , ..., p_{en1} . Digamos que de la fila a_{i1} , a_{i2} , ..., a_{in} , sólo a_{i1} , a_{i3} , a_{i6} y a_{i7} acusan niveles mayores a cero, es decir, sólo las especies 1, 3, 6 y 7 están presentes en el sitio i . La dispersión de calificaciones-especie en el sitio i es igual a la desviación estandar del conjunto $\{p_{e11}, p_{e31}, p_{e61}, p_{e71}\}$. Si graficamos el ordenamiento de parajes contra las respectivas dispersiones intrasitio obtenemos una parábola (ver figura 5.4).³



³ El motivo de esta distribución curva tiene que ver con el modelo de continuo vegetacional que los autores suponían, a saber: un gradiente ambiental sobre el cual se erigen una serie de curvas de campana -las cuales representan cómo las poblaciones responden a dicho gradiente- y, además, las modas de las distribuciones son distintas entre sí, pues las especies evolucionan hacia la diferenciación de nichos (la figura 6.1 es un ejemplo muy simplificado de tal modelo). Con frecuencia, el conjunto de censos que determina el investigador constituye una porción del gradiente, de modo que las curvas de respuesta están truncadas en los extremos de dicho intervalo (este fenómeno también se representa en la figura 6.1). Gracias a ese "efecto de borde", por llamarlo de algún modo, es que la "dispersión de calificaciones especie intra-sitio" acusa una parábola. El dispositivo que introducen los autores para mantener constante tal dispersión implica que la tasa de aparición y desaparición de las especies a lo largo del gradiente sea constante; esto es otra peculiaridad de su modelo de continuo vegetacional.

El análisis de correspondencia sin tendencia es un algoritmo derivado de PR, pero con dos dispositivos incrustados; uno de ellos elimina la tendencia cuadrática entre ejes subsecuentes -tal operación se denomina *detrend* en inglés-, y el otro somete los ejes generados a una reescalación de modo que la dispersión de calificaciones-especie intrasitio se mantiene constante.

Con estos apuntes preliminares, podemos ver con más detenimiento los pasos 1 a 7 del algoritmo.

1) Construir un primer eje de ordenación conforme a los pasos 1 a 8 de la promediación recíproca.

2) Transformar el vector $P_{e_1}^*$ a $P_{e_1}^o$ tal que:

$$i) P_{e_1}^o = [P_{e_{11}}^o \quad P_{e_{21}}^o \quad \dots \quad P_{e_{n1}}^o]^T;$$

ii) para toda fila i de la matriz de datos ($i \in \{1, 2, \dots, m\}$), si existen columnas j_1, j_2, \dots, j_h de dicha matriz (por tanto $\{j_1, j_2, \dots, j_h\} \subseteq \{1, 2, \dots, n\}$) tal que:

$$a_{ij_1} > 0, a_{ij_2} > 0, \dots, a_{ij_h} > 0 \text{ y } a_{ik} = 0 \text{ para toda } k \in (\{1, 2, \dots, n\} - \{j_1, j_2, \dots, j_h\})$$

entonces para toda $j_r \in \{j_1, j_2, \dots, j_h\}$ sucede que:

$$P_{e_{j_r 1}}^o = \frac{P_{e_{j_r 1}}^*}{\sum_{g=1}^h (P_{e_{j_g 1}}^* - P_{f_{i1}}^*)^2}$$

NOTA. Aquí sometemos el resultado de 1 al dispositivo transformador de escalas de ACT. Nótese que se opera sobre la ordenación de especies: $P_{e_1}^*$ es el vector final de posiciones para los taxa del inciso 1 (ver notación utilizada en promediación recíproca), y $P_{e_1}^o$ alberga esas coordenadas, pero ya ajustadas de tal forma que las dispersiones intrasitio sean todas iguales a 1.

3) Obtener el vector $P_{f_1}^o = BD(P_{e_1}^o)$.

NOTA. Una vez que se redimensiona las coordenadas de los taxa, es menester repositonar las localidades con el fin de que éstas sean promedios ponderados de los primeros.

4) Construir un vector preliminar de calificaciones-especie para el segundo eje del ordenamiento, mediante la fórmula

$$e_2 = ke_1^* - \frac{(ke_1^*)^T x}{(pe_1^*)^T x} [pe_1^*],$$

expuesta en el paso 9 de la promediación recíproca.

5) Obtener $f_2 = BD(e_2)$ y estandarizar f_2 a f_2^* de acuerdo a los lineamientos del inciso 5 de la promediación recíproca.

NOTA. Confeccionamos un primer tuplo de calificaciones-sitio para el segundo eje y lo estandarizamos para que acuse una media de cero y una longitud de 1.

6) Eliminar tendencia de los elementos de f_2^* :

i) partir el primer eje de la ordenación en intervalos

$[x_1 - \Delta x, x_1), [x_1, x_1 + \Delta x), \dots, [x_1 + (R - 1)\Delta x, x_1 + R\Delta x)$ tal que:

para todo $pf_{i_1}^o \in Pf_{i_1}^o$, $Pf_{i_1}^o$ es elemento del intervalo

$[x_1 - \Delta x, x_1 + R\Delta x)$;

ii) si $\{i_1, i_2, \dots, i_r\} \subseteq \{1, 2, \dots, m\}$ tal que $\{Pf_{i_1}^o, Pf_{i_2}^o, \dots, Pf_{i_r}^o\}$ es el conjunto de elementos de $Pf_{i_1}^o$ en $[x_1 + (R - P)\Delta x, x_1 + (R - P + 1)\Delta x)$ entonces es menester calcular:

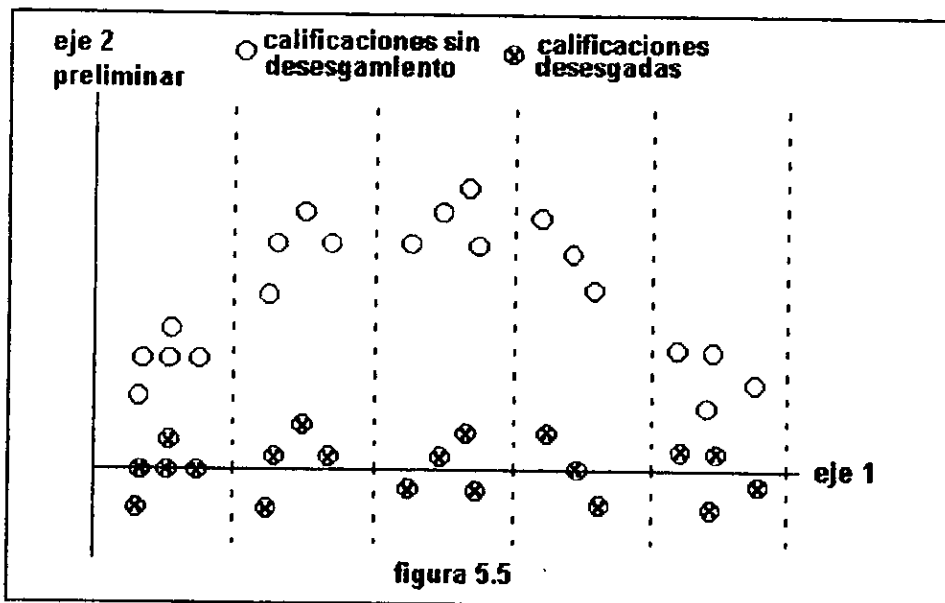
$$h_{i_1 2}^a = h_{i_1 2}^* - \frac{1}{f} \sum_{k=1}^f h_{i_k 2}^*$$

$$h_{i_2 2}^a = h_{i_2 2}^* - \frac{1}{f} \sum_{k=1}^f h_{i_k 2}^*$$

...

$$h_{i_r 2}^a = h_{i_r 2}^* - \frac{1}{f} \sum_{k=1}^f h_{i_k 2}^*$$

iii) repetir el inciso anterior con todos los demás intervalos estipulados en 6.i y confeccionar h_2^a , el nuevo vector prueba de calificaciones-sitio para el segundo eje.



NOTA. Aquí operamos la eliminación de tendencia o *detrrending* del cual hablan Hill y Gauch (1980). El procedimiento, reseñado en los subincisos 6.i a 6.iii, se ilustra en la gráfica 5.5. Como puede verse, la abscisa se parte en segmentos (DECORANA, el programa de cómputo que diseñó Hill (1979) para ejecutar ACT opera automáticamente con 26 particiones; al respecto véase Jackson y Somers, 1991) y en cada uno de ellos los valores correspondientes del eje 2 preliminar se ajustan para que su media sea igual a cero. En el diagrama, cualquier sitio i está representado por dos puntos: ○ es su posición antes de eliminar la proclividad cuadrática, ⊗ es su ubicación después de suprimir dicho sesgo. Por tanto:

(Pf_{11}^o, f_{12}^*) son las coordenadas de \circ y

(Pf_{11}^a, f_{12}^a) son las coordenadas de \otimes .

7) Ejecutar las siguientes operaciones:

$$f_{12}^a \xrightarrow{CD^T(f_{12}^a)} 1e_2 \xrightarrow{\text{estandarizar}} 1e_2^* \xrightarrow{BD(1e_2^*)} 1f_{12} \xrightarrow{\text{eliminar tendencia}} 1f_{12}^a$$

$$1f_{12}^a \xrightarrow{CD^T(1f_{12}^a)} 2e_2 \xrightarrow{\text{estandarizar}} 2e_2^* \xrightarrow{BD(2e_2^*)} 2f_{12} \xrightarrow{\text{eliminar tendencia}} 2f_{12}^a$$

...

$$p-1f_{12}^a \xrightarrow{CD^T(p-1f_{12}^a)} pe_2 \xrightarrow{\text{estandarizar}} pe_2^* \xrightarrow{BD(pe_2^*)} pf_{12} \xrightarrow{\text{eliminar tendencia}} pf_{12}^a$$

$$pf_{12}^a \xrightarrow{CD^T(pf_{12}^a)} p+1e_2 \xrightarrow{\text{estandarizar}} p+1e_2^* \xrightarrow{BD(p+1e_2^*)} p+1f_{12}.$$

hasta que:

$$i) pf_{12}^a \approx p-1f_{12}^a \text{ y } p-1e_2^* \approx pe_2^*.$$

NOTA. Efectuamos una serie de reiteraciones sucesivas, convirtiendo las calificaciones-sitio a calificaciones-especie hasta que ambos conjuntos de notas se estabilizan. En dicho proceso figuran algunas diferencias importantes respecto a la promediación recíproca: allí, siempre que obtenemos una hilada de valores-taxa es menester ortogonalizar el resultado respecto al eje anterior; sin embargo, en ACT sustituimos la ortogonalización por la eliminación de tendencia. Cada vez que generamos un tuplo de posiciones-localidad, recurrimos al dispositivo del paso 6, salvo al final del ciclo. Nótese que en el esquema de transformaciones expuesto en 7, se ejecutan $p + 1$ en lugar de p reiteraciones. Es decir, cuando se estabilizan las coordenadas, en el ciclo p , volvemos a calcular valores para las especies, los estandarizamos y generamos otra retahíla de números para los parajes, pero ya no les eliminamos la tendencia y así aseguramos que sean promedios ponderados de las notas-taxa precedentes.

8) *Aplicar los pasos 2 y 3 al segundo eje.*

NOTA. Modificamos la escala del segundo eje con la finalidad de mantener constante las dispersiones de calificaciones-especie intrasitio (todas igual a 1).

El algoritmo se puede extender a 3, 4, etcétera dimensiones, siempre eliminado la tendencia entre los ejes k y $k + 1$.

5.7. ACC: análisis canónico de correspondencia, método de ter Braak (1986).

El análisis canónico de correspondencia sigue la misma lógica que la promediación recíproca, en cuanto a la relación entre sitios y especies -donde los valores otorgados a aquellos son promedios ponderados de los que se asignan a éstas y viceversa-, pero incluye un dispositivo adicional: las localidades se calibran también respecto a variables ambientales que el investigador toma en cada unidad de muestreo. Esto le da un cariz especial al diagrama de ordenación producido con ACC. A diferencia de otros procedimientos descritos arriba, la representación geométrica que resulta de ACC plasma relaciones espaciales entre especies, sitios y variables ambientales. Veamos los pasos del algoritmo con más detalle.

1) *Construir dos matrices de datos: D (m sitios por n especies) y O (m sitios por r variables ambientales y una columna adicional de unos).*

NOTA. La matriz O adopta la siguiente forma:

$$O = \begin{bmatrix} 1 & o_{11} & o_{12} & \dots & o_{1r} \\ 1 & o_{21} & o_{22} & \dots & o_{2r} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 1 & o_{(m-1)1} & o_{(m-1)2} & \dots & o_{(m-1)r} \\ 1 & o_{m1} & o_{m2} & \dots & o_{mr} \end{bmatrix}$$

El motivo de incluir la columna de unos se aclarará en los pasos siguientes.

2) Construir un vector $h_1 = [h_{11}, h_{21}, \dots, h_{m1}]^T$ de calificaciones arbitrarias para las 1, 2, ..., m localidades, tal que:

i) para toda h_{i1} en h_1 , $h_{i1} \geq 0$;

ii) existe algún h_{i1} y algún h_{j1} en h_1 tal que $h_{i1} \neq h_{j1}$.

3) Construir matrices **B** y **C** tal como está indicado en los pasos 2 y 3 de la promediación recíproca.

4) Obtener el vector $\epsilon_1 = CD^T h_1$.

5) Despejar el vector ${}^1h_1 = BD\epsilon_1$.

NOTA. Los apartados 2 a 5 ponen de relieve lo siguiente: empezamos con h_1 , un vector de calificaciones arbitrarias para los sitios (que irán a constituir el primer eje de ordenación), y multiplicamos $BDCD^T h_1$ que es igual a 1h_1 , el primer tuplo de una secuencia de reiteraciones cuyos elementos son las notas de las localidades a modo de promedios ponderados de las especies. Las matrices **B** y **C** son las mismas que figuran en el algoritmo de promediación recíproca, y hasta aquí la secuencia de operaciones -salvo el punto de partida (parajes en lugar de taxa)- es casi idéntica a la de dicho procedimiento. Nótese que aún no efectuamos la estandarización de notas (ya sea especies o sitios) para que estas acusen media de cero y varianza de 1; eso viene más adelante, en el paso 8.

6) Confeccionar el vector $f = \begin{bmatrix} f_0 \\ f_1 \\ \dots \\ f_r \end{bmatrix} = (O^T B^{-1} O)^{-1} (O^T B^{-1} ({}^1h_1))$, donde:

$$(\mathbf{O}^T \mathbf{B}^{-1} \mathbf{O})^{-1} = \begin{pmatrix} \begin{bmatrix} 1 & 1 & \dots & 1 \\ o_{11} & o_{21} & \dots & o_{m1} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ o_{1r} & o_{2r} & \dots & o_{mr} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} \sum_{j=1}^n a_{1j} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \sum_{j=1}^n a_{2j} & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \sum_{j=1}^n a_{mj} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} 1 & o_{11} & \dots & o_{1r} \\ 1 & o_{21} & \dots & o_{2r} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 1 & o_{m1} & \dots & o_{mr} \end{bmatrix} \end{pmatrix}^{-1}, y$$

$$\mathbf{O}^T \mathbf{B}^{-1} ({}^1 \mathbf{h}_1) = \begin{bmatrix} 1 & 1 & \dots & 1 \\ o_{11} & o_{21} & \dots & o_{m1} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ o_{1r} & o_{2r} & \dots & o_{mr} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} \sum_{j=1}^n a_{1j} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \sum_{j=1}^n a_{2j} & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \sum_{j=1}^n a_{mj} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} {}^1 h_{11} \\ {}^1 h_{21} \\ \dots \\ {}^1 h_{m1} \end{bmatrix}$$

7) Construir el vector ${}^1 \mathbf{h}_1^b = \mathbf{O} \mathbf{f}$:

$$\begin{bmatrix} {}^1 h_{11}^b \\ {}^1 h_{21}^b \\ \dots \\ {}^1 h_{m1}^b \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 & o_{11} & \dots & o_{1r} \\ 1 & o_{21} & \dots & o_{2r} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 1 & o_{m1} & \dots & o_{mr} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} f_0 \\ f_1 \\ \dots \\ f_r \end{bmatrix}$$

NOTA. En los incisos 6 y 7 entra en juego el dispositivo particular de ACC: una regresión lineal de las calificaciones-localidades respecto a las variables ambientales. En 6 obtenemos $\mathbf{f} = (\mathbf{O}^T \mathbf{B}^{-1} \mathbf{O})^{-1} \mathbf{O}^T \mathbf{B}^{-1} ({}^1 \mathbf{h}_1)$, donde \mathbf{f} es el vector de parámetros de la regresión (ter Braak los denominó coeficientes canónicos), y en 7 calculamos:

$${}^1 \mathbf{h}_1^b = \mathbf{O} \mathbf{f},$$

el tuplo de estimados para las posiciones de los sitios (en el primer eje del ordenamiento) en relación con factores ambientales registrados en esos parajes.

Si uno consulta cualquier libro de estadística multivariada, verá que la estimación de parámetros f por lo regular adopta esta forma:

$$f = (O^T O)^{-1} O^T (1f_1).$$

Pero ACC incluye B^{-1} , las abundancias totales de las unidades de muestreo. Por tanto, se opera una regresión ponderada. De cualquier manera, por tratarse de una regresión, es menester que O tenga una columna de unos, pues ésta participa en la generación del parámetro f_0 , el intercepto de la línea estimada.

8) Estandarizar $1f_1^b$ a $1f_1^{b*}$ tal que:

$$1f_1^{b*} = \left[\frac{1f_{11}^b - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m 1f_{i1}^b}{\sqrt{\sum_{i=1}^m \left(1f_{i1}^b - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m 1f_{i1}^b \right)^2}} \quad \frac{1f_{21}^b - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m 1f_{i1}^b}{\sqrt{\sum_{i=1}^m \left(1f_{i1}^b - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m 1f_{i1}^b \right)^2}} \quad \dots \quad \frac{1f_{m1}^b - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m 1f_{i1}^b}{\sqrt{\sum_{i=1}^m \left(1f_{i1}^b - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m 1f_{i1}^b \right)^2}} \right]^T$$

NOTA. Aquí si estandarizamos los elementos de $1f_1^b$ para que tengan media de cero y para que la longitud de $1f_1^{b*}$ -el vector ya estandarizado- sea 1.

9) Ejecutar las siguientes operaciones:

$$1f_1^{b*} \xrightarrow{CD^T(1f_1^{b*})} 1e_1 \xrightarrow{BD(1e_1)} 2f_1 \xrightarrow{(O^T B^{-1} O)^{-1} O^T B^{-1}(2f_1)} 1f_1 \xrightarrow{O(1f_1)} 2f_1^b \xrightarrow{\text{estandarizar}} 2f_1^{b*}$$

$$2f_1^{b*} \xrightarrow{CD^T(2f_1^{b*})} 2e_1 \xrightarrow{BD(2e_1)} 3f_1 \xrightarrow{(O^T B^{-1} O)^{-1} O^T B^{-1}(3f_1)} 2f_1 \xrightarrow{O(2f_1)} 3f_1^b \xrightarrow{\text{estandarizar}} 3f_1^{b*}$$

...

$$p-1f_1^{b*} \xrightarrow{CD^T(p-1f_1^{b*})} p-1e_1 \xrightarrow{BD(p-1e_1)} pf_1 \xrightarrow{(O^T B^{-1} O)^{-1} O^T B^{-1}(pf_1)} p-1f_1 \xrightarrow{O(p-1f_1)} p-1f_1^b \xrightarrow{\text{estandarizar}} p-1f_1^{b*}$$

$$pf_1^{b*} \xrightarrow{CD^T(pf_1^{b*})} pe_1$$

hasta que:

$$P^{-1}f_1^{b*} \approx Pf_1^{b*} \text{ y } P^{-1}e_1 \approx Pe_1$$

NOTA. Realizamos una serie de reiteraciones a partir de f_1^{b*} . Calculamos nuevas calificaciones-especie, de ellas obtenemos otras notas-sitio, éstas las sometemos a la regresión de los pasos 6 y 7, estandarizamos el resultado y así sucesivamente hasta obtener una solución estable, la cual constituye un primer eje de ordenación, con coordenadas para especies y sitios.

10) Generar un vector f_2 , ortogonal a Pf_1^{b*} : $f_2 = k f_1^{b*} - \frac{(k f_1^{b*})^T x}{(P f_1^{b*})^T x} [P f_1^{b*}]$, tal que:

i) f_2 es el vector preliminar de calificaciones-sitio para construir el segundo eje de la ordenación.

ii) $k f_1^{b*}$ es el vector de calificaciones-sitio obtenido en la k -ésima reiteración del paso 9 y $k < p$.

$$\text{iii) } x = B^{-1} \begin{pmatrix} 1 \\ f_1^{b*} \end{pmatrix} - \left[\frac{(B^{-1} \mathbf{1}_m)^T \begin{pmatrix} 1 \\ f_1^{b*} \end{pmatrix}}{(B^{-1} \mathbf{1}_m)^T \mathbf{1}_m} \right] B^{-1} \mathbf{1}_m, \text{ donde:}$$

$$(B^{-1} \mathbf{1}_m)^T = \left[\sum_{j=1}^n a_{1j} \quad \sum_{j=1}^n a_{2j} \quad \dots \quad \sum_{j=1}^n a_{mj} \right]$$

$\mathbf{1}_m$ es un vector de m elementos y todos ellos son iguales a 1, y

$$(B^{-1} \mathbf{1}_m)^T \mathbf{1}_m = \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n a_{ij}$$

NOTA. A partir de éste inciso nuestros cálculos van encaminados a construir un segundo eje. Introducimos un dispositivo ortogonalizador, análogo al que se

presentó en la promediación recíproca (allí se hizo respecto a las posiciones-especie, aquí se efectúa con relación a las coordenadas-sitio).

11) Ejecutar las siguientes operaciones:

$$f_{12} \xrightarrow{CD^T(f_{12})} e_2 \xrightarrow{BD(e_2)} \tilde{f}_{12} \xrightarrow{(O^T B^{-1} O)^{-1} O^T B^{-1}(\tilde{f}_{12})} f_2 \xrightarrow{O(f_2)} \tilde{f}_{12}^b \xrightarrow{\text{ortogonalizar}} \tilde{f}_{12}^{b'} \xrightarrow{\text{estandarizar}} \tilde{f}_{12}^{b'*}$$

$$\tilde{f}_{12}^{b'*} \xrightarrow{CD^T(\tilde{f}_{12}^{b'*})} e_2 \xrightarrow{BD(e_2)} \tilde{f}_{12} \xrightarrow{(O^T B^{-1} O)^{-1} O^T B^{-1}(\tilde{f}_{12})} f_2 \xrightarrow{O(f_2)} \tilde{f}_{12}^b \xrightarrow{\text{ortogonalizar}} \tilde{f}_{12}^{b'} \xrightarrow{\text{estandarizar}} \tilde{f}_{12}^{b'*}$$

•••

$$P^{-1} \tilde{f}_{12}^{b'*} \xrightarrow{CD^T(P^{-1} \tilde{f}_{12}^{b'*})} P^{-1} e_2 \xrightarrow{BD(P^{-1} e_2)} P f_{12} \xrightarrow{(O^T B^{-1} O)^{-1} O^T B^{-1}(P f_{12})} P^{-1} f_2 \xrightarrow{O(P^{-1} f_2)} \tilde{f}_{12}^b \xrightarrow{\text{ortogonalizar}} P \tilde{f}_{12}^{b'} \xrightarrow{\text{estandarizar}} P \tilde{f}_{12}^{b'*}$$

$$P \tilde{f}_{12}^{b'*} \xrightarrow{CD^T(P \tilde{f}_{12}^{b'*})} P e_2$$

hasta que: $P^{-1} \tilde{f}_{12}^{b'*} \approx P \tilde{f}_{12}^{b'*}$ y $P^{-1} e_2 \approx P e_2$.

NOTA. Por último, realizamos una serie de reiteraciones, parecidas a las de rubro 9, pero en cada una de ellas incluimos el paso que ortogonaliza el vector de posiciones-localidades respecto a la solución final de 9 (hemos representado el vector como $\tilde{f}_{12}^{b'}$ donde el supra-índice izquierdo k se refiere a la k -ésima reiteración, el supra-índice izquierdo b indica que ese vector de posiciones ya es producto de una regresión lineal, el sub-índice 2 pone de relieve que estamos construyendo un segundo eje y el tilde después de b señala que ya se ha ortogonalizado esta versión de segundo eje respecto al primero). Tal acción se lleva a cabo antes de estandarizar los valores-sitio (al agregar el asterisco a $\tilde{f}_{12}^{b'}$, manifestamos que ya se ha ejecutado dicha estandarización).

ACC se puede extender a 3, 4, etcétera dimensiones, no obstante, tal como se presenta aquí está sujeto a la misma anomalía de relaciones cuadráticas entre ejes subsecuentes que marca a la promediación recíproca. Ter Braak mencionó que existe la posibilidad de eliminarla con el mismo "desesgamiento" del análisis de correspondencia sin tendencia, pero hay otra forma más elegante de hacerlo: desechar variables ambientales superfluas. ¿Qué quiere decir esto? Supóngase que el primer eje está altamente correlacionado con o_j (la columna j

de O , entonces esta variable no entra en los cálculos dirigidos a engendrar una segunda dimensión (u otra posterior), se vuelve superflua pues la primera línea de coordenadas ya da cuenta de ella. El procedimiento es factible, pues los ejes generados con ACC son combinaciones lineales de las variables incluidas en O gracias a los rubros 6 y 7 de arriba.⁴

Ter Braak señaló que ACC se puede plantear como un procedimiento eigenvectorial, es decir, factorizar una matriz cuadrada y simétrica en sus raíces y vectores característicos. Con el fin de ilustrar tal idea, partamos del vector ${}^1f_1^b$ que construimos en 7, obviemos el paso estandarizador 8 y ejecutemos las operaciones:

$${}^1f_1^b \xrightarrow{CD^T({}^1f_1^b)} {}^1e_1 \xrightarrow{BD({}^1e_1)} {}^2f_1 \xrightarrow{(O^TB^{-1}O)^{-1}O^TB^{-1}({}^2f_1)} {}^1f_1.$$

La secuencia de transformaciones desde ${}^1f_1^b$ hasta 1f_1 se puede plantear así:

$${}^1f_1 = (O^TB^{-1}O)^{-1}O^TB^{-1}BDCD^TO f_1 = (O^TB^{-1}O)^{-1}O^TD C D^TO f_1, \text{ pues:}$$

$${}^1f_1^b = O f_1;$$

$${}^1e_1 = CD^T({}^1f_1^b);$$

$${}^2f_1^b = BD({}^1e_1);$$

$${}^1f_1 = (O^TB^{-1}O)^{-1}O^TB^{-1}({}^2f_1^b); \text{ y}$$

$B^{-1}B = a$ la matriz de identidad.

$(O^TB^{-1}O)^{-1}O^TD C D^TO$ es una matriz cuadrada y simétrica compuesta por $r + 1$ filas y $r + 1$ columnas, por tanto existen eigenvalores $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_{r+1}$ y eigenvectores f_1, f_2, \dots, f_{r+1} tal que:

$$(O^TB^{-1}O)^{-1}O^TD C D^TO(f_i) = \lambda_i f_i.$$

⁴ Si se emplea la terminología de Whittaker (1967) en cuanto a métodos directos e indirectos de ordenación, la propuesta de Ter Braak cae dentro del primer grupo. La promediación recíproca y el análisis de correspondencia sin tendencia son de tipo indirecto, pues allí la secuencia de localidades perfila una trayectoria de cambio florístico, que se supone esconde un gradiente ambiental, pero determinarlo es algo que se hace después de haber efectuado el ordenamiento.

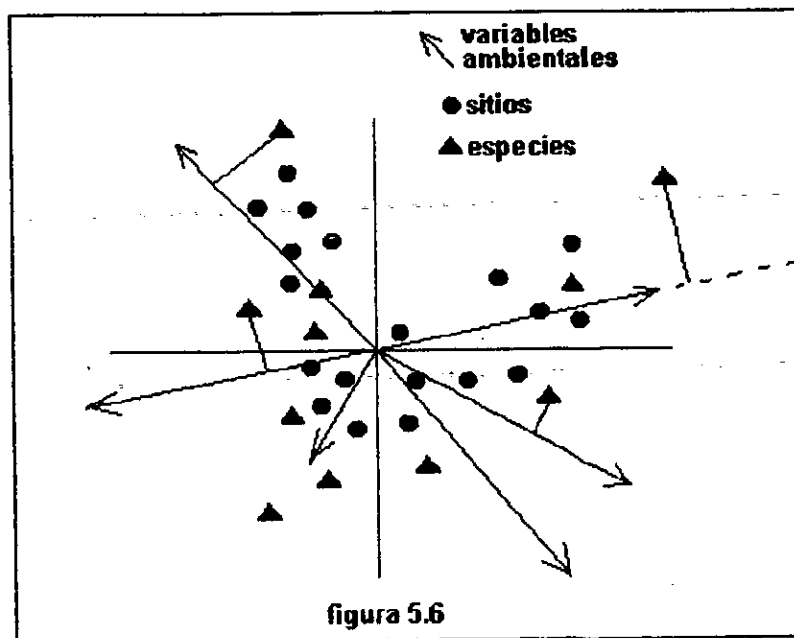
Dichos eigenvalores y vectores se obtiene al factorizar $(O^T B^{-1} O)^{-1} O^T D C D^T O = \Lambda F \Lambda^T$ donde:

F es la matriz cuyas columnas son f_1, f_2, \dots, f_{r+1}

Λ es una matriz diagonal con elementos $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_{r+1}$ en la diagonal principal y demás celdillas igual a cero.

Así, f_1, f_2, \dots, f_{r+1} son tuplos de parámetros para los ejes 1, 2, ..., $r+1$ y si multiplicamos O por cualquier f_i obtenemos coordenadas de sitios para el eje i del ordenamiento. Según ter Braak el procedimiento siempre produce un $\lambda_1 = 1$ y un $O f_1$ en el cual todas las celdillas son 1. Por tanto, el primer eigenvector generado redundaría en una solución trivial.

Una de las innovaciones más interesantes de ter Braak concierne a la presentación de resultados. Su diagrama de ordenación muestra tanto especies como sitios, ambos objetos representados por puntos, pero además incluye una serie de flechas, surgidas del origen, indicativas de variables ambientales. En la figura 5.6 se reproduce un ejemplo hipotético en dos dimensiones.



La lectura del diagrama se basa en las siguientes reglas:

1) Puesto que las especies son promedios ponderados de los sitios y viceversa, mientras más cercano sea un punto representativo de un cierto taxón a uno que simboliza una localidad, más abundante es esa especie en ese lugar;

2) Cada flecha apunta en la dirección de mayor cambio (incremento) de esa variable y su longitud es proporcional a la tasa de dicho cambio. En el diagrama, las saetas surgen del origen, pero uno puede extenderlas mentalmente desde el origen en dirección contraria a su punta.

3) Las variables que figuran como largos vectores están más correlacionados con los ejes de la ordenación que aquellas representadas por flechas cortas.

4) La coordenada de la cabeza de una saeta ambiental j en el eje k está dada por:

$$(\lambda_k \sqrt{1 - \lambda_k}) \text{cor}(\mathbf{o}_j, \mathbf{Ph}_k^{b'*}),$$

donde: λ_k es el eigenvalor correspondiente al eje k ; $\text{cor}(\mathbf{o}_j, \mathbf{Ph}_k^{b'*})$ es la correlación (de Pearson) entre la columna de \mathbf{O} representativa de la variable j y el vector de calificaciones-sitio (ya como promedios ponderados de las variables ambientales) para el k -ésimo eje.⁵

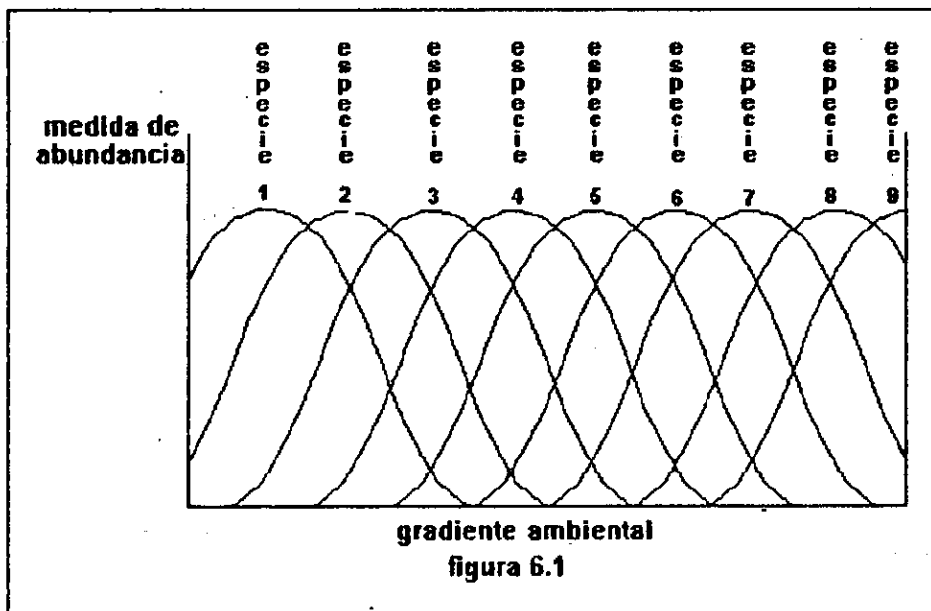
5) La proyección de un punto-taxa sobre una flecha constituye la posición donde esa especie acusa su desarrollo óptimo, en relación a la trayectoria de la variable ambiental en cuestión.

⁵ La derivación matemática de esta ecuación viene en ter Braak (1986).

CAPÍTULO 6

FAMILIA DE ORDENACIONES GAUSSIANAS

En este capítulo vamos a describir tres algoritmos, a saber: el método de Gauch, Chase y Whittaker (1974), la técnica de Ihm y van Groenewoud (1975) y el método de Johnson y Goodall (1979). El aire de familia entre los tres se debe a que todos construyen un eje donde se ordenan los sitios, de modo que si se toma como una abscisa y se grafica las abundancias de las especies en relación a él, la distribución de cada taxón perfila una curva normal, o por lo menos se aproxima a ella. El desarrollo de dichos procedimientos estuvo ligado a una teoría de continuo vegetacional, muy popular durante los setentas, cuyo postulado principal es: las poblaciones vegetales tienden a acusar respuestas gaussianas imbricadas a lo largo de un gradiente ambiental. En la figura 6.1 se ilustra un modelo de tal hipótesis.



Sin duda, los métodos de Gauch *et al.* y de Johnson y Goodall son los más complejos de todos los que hemos visto hasta ahora. A grandes rasgos, se fincan en reposicionamientos sucesivos de los sitios en el diagrama de ordenación. El dispositivo de Ihm y van Groenewoud no es tan complicado: estriba en la descomposición espectral de una matriz cuadrada y, en consecuencia, tiene

cierto parecido con el análisis de correspondencia y el de componentes principales. Pasemos pues a reseñar los tres algoritmos.

6.1. OGGCW: ordenación gaussiana según el método de Gauch, Chase y Whittaker (1974).

La ordenación gaussiana produce un ordenamiento de localidades en un solo eje, de modo que si se grafican los valores a_{1j} , a_{2j} , ... a_{mj} , (a_{ij} representa la abundancia de la especie j en el sitio i) en relación a dicha secuencia, éstos siguen el trazo de una curva normal. El algoritmo supone una ordenación preliminar de sitios y luego un proceso que consiste en reiteraciones dentro de reiteraciones: primero, mediante varios ciclos de aproximaciones sucesivas, se derivan parámetros moda, desviación estandar y valor máximo de cada especie (siempre en ese orden); después se afina la secuencia de localidades, para dar paso a otra calibración de parámetros, y así sucesivamente. Hemos reproducido OGGCW en 25 pasos, un número considerablemente superior a los que utilizamos para los procedimientos de capítulos anteriores, y el cual pone de realce el grado de complejidad que hay en la propuesta de Gauch y colaboradores.

1) Convertir la matriz de datos D a un vector de coordenadas h

$$D = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{bmatrix} \rightarrow h_1 = \begin{bmatrix} h_{i_1} \\ h_{i_2} \\ \dots \\ h_{i_m} \end{bmatrix}$$

tal que:

i) $\{i_1, i_2, \dots, i_m\}$ es una permutación de $\{1, 2, \dots, m\}$ y $h_{i_1} \leq h_{i_2} \leq \dots \leq h_{i_m}$;

ii) h_{i_k} representa la coordenada de la i_k -ésima fila (sitio) de D , en el primer eje preliminar de ordenación.¹

¹ En otros algoritmos, hemos representado la coordenada del sitio i en el eje j de la ordenación como h_{ij} . Para ser consecuentes con nuestra convención, deberíamos escribir $h_{i_k 1}$ en el inciso

1.ii. Pero dado que OGGCW sólo produce soluciones unidimensionales, hemos omitido el segundo subíndice, pues en este caso es superfluo.

NOTA. El vector f_i es un ordenamiento unidimensional y tentativo de parajes.

Gauch, Chase y Whittaker (1974) recomendaron despejar f_i ya sea con el método de Bray-Curtis o el de componentes principales (ver capítulos 2 y 3). Utilizamos la anotación f_{i_k} para subrayar que los elementos de f_i están en orden creciente. Por ejemplo, supóngase que los sitios 1, 5 y 8 tienen posiciones contiguas en la ordenación, tal que la de 1 es anterior a la de 5 y ésta precede la de 8. Si decimos que la coordenada de 1 es f_{i_k} , entonces la de 5 es $f_{i_{(k+1)}}$ y la de 8 es $f_{i_{(k+2)}}$, o bien, $i_k = 1$, $i_{k+1} = 5$ e $i_{k+2} = 8$.

2) Reordenar las columnas de D y particionar la matriz resultante en $[D_1, D_2]$ tal que:

$$i) [D_1, D_2] = \begin{bmatrix} a_{i_1 j_1} & a_{i_1 j_2} & \dots & a_{i_1 j_h} & a_{i_1 j_{h+1}} & a_{i_1 j_{h+2}} & \dots & a_{i_1 j_n} \\ a_{i_2 j_1} & a_{i_2 j_2} & \dots & a_{i_2 j_h} & a_{i_2 j_{h+1}} & a_{i_2 j_{h+2}} & \dots & a_{i_2 j_n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{i_m j_1} & a_{i_m j_2} & \dots & a_{i_m j_h} & a_{i_m j_{h+1}} & a_{i_m j_{h+2}} & \dots & a_{i_m j_n} \end{bmatrix};$$

ii) $\{j_1, j_2, \dots, j_n\}$ es una permutación de $\{1, 2, \dots, n\}$ y $\{i_1, i_2, \dots, i_m\}$ es la misma permutación de $\{1, 2, \dots, m\}$ que se estipuló en 1;

$$iii) D_1 = \begin{bmatrix} a_{i_1 j_1} & a_{i_1 j_2} & \dots & a_{i_1 j_h} \\ a_{i_2 j_1} & a_{i_2 j_2} & \dots & a_{i_2 j_h} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{i_m j_1} & a_{i_m j_2} & \dots & a_{i_m j_h} \end{bmatrix}$$

iv) para toda columna $[a_{i_1 j_f} \ a_{i_2 j_f} \ \dots \ a_{i_m j_f}]^T$ de D_1 ($1 \leq f \leq h$), sucede que:

iv.1) existen al menos tres valores mayores a cero, y

iv.2) si $a_{k j_f} \geq a_{g j_f}$ para una k y toda g en $\{1, 2, \dots, m\}$ entonces $a_{k j_f} > z$ (z es un valor que especifica el usuario), y

iv.3) $w < \frac{1}{m-1} \sum_{e=1}^m (a_{e,jr} - a_{e,jr})^2$, donde w es una magnitud que fija el

usuario y

$a_{e,jr} = \frac{1}{m} \sum_{e=1}^m a_{e,jr}$ = a la media de los elementos de la columna j_r .

$$v) D_2 = \begin{bmatrix} a_{1,jh+1} & a_{1,jh+2} & \dots & a_{1,jh} \\ a_{2,jh+1} & a_{2,jh+2} & \dots & a_{2,jh} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m,jh+1} & a_{m,jh+2} & \dots & a_{m,jh} \end{bmatrix};$$

v.1) para toda columna $[a_{1,jp} \ a_{2,jp} \ \dots \ a_{m,jp}]^T$ de D_2

($h+1 \leq p \leq n$), al menos una de las condiciones de 2.iv no se cumple.

NOTA. Aquí discriminamos especies importantes y taxa secundarios. Los criterios de selección para las primeras son: figurar en por lo menos tres localidades (allí sus abundancias son mayores a cero), la abundancia máxima que reportan es superior a una cota z fijada por el usuario, y la dispersión de sus abundancias es superior a un umbral w , también arbitrario. De hecho, reordenamos la matriz de datos y luego la particionamos en dos subarreglos, D_1 y D_2 . El primero incluye los taxa que cumplen las condiciones recién señaladas; en cambio D_2 alberga las especies de menor importancia. Gauch *et al.* sugirieron dicho paso con el fin de ahorrar tiempo de cómputo: en un primer momento, la ordenación gaussiana se realiza con D_1 , ya en las fases posteriores del algoritmo se pueden incluir las columnas de D_2 .

3) Construir el vector $P_A = [A_{j_1} \ A_{j_2} \ \dots \ A_{j_h}]$, tal que:

i) P_A consta de h elementos;

ii) $A_{j_r} =$ al valor máximo de la j_r -ésima columna de D_1 ,

$$[a_{1,jr} \ a_{2,jr} \ \dots \ a_{m,jr}]^T.$$

4) Construir el vector $\varepsilon = [\varepsilon_{j_1} \ \varepsilon_{j_2} \ \dots \ \varepsilon_{j_h}]$, tal que:

i) ε consta de h elementos;

ii) $\varepsilon_{j_r} = h_{i_k}$ si y sólo si $A_{j_r} = a_{i_k j_r}$ y:

$$A_{j_r} \in P_A;$$

$$a_{i_k j_r} \in D_1;$$

$$h_{i_k} \in h.$$

5) Construir el vector $P_D = [\sigma_{j_1} \ \sigma_{j_2} \ \dots \ \sigma_{j_h}]$, tal que:

i) P_D consta de h elementos;

$$ii) \sigma_{j_r} = \frac{\sum_{k=1}^m \frac{1}{2} t \sqrt{\frac{-(h_{i_k} - \varepsilon_{j_r})^2}{\ln \left(\frac{a_{i_k j_r}}{A_{j_r}} \right)}}}{\sum_{k=1}^m \frac{1}{2} \sqrt{\frac{-(h_{i_k} - \varepsilon_{j_r})^2}{\ln \left(\frac{a_{i_k j_r}}{A_{j_r}} \right)}}}$$

donde:

$$t = 0 \text{ si } a_{i_k j_r} \geq 0.95 A_{j_r};$$

$$t = 1 \text{ si } 0.5 A_{j_r} \leq a_{i_k j_r} < 0.95 A_{j_r};$$

$$t = 2 \left(\frac{a_{i_k j_r}}{A_{j_r}} \right) \text{ si } 0 \leq a_{i_k j_r} < 0.5 A_{j_r}.$$

NOTA. Para una determinada especie, se cuenta con diversos valores de abundancia, y es menester acomodarlos a la ecuación:

$$a_{i_k j_r} = A_{j_r} \exp \left[- \frac{(h_{i_k} - \varepsilon_{j_r})^2}{2\sigma_{j_r}^2} \right]$$

donde:

a_{ikj} es la abundancia de la especie j en la localidad i_k (convenimos utilizar los subíndices de permutación);

A_{j_r} es la abundancia máxima de la especie en cuestión;

ε_{j_r} es la moda correspondiente o bien la posición de la especie j en el primer eje preliminar;

h_{i_k} es la posición de un sitio i_k en nuestra línea de coordenadas;

σ_{j_r} es la desviación estandar de todas las abundancias de ese taxón j .

Nótese que esta fórmula implica un diagrama donde la abscisa contiene al los puntos del ordenamiento del inciso 1, y la ordenada se refiere a las abundancias de las especies. Claro está, los tres parámetros A_{j_r} , ε_{j_r} y σ_{j_r} no se conocen, en los rubros 3 a 5 se da una primera aproximación. A_{j_r} es la abundancia máxima del taxón j en la matriz de datos y ε_{j_r} se refiere al sitio donde se da ese máximo, pero dicho sitio ya está representado como un punto en el eje esbozado en el paso 1. Por eso, en 4 estipulamos que $\varepsilon_{j_r} = h_{i_k}$ si y sólo si $A_{j_r} = a_{i_k j_r}$. Es decir, la moda de la especie j - que es equivalente a su coordenada ε_{j_r} en la abscisa de nuestro diagrama - corresponde a la posición h_{i_k} de algún sitio i_k en esa misma línea, allí j alcanza la mayor abundancia observada. La obtención de σ_{j_r} consiste en operar:

$$\frac{1}{2} \sqrt{\frac{-(h_{i_k} - \varepsilon_{j_r})^2}{\ln\left(\frac{a_{i_k j_r}}{A_{j_r}}\right)}}$$

con distintos valores de i_k . Si estuviéramos trabajando con coordenadas de una curva normal, todas las substituciones de i_k darían el mismo resultado de σ_{j_r} ; pero estamos ensayando con datos observados y, en consecuencia, al ingresar diversas parejas $(h_{i_k}, a_{i_k j_r})$ en la ecuación, los estimados de σ_{j_r} serán distintos.

Los podemos promediar para dar un valor único, pero Gauch y Chase (1974) sugirieron hacer una ponderación, asignándole un cierto "peso", t , a cada desviación estandar resultante: si el valor de entrada $a_{i_k j_r}$ se ubica entre 100 y 95% de la abundancia máxima -la primera aproximación de A_{j_r} - entonces t es 0; si $a_{i_k j_r}$ está entre 95 y 50% de A_{j_r} , la ponderación es de 1; y si la abundancia de entrada acusa un valor entre 50 y 0% de la máxima, el peso varía linealmente entre 1 y 0. La fórmula del apartado 5.ii se debe a tal razonamiento.

El procedimiento que sigue (pasos 6 a 20) consiste en diversas calibraciones de los parámetros (moda, desviación estandar y máximo) hasta llegar a una solución donde la suma de desviaciones cuadradas entre a_{ikfr} observada y a_{ikfr} estimada es mínima. Esto se hace para todas las especies discriminadas en el paso 2 (las que integran la matriz D_1).

6) *Construir los vectores:*

$$\begin{aligned} \epsilon_{1+2\Delta} &= [\epsilon_{j_1} + 2\Delta\epsilon_{j_1} \quad \epsilon_{j_2} + 2\Delta\epsilon_{j_2} \quad \dots \quad \epsilon_{j_h} + 2\Delta\epsilon_{j_h}] \text{ y} \\ \epsilon_{1-2\Delta} &= [\epsilon_{j_1} - 2\Delta\epsilon_{j_1} \quad \epsilon_{j_2} - 2\Delta\epsilon_{j_2} \quad \dots \quad \epsilon_{j_h} - 2\Delta\epsilon_{j_h}] \end{aligned}$$

tal que:

i) si $h_{i_1} \leq \epsilon_{j_r} \leq (h_{i_1} + 0.05h_{i_1})$ o bien si $(h_{i_m} - 0.05h_{i_m}) \leq \epsilon_{j_r} \leq h_{i_m}$ entonces:

$$\Delta\epsilon_{j_r} = \frac{\sigma_{j_r}}{12};$$

ii) si $(h_{i_1} + 0.05h_{i_1}) < \epsilon_{j_r} < (h_{i_m} - 0.05h_{i_m})$ entonces $\Delta\epsilon_{j_r} = \frac{\sigma_{j_r}}{4}$.

NOTA. El procedimiento de Gauch *et al.* comienza calibrando las modas. Para ello, se examinan tres series: 1) las modas generadas en el paso 4; 2) éstas más un pequeño incremento; 3) las del rubro 4 más un pequeño decremento. El inciso 6 pone de relieve cuál es esa cantidad añadida o sustraída, $2\Delta\epsilon_{j_r}$, tal que $\Delta\epsilon_{j_r} = \frac{\sigma_{j_r}}{12}$ si la moda en cuestión cae muy cerca de algún extremo del ordenamiento preeliminar de sitios, pero si acaso corresponde a una posición más céntrica, entonces $\Delta\epsilon_{j_r} = \frac{\sigma_{j_r}}{4}$. Tal diferencia descansa en la siguiente lógica: suponemos que las especies acusan distribuciones gaussianas a lo largo de un gradiente ambiental y el ordenamiento de sitios perfila dicha gradación, pero es muy probable que la moda de un taxón determinado esté fuera de la porción del gradiente que hemos muestreado; por tanto nuestras aproximaciones en los extremos deben ser más cuatelosas. En el paso 6 obtenemos dos vectores de modas cuyos elementos respectivos son:

$\epsilon_{j_r} + 2\Delta\epsilon_{j_r}$, para $1 \leq f \leq h$ (recuérdese que estamos trabajando con las h especies importantes), y $\epsilon_{j_r} - 2\Delta\epsilon_{j_r}$ ($1 \leq f \leq h$).

7) Confeccionar los vectores:

$$P_A^* = [A_{j_1}^* \ A_{j_2}^* \ \dots \ A_{j_h}^*],$$

$$P_A^{**} = [A_{j_1}^{**} \ A_{j_2}^{**} \ \dots \ A_{j_h}^{**}],$$

$$P_A^{***} = [A_{j_1}^{***} \ A_{j_2}^{***} \ \dots \ A_{j_h}^{***}]$$

tal que:

i) para toda $A_{j_r}^* \in P_A^*$:

$$A_{j_r}^* = \frac{\sum_{k=1}^m t(a_{k|j_r}) \exp \left[\frac{(f_{j_k} - \varepsilon_{j_r})^2}{2\sigma_{j_r}^2} \right]}{\sum_{k=1}^m (a_{k|j_r}) \exp \left[\frac{(f_{j_k} - \varepsilon_{j_r})^2}{2\sigma_{j_r}^2} \right]},$$

ii) para toda $A_{j_r}^{**} \in P_A^{**}$:

$$A_{j_r}^{**} = \frac{\sum_{k=1}^m t(a_{k|j_r}) \exp \left[\frac{(f_{j_k} - [\varepsilon_{j_r} + 2\Delta\varepsilon_{j_r}])^2}{2\sigma_{j_r}^2} \right]}{\sum_{k=1}^m (a_{k|j_r}) \exp \left[\frac{(f_{j_k} - [\varepsilon_{j_r} + 2\Delta\varepsilon_{j_r}])^2}{2\sigma_{j_r}^2} \right]},$$

iii) para toda $A_{j_r}^{***} \in P_A^{***}$:

$$A_{j_r}^{***} = \frac{\sum_{k=1}^m t(a_{k|j_r}) \exp \left[\frac{(f_{j_k} - [\varepsilon_{j_r} - 2\Delta\varepsilon_{j_r}])^2}{2\sigma_{j_r}^2} \right]}{\sum_{k=1}^m (a_{k|j_r}) \exp \left[\frac{(f_{j_k} - [\varepsilon_{j_r} - 2\Delta\varepsilon_{j_r}])^2}{2\sigma_{j_r}^2} \right]},$$

iv) el parámetro t que aparece en las ecuaciones 7.i, 7.ii y 7.iii pondera los valores del numerador y se comporta como en el paso 5.ii (ver arriba).

NOTA. Puesto que la ecuación normal es:

$$a_{i_k|f} = A_{j_f} \exp \left[-\frac{(\hat{h}_{i_k} - \varepsilon_{j_f})^2}{2\sigma_{j_f}^2} \right],$$

el valor de abundancia máxima es:

$$A_{j_f} = a_{i_k|f} \exp \left[\frac{(\hat{h}_{i_k} - \varepsilon_{j_f})^2}{2\sigma_{j_f}^2} \right].$$

Podemos derivar un nuevo máximo si jugamos con distintas parejas $(\hat{h}_{i_k}, a_{i_k|f})$, donde k varía desde 1 hasta m . De nueva cuenta, no vamos a obtener una sola cantidad para A_{j_f} sino varias, y es menester promediarlas. Igual que en el caso de la desviación estandar, Gauch *et al.* recomendaron un promedio ponderado, asignándole a cada A_{j_f} resultante un peso t , cuyos condicionamientos son iguales a los aparecidos en el rubro 5. Sin alterar las desviaciones estándares que obtuvimos en 5, hacemos esta operación con las modas ε_{j_f} , $\varepsilon_{j_f} + 2\Delta\varepsilon_{j_f}$ y $\varepsilon_{j_f} - 2\Delta\varepsilon_{j_f}$, para obtener $A_{j_f}^*$, $A_{j_f}^{**}$ y $A_{j_f}^{***}$, respectivamente. Puesto que f varía entre 1 y h , obtenemos tres tuplos de valores máximos, que hemos denominado P_A^* , P_A^{**} y P_A^{***} .

8) Construir los vectores:

$$\mathbf{q}^* = [q_{j_1}^* \quad q_{j_2}^* \quad \dots \quad q_{j_h}^*],$$

$$\mathbf{q}^{**} = [q_{j_1}^{**} \quad q_{j_2}^{**} \quad \dots \quad q_{j_h}^{**}],$$

$$\mathbf{q}^{***} = [q_{j_1}^{***} \quad q_{j_2}^{***} \quad \dots \quad q_{j_h}^{***}]$$

tal que:

i) para toda $q_{j_f}^* \in \mathbf{q}^*$:

$$q_{jr}^* = \sum_{k=1}^m \left(a_{ikjr} - \left[A_{jr}^* \exp - \left(\frac{(\hat{h}_{ik} - \varepsilon_{jr})^2}{2\sigma_{jr}^2} \right) \right] \right)^2;$$

ii) para toda $q_{jr}^{**} \in \mathbf{q}^{**}$:

$$q_{jr}^{**} = \sum_{k=1}^m \left(a_{ikjr} - \left[A_{jr}^{**} \exp - \left(\frac{(\hat{h}_{ik} - (\varepsilon_{jr} + 2\Delta\varepsilon_{jr}))^2}{2\sigma_{jr}^2} \right) \right] \right)^2;$$

iii) para toda $q_{jr}^{***} \in \mathbf{q}^{***}$:

$$q_{jr}^{***} = \sum_{k=1}^m \left(a_{ikjr} - \left[A_{jr}^{***} \exp - \left(\frac{(\hat{h}_{ik} - (\varepsilon_{jr} - 2\Delta\varepsilon_{jr}))^2}{2\sigma_{jr}^2} \right) \right] \right)^2.$$

NOTA. Se despejan las sumas de desviaciones cuadradas -que hemos denotado con la letra q - entre los a_{ikjr} observados y los estimados. Por ejemplo, en el apartado 8.i, q_{jr}^* corresponde a la suma de desviaciones cuadradas, en lo tocante a la especie jr , cuando los parámetros que se ingresan a la ecuación normal son ε_{jr} , A_{jr}^* y σ_{jr} , y el valor estimado de a_{ikjr} es:

$$A_{jr}^* \exp - \left(\frac{(\hat{h}_{ik} - \varepsilon_{jr})^2}{2\sigma_{jr}^2} \right).$$

Los incisos 8.ii y 8.iii versan sobre lo mismo, pero los parámetros que se ingresan ahí son, respectivamente, $(\varepsilon_{jr} + 2\Delta\varepsilon_{jr}, A_{jr}^{**}, \sigma_{jr})$ y $(\varepsilon_{jr} - 2\Delta\varepsilon_{jr}, A_{jr}^{***}, \sigma_{jr})$. Nótese que la desviación estándar permanece constante.

9) Para toda $f \in \{1, 2, \dots, h\}$ ajustar los puntos

$$(\varepsilon_{jr}, q_{jr}^*), ([\varepsilon_{jr} + 2\Delta\varepsilon_{jr}], q_{jr}^{**}), ([\varepsilon_{jr} - 2\Delta\varepsilon_{jr}], q_{jr}^{***})$$

a una parábola, $g_{jr}(x) = b_0^{(jr)} + b_1^{(jr)}x + b_2^{(jr)}x^2$, tal que:

i) $b_0^{(j_f)}, b_1^{(j_f)}, b_2^{(j_f)}$ son constantes (el supra-índice j_f no es un exponente, sólo indica que los valores b se derivan exclusivamente de los puntos en cuestión);

$$ii) \begin{bmatrix} b_0^{(j_f)} \\ b_1^{(j_f)} \\ b_2^{(j_f)} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 3 & \sum_{i=1}^3 u_i & \sum_{i=1}^3 u_i^2 \\ \sum_{i=1}^3 u_i & \sum_{i=1}^3 u_i^2 & \sum_{i=1}^3 u_i^3 \\ \sum_{i=1}^3 u_i^2 & \sum_{i=1}^3 u_i^3 & \sum_{i=1}^3 u_i^4 \end{bmatrix}^{-1} \times \begin{bmatrix} \sum_{i=1}^3 w_i \\ \sum_{i=1}^3 w_i u_i \\ \sum_{i=1}^3 w_i u_i^2 \end{bmatrix}.$$

donde:

$$u_1 = \varepsilon_{j_f} - 2\Delta\varepsilon_{j_f};$$

$$u_2 = \varepsilon_{j_f};$$

$$u_3 = \varepsilon_{j_f} + 2\Delta\varepsilon_{j_f};$$

$$w_1 = q_{j_f}^{****};$$

$$w_2 = q_{j_f}^{**};$$

$$w_3 = q_{j_f}^{**}.$$

NOTA. Tomamos los pares $(\varepsilon_{j_f}, q_{j_f}^{**}), ([\varepsilon_{j_f} + 2\Delta\varepsilon_{j_f}], q_{j_f}^{****}), ([\varepsilon_{j_f} - 2\Delta\varepsilon_{j_f}], q_{j_f}^{****})$ como si fueran puntos de un plano cartesiano (las ε son valores de la abscisa, las q de la ordenada) y los ajustamos a una parábola. La idea detrás de los incisos 9 y 10 es encontrar el mínimo de dicha parábola, el cual corresponde a la moda que produce la mínima suma de desviaciones cuadradas. Pero regresemos a los contenidos de 9: la notación usada en la fórmula de 9.i es un tanto barroca y merece una explicación detallada:

$g_{j_f}(x)$ es la parábola en cuestión -es el valor que toma en el punto x - y el subíndice pone de relieve que se refiere exclusivamente al caso de la especie j_f ;

$b_0^{(j_f)}, b_1^{(j_f)}, b_2^{(j_f)}$ son los coeficientes de la función y el supra-índice de nueva cuenta hace hincapié en el taxón j_f . Dichos coeficientes se calculan con la multiplicación matricial que aparece en 9.ii.

10) Construir el vector ${}^1\mathbf{e} = [{}^1\varepsilon_{j_1}, {}^1\varepsilon_{j_2}, \dots, {}^1\varepsilon_{j_h}]$, tal que para toda $f \in \{1, \dots, h\}$:

$$i) {}^1\varepsilon_{j_r} = -\frac{b_1^{(j_r)}}{2b_2^{(j_r)}} \text{ si: } \varepsilon_{j_r} - \Delta\varepsilon_{j_r} \leq -\frac{b_1^{(j_r)}}{2b_2^{(j_r)}} \leq \varepsilon_{j_r} + \Delta\varepsilon_{j_r};$$

$$ii) {}^1\varepsilon_{j_r} = \varepsilon_{j_r} + \Delta\varepsilon_{j_r} \text{ si: } -\frac{b_1^{(j_r)}}{2b_2^{(j_r)}} > \varepsilon_{j_r} + \Delta\varepsilon_{j_r};$$

$$iii) {}^1\varepsilon_{j_r} = \varepsilon_{j_r} - \Delta\varepsilon_{j_r} \text{ si: } -\frac{b_1^{(j_r)}}{2b_2^{(j_r)}} < \varepsilon_{j_r} - \Delta\varepsilon_{j_r}.$$

NOTA. Aquí construimos un nuevo vector de modas (que hemos denominado ${}^1\mathbf{e}$) de las h especies importantes. Respecto al taxón j_r , la moda que ahora le asignamos es ${}^1\varepsilon_{j_r}$, donde el supra-índice nos revela una primera calibración. Para llegar a ${}^1\varepsilon_{j_r}$ necesitamos calcular la primera derivada de la parábola obtenida en 9:

$$\frac{d(g_{j_r}(x))}{dx} = b_1^{(j_r)} + 2b_2^{(j_r)}x.$$

Tal expresión es igual a cero si sustituimos x por $-\frac{b_1^{(j_r)}}{2b_2^{(j_r)}}$; dicho de otra manera,

la suma de desviaciones cuadradas es mínima cuando la moda es igual a este cociente. Sin embargo, luego de mucha experimentación numérica, Gauch *et al.* se dieron cuenta que si estipulaban ${}^1\varepsilon_{j_r} = -\frac{b_1^{(j_r)}}{2b_2^{(j_r)}}$, las subsecuentes calibraciones

del parámetro moda oscilaban sin converger en una solución estable. En consecuencia, propusieron una serie de movimientos cautelosos para determinar el valor de ${}^1\varepsilon_{j_r}$, los cuales figuran en los incisos 10.i, 10.ii y 10.iii.

11) Construir los vectores:

$$\mathbf{P}_{D+2\Delta} = [\sigma_{j_1} + 2\Delta\sigma_{j_1} \quad \sigma_{j_2} + 2\Delta\sigma_{j_2} \quad \dots \quad \sigma_{j_h} + 2\Delta\sigma_{j_h}] \text{ y}$$

$$\mathbf{P}_{D-2\Delta} = [\sigma_{j_1} - 2\Delta\sigma_{j_1} \quad \sigma_{j_2} - 2\Delta\sigma_{j_2} \quad \dots \quad \sigma_{j_h} - 2\Delta\sigma_{j_h}]$$

tal que para toda $f \in \{1, \dots, h\}$:

$$i) \Delta\sigma_{j_f} = \frac{\sigma_{j_f}}{4}.$$

12) Confeccionar los vectores:

$$\mathbf{P}_A^\circ = [A_{j_1}^\circ \quad A_{j_2}^\circ \quad \dots \quad A_{j_h}^\circ],$$

$$\mathbf{P}_A^{\circ\circ} = [A_{j_1}^{\circ\circ} \quad A_{j_2}^{\circ\circ} \quad \dots \quad A_{j_h}^{\circ\circ}],$$

$$\mathbf{P}_A^{\circ\circ\circ} = [A_{j_1}^{\circ\circ\circ} \quad A_{j_2}^{\circ\circ\circ} \quad \dots \quad A_{j_h}^{\circ\circ\circ}]$$

tal que:

i) para toda $A_{j_f}^\circ \in \mathbf{P}_A^\circ$:

$$A_{j_f}^\circ = \frac{\sum_{k=1}^m t(a_{k,j_f}) \exp \left[\frac{(\hat{n}_{i_k} - 1 \varepsilon_{j_f})^2}{2\sigma_{j_f}^2} \right]}{\sum_{k=1}^m (a_{k,j_f}) \exp \left[\frac{(\hat{n}_{i_k} - 1 \varepsilon_{j_f})^2}{2\sigma_{j_f}^2} \right]},$$

ii) para toda $A_{j_f}^{\circ\circ} \in \mathbf{P}_A^{\circ\circ}$:

$$A_{j_f}^{\circ\circ} = \frac{\sum_{k=1}^m t(a_{k,j_f}) \exp \left[\frac{(\hat{n}_{i_k} + 1 \varepsilon_{j_f})^2}{2(\sigma_{j_f} + 2\Delta\sigma_{j_f})^2} \right]}{\sum_{k=1}^m (a_{k,j_f}) \exp \left[\frac{(\hat{n}_{i_k} + 1 \varepsilon_{j_f})^2}{2(\sigma_{j_f} + 2\Delta\sigma_{j_f})^2} \right]},$$

iii) para toda $A_{j_f}^{\circ\circ\circ} \in \mathbf{P}_A^{\circ\circ\circ}$:

$$A_{j_r}^{\dots} = \frac{\sum_{k=1}^m t(a_{k,j_r}) \exp \left[\frac{(\hbar_{i_k} + 1 \epsilon_{j_r})^2}{2(\sigma_{j_r} - 2\Delta\sigma_{j_r})^2} \right]}{\sum_{k=1}^m (a_{k,j_r}) \exp \left[\frac{(\hbar_{i_k} + 1 \epsilon_{j_r})^2}{2(\sigma_{j_r} - 2\Delta\sigma_{j_r})^2} \right]}$$

iv) el parámetro t que aparece en las ecuaciones 12.i, 12.ii y 12.iii pondera los valores del numerador y se comporta como en el paso 5.ii (ver arriba).

13) Construir los vectores:

$$\mathbf{q}^{\circ} = [q_{j_1}^{\circ} \quad q_{j_2}^{\circ} \quad \dots \quad q_{j_h}^{\circ}],$$

$$\mathbf{q}^{\circ\circ} = [q_{j_1}^{\circ\circ} \quad q_{j_2}^{\circ\circ} \quad \dots \quad q_{j_h}^{\circ\circ}],$$

$$\mathbf{q}^{\circ\circ\circ} = [q_{j_1}^{\circ\circ\circ} \quad q_{j_2}^{\circ\circ\circ} \quad \dots \quad q_{j_h}^{\circ\circ\circ}]$$

tal que:

i) para toda $q_{j_r}^{\circ} \in \mathbf{q}^{\circ}$:

$$q_{j_r}^{\circ} = \sum_{k=1}^m \left(a_{k,j_r} - \left[A_{j_r}^{\circ} \exp - \left(\frac{(\hbar_{i_k} - 1 \epsilon_{j_r})^2}{2\sigma_{j_r}^2} \right) \right] \right)^2;$$

ii) para toda $q_{j_r}^{\circ\circ} \in \mathbf{q}^{\circ\circ}$:

$$q_{j_r}^{\circ\circ} = \sum_{k=1}^m \left(a_{k,j_r} - \left[A_{j_r}^{\circ\circ} \exp - \left(\frac{(\hbar_{i_k} - 1 \epsilon_{j_r})^2}{2(\sigma_{j_r} + 2\Delta\sigma_{j_r})^2} \right) \right] \right)^2;$$

iii) para toda $q_{j_r}^{\circ\circ\circ} \in \mathbf{q}^{\circ\circ\circ}$:

$$q_{j_r}^{\circ\circ\circ} = \sum_{k=1}^m \left(a_{k,j_r} - \left[A_{j_r}^{\circ\circ\circ} \exp - \left(\frac{(\hbar_{i_k} - 1 \epsilon_{j_r})^2}{2(\sigma_{j_r} - 2\Delta\sigma_{j_r})^2} \right) \right] \right)^2.$$

14) Para toda $f \in \{1, 2, \dots, h\}$ ajustar los puntos

$$(\sigma_{j_r}, q_{j_r}^*), ([\sigma_{j_r} + 2\Delta\sigma_{j_r}], q_{j_r}^{**}), ([\sigma_{j_r} - 2\Delta\sigma_{j_r}], q_{j_r}^{***})$$

a una parábola, $\varphi_{j_r}(x) = c_0^{(j_r)} + c_1^{(j_r)}x + c_2^{(j_r)}x^2$, tal que:

i) $c_0^{(j_r)}, c_1^{(j_r)}, c_2^{(j_r)}$ son constantes (el supra-índice j_r no es un exponente, sólo indica que los valores c se derivan exclusivamente de los puntos en cuestión);

$$\text{ii) } \begin{bmatrix} c_0^{(j_r)} \\ c_1^{(j_r)} \\ c_2^{(j_r)} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 3 & \sum_{i=1}^3 u_i & \sum_{i=1}^3 (u_i)^2 \\ \sum_{i=1}^3 u_i & \sum_{i=1}^3 (u_i)^2 & \sum_{i=1}^3 (u_i)^3 \\ \sum_{i=1}^3 (u_i)^2 & \sum_{i=1}^3 (u_i)^3 & \sum_{i=1}^3 (u_i)^4 \end{bmatrix}^{-1} \times \begin{bmatrix} \sum_{i=1}^3 w_i \\ \sum_{i=1}^3 w_i u_i \\ \sum_{i=1}^3 w_i (u_i)^2 \end{bmatrix}.$$

donde:

$$u_1 = \sigma_{j_r} - 2\Delta\sigma_{j_r};$$

$$u_2 = \sigma_{j_r};$$

$$u_3 = \sigma_{j_r} + 2\Delta\sigma_{j_r};$$

$$w_1 = q_{j_r}^{***};$$

$$w_2 = q_{j_r}^*;$$

$$w_3 = q_{j_r}^{**}.$$

15) Construir el vector ${}^1P_D = [{}^1\sigma_{j_1} \quad {}^1\sigma_{j_2} \quad \dots \quad {}^1\sigma_{j_h}]$, tal que para toda $f \in \{1, \dots, h\}$:

$$\text{i) } {}^1\sigma_{j_r} = -\frac{c_1^{(j_r)}}{2c_2^{(j_r)}} \text{ si: } \sigma_{j_r} - \Delta\sigma_{j_r} \leq -\frac{c_1^{(j_r)}}{2c_2^{(j_r)}} \leq \sigma_{j_r} + \Delta\sigma_{j_r};$$

$$\text{ii) } {}^1\sigma_{j_r} = \sigma_{j_r} + \Delta\sigma_{j_r} \text{ si: } -\frac{c_1^{(j_r)}}{2c_2^{(j_r)}} > \sigma_{j_r} + \Delta\sigma_{j_r};$$

$$\text{iii) } {}^1\sigma_{j_f} = \sigma_{j_f} - \Delta\sigma_{j_f} \text{ si: } -\frac{c_1^{(j_f)}}{2c_2^{(j_f)}} < \sigma_{j_f} - \Delta\sigma_{j_f}.$$

NOTA. Así como calibramos las modas, en los pasos 11 a 15 reajustamos las desviaciones estándar. En esencia, el procedimiento es el mismo; para cualquier taxón j_f proponemos tres dispersiones:

$$\sigma_{j_f}, \sigma_{j_f} + 2\Delta\sigma_{j_f} \text{ y } \sigma_{j_f} - 2\Delta\sigma_{j_f}.$$

Aquí, el valor de $\Delta\sigma_{j_f}$ siempre es $\Delta\sigma_{j_f} \div 4$. Con ellas calculamos nuevos valores máximos $A_{j_f}^{\circ}$, $A_{j_f}^{**}$ y $A_{j_f}^{***}$, mediante promedios ponderados, y luego obtenemos las sumas de desviaciones cuadradas $q_{j_f}^{\circ}$, $q_{j_f}^{**}$ y $q_{j_f}^{***}$. A lo largo del proceso, dejamos constante la moda en ${}^1\varepsilon_{j_f}$. Después construimos una parábola que aparece en 14 con los puntos

$$(\sigma_{j_f}, q_{j_f}^{\circ}), (\sigma_{j_f} + 2\Delta\sigma_{j_f}, q_{j_f}^{**}), (\sigma_{j_f} - 2\Delta\sigma_{j_f}, q_{j_f}^{***})$$

y despejamos $-\frac{c_1^{(j_f)}}{2c_2^{(j_f)}}$. Arribamos a un nuevo valor de la desviación estándar,

${}^1\sigma_{j_f}$, siguiendo los lineamientos del apartado 15.

16) Construir los vectores:

$$P_{A+2\Delta} = [A_{j_1} + 2\Delta A_{j_1} \quad A_{j_2} + 2\Delta A_{j_2} \quad \dots \quad A_{j_h} + 2\Delta A_{j_h}] \text{ y}$$

$$P_{A-2\Delta} = [A_{j_1} - 2\Delta A_{j_1} \quad A_{j_2} - 2\Delta A_{j_2} \quad \dots \quad A_{j_h} - 2\Delta A_{j_h}]$$

tal que para toda $f \in \{1, \dots, h\}$:

$$\text{i) } \Delta A_{j_f} = \frac{\sigma_{j_f}}{4}.$$

17) Construir los vectores:

$$q^{\circ} = [q_{j_1}^{\circ} \quad q_{j_2}^{\circ} \quad \dots \quad q_{j_h}^{\circ}],$$

$$\mathbf{q}^{\circ\circ} = \left[\mathbf{q}_{j_1}^{\circ\circ} \quad \mathbf{q}_{j_2}^{\circ\circ} \quad \dots \quad \mathbf{q}_h^{\circ\circ} \right],$$

$$\mathbf{q}^{\circ\circ\circ} = \left[\mathbf{q}_{j_1}^{\circ\circ\circ} \quad \mathbf{q}_{j_2}^{\circ\circ\circ} \quad \dots \quad \mathbf{q}_h^{\circ\circ\circ} \right]$$

tal que:

i) para toda $\mathbf{q}_{j_r}^{\circ} \in \mathbf{q}^{\circ}$:

$$\mathbf{q}_{j_r}^{\circ} = \sum_{k=1}^m \left(a_{k|j_r} - \left[A_{j_r} \exp - \left(\frac{(\hat{h}_{i_k} - 1 \varepsilon_{j_r})^2}{2(\sigma_{j_r}^2)} \right) \right] \right)^2;$$

ii) para toda $\mathbf{q}_{j_r}^{\circ\circ} \in \mathbf{q}^{\circ\circ}$:

$$\mathbf{q}_{j_r}^{\circ\circ} = \sum_{k=1}^m \left(a_{k|j_r} - \left[(A_{j_r} + 2\Delta A_{j_r}) \exp - \left(\frac{(\hat{h}_{i_k} - 1 \varepsilon_{j_r})^2}{2(\sigma_{j_r}^2)} \right) \right] \right)^2;$$

iii) para toda $\mathbf{q}_{j_r}^{\circ\circ\circ} \in \mathbf{q}^{\circ\circ\circ}$:

$$\mathbf{q}_{j_r}^{\circ\circ\circ} = \sum_{k=1}^m \left(a_{k|j_r} - \left[(A_{j_r} - 2\Delta A_{j_r}) \exp - \left(\frac{(\hat{h}_{i_k} - 1 \varepsilon_{j_r})^2}{2(\sigma_{j_r}^2)} \right) \right] \right)^2.$$

18) Para toda $f \in \{1, 2, \dots, h\}$ ajustar los puntos

$$\left(A_{j_r}, \mathbf{q}_{j_r}^{\circ} \right), \left([A_{j_r} + 2\Delta A_{j_r}], \mathbf{q}_{j_r}^{\circ\circ} \right), \left([A_{j_r} - 2\Delta A_{j_r}], \mathbf{q}_{j_r}^{\circ\circ\circ} \right)$$

a una parábola, $L_{j_r}(x) = p_0^{(j_r)} + p_1^{(j_r)}x + p_2^{(j_r)}x^2$, tal que:

i) $p_0^{(j_r)}, p_1^{(j_r)}, p_2^{(j_r)}$ son constantes (el supra-índice j_r tiene el mismo significado que en los pasos 9 y 14);

$$\text{ii) } \begin{bmatrix} p_0^{(j_f)} \\ p_1^{(j_f)} \\ p_2^{(j_f)} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 3 & \sum_{i=1}^3 u''_i & \sum_{i=1}^3 (u''_i)^2 \\ \sum_{i=1}^3 u''_i & \sum_{i=1}^3 (u''_i)^2 & \sum_{i=1}^3 (u''_i)^3 \\ \sum_{i=1}^3 (u''_i)^2 & \sum_{i=1}^3 (u''_i)^3 & \sum_{i=1}^3 (u''_i)^4 \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} \sum_{i=1}^3 w''_i \\ \sum_{i=1}^3 w''_i u''_i \\ \sum_{i=1}^3 w''_i (u''_i)^2 \end{bmatrix}$$

donde:

$$u''_1 = A_{j_f} - 2\Delta A_{j_f};$$

$$u''_2 = A_{j_f};$$

$$u''_3 = A_{j_f} + 2\Delta A_{j_f};$$

$$w''_1 = q_{j_f}^{\infty\infty};$$

$$w''_2 = q_{j_f}^{\circ};$$

$$w''_3 = q_{j_f}^{\circ\circ}.$$

19) Construir el vector ${}^1P_A = [{}^1A_{j_1} \quad {}^1A_{j_2} \quad \dots \quad {}^1A_{j_h}]$, tal que para toda $f \in \{1, \dots, h\}$:

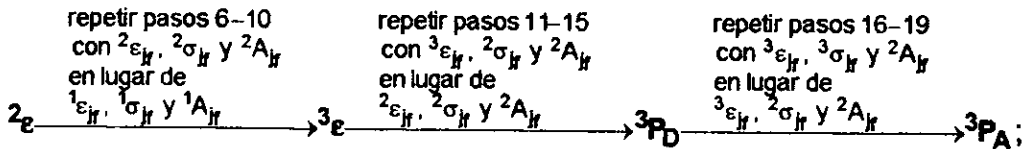
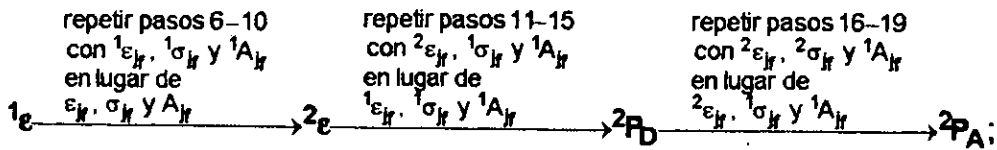
$$\text{i) } {}^1A_{j_f} = -\frac{p_1^{(j_f)}}{2p_2^{(j_f)}} \text{ si } A_{j_f} - \Delta A_{j_f} \leq -\frac{p_1^{(j_f)}}{2p_2^{(j_f)}} \leq A_{j_f} + \Delta A_{j_f};$$

$$\text{ii) } {}^1A_{j_f} = A_{j_f} + \Delta A_{j_f} \text{ si } -\frac{p_1^{(j_f)}}{2p_2^{(j_f)}} > A_{j_f} + \Delta A_{j_f};$$

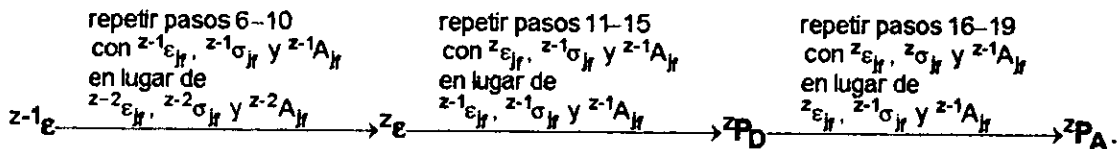
$$\text{iii) } {}^1A_{j_f} = A_{j_f} - \Delta A_{j_f} \text{ si } -\frac{p_1^{(j_f)}}{2p_2^{(j_f)}} < A_{j_f} - \Delta A_{j_f}.$$

NOTA. Los apartados 16 a 19 están destinados a despejar nuevos valores máximos. Para toda especie j_f estipulamos: A_{j_f} , $A_{j_f} + 2\Delta A_{j_f}$ y $A_{j_f} - 2\Delta A_{j_f}$. Luego desarrollamos las ecuaciones que aparecen en 17. Nótese que estamos fijando la moda y desviación estandar en ${}^1\epsilon_{j_f}$ y ${}^1\sigma_{j_f}$. Con A_{j_f} , $A_{j_f} + 2\Delta A_{j_f}$ y $A_{j_f} - 2\Delta A_{j_f}$ y sus respectivas sumas de desviaciones, confeccionamos una parábola, la cual nos servirá para determinar ${}^1A_{j_f}$.

20) Ejecutar las siguientes operaciones:



...



Hasta que z sea igual a 25 o bien cuando:

$$z\varepsilon_{j_f} - 0.05(z\varepsilon_{j_f}) \leq {}^{z+1}\varepsilon_{j_f} \leq z\varepsilon_{j_f} + 0.05(z\varepsilon_{j_f}) \text{ y}$$

$$z\sigma_{j_f} - 0.05(z\sigma_{j_f}) \leq {}^{z+1}\sigma_{j_f} \leq z\sigma_{j_f} + 0.05(z\sigma_{j_f}) \text{ y}$$

$$zA_{j_f} - 0.05(zA_{j_f}) \leq {}^{z+1}A_{j_f} \leq zA_{j_f} + 0.05(zA_{j_f}),$$

para toda $f \in \{1, 2, \dots, h\}$.

NOTA. Reiteramos los pasos 6 a 19 z veces hasta llegar a valores estables de moda, desviación estandar y máximo, es decir, valores que permanecen prácticamente iguales si volvemos a repetir la secuencia 6 a 19. Según este criterio, z puede llegar a ser muy grande, por ello Gauch *et al.* decidieron fijar un tope de 25 reiteraciones. Por tanto, el usuario pone un alto ya sea si los parámetros se estabilizan o si ha realizado 25 ciclos de calibraciones.

21) Confeccionar los vectores:

$$\begin{aligned} \mathbf{h}_{+2\Delta} &= [h_{i_1} + 2\Delta h_{i_1} \quad h_{i_2} + 2\Delta h_{i_2} \quad \dots \quad h_{i_m} + 2\Delta h_{i_m}] \mathbf{y} \\ \mathbf{h}_{-2\Delta} &= [h_{i_1} - 2\Delta h_{i_1} \quad h_{i_2} - 2\Delta h_{i_2} \quad \dots \quad h_{i_m} - 2\Delta h_{i_m}]. \end{aligned}$$

22) Construir los vectores

$$\begin{aligned} \mathbf{q}^{\&} &= [q_{i_1}^{\&} \quad q_{i_2}^{\&} \quad \dots \quad q_{i_m}^{\&}], \\ \mathbf{q}^{\&\&} &= [q_{i_1}^{\&\&} \quad q_{i_2}^{\&\&} \quad \dots \quad q_{i_m}^{\&\&}], \\ \mathbf{q}^{\&\&\&} &= [q_{i_1}^{\&\&\&} \quad q_{i_2}^{\&\&\&} \quad \dots \quad q_{i_m}^{\&\&\&}]. \end{aligned}$$

tal que:

i) para toda $q_{i_k}^{\&} \in \mathbf{q}^{\&}$:

$$q_{i_k}^{\&} = \sum_{f=1}^n \left(a_{i_k j_f} \cdot \left[z_{A_j f} \exp - \left(\frac{(h_{i_k} - z_{\epsilon_j f})^2}{2(z_{\sigma_j f}^2)} \right) \right] \right)^2;$$

ii) para toda $q_{i_k}^{\&\&} \in \mathbf{q}^{\&\&}$:

$$q_{i_k}^{\&\&} = \sum_{f=1}^n \left(a_{i_k j_f} \cdot \left[z_{A_j f} \exp - \left(\frac{([h_{i_k} + 2\Delta h_{i_k}] - z_{\epsilon_j f})^2}{2(z_{\sigma_j f}^2)} \right) \right] \right)^2;$$

iii) para toda $q_{i_k}^{\&\&\&} \in \mathbf{q}^{\&\&\&}$:

$$q_{i_k}^{\&\&\&} = \sum_{f=1}^n \left(a_{i_k j_f} \cdot \left[z_{A_j f} \exp - \left(\frac{([h_{i_k} - 2\Delta h_{i_k}] - z_{\epsilon_j f})^2}{2(z_{\sigma_j f}^2)} \right) \right] \right)^2;$$

23) Para toda $k \in \{1, 2, \dots, m\}$ ajustar los puntos

$$(h_{i_k}, q_{i_k}^{\&\&}), ([h_{i_k} + 2\Delta h_{i_k}], q_{i_k}^{\&\&\&}), ([h_{i_k} - 2\Delta h_{i_k}], q_{i_k}^{\&\&\&\&})$$

a una parábola, $f_k(x) = e_0^{(k)} + e_1^{(k)}x + e_2^{(k)}x^2$, tal que:

i) $e_0^{(k)}, e_1^{(k)}, e_2^{(k)}$ son constantes (el supra-índice i_k tiene un significado análogo al supra-índice j_f de los pasos 9, 14 y 18, salvo que en lugar de referirse a un taxón denota un sitio);

$$ii) \begin{bmatrix} e_0^{(k)} \\ e_1^{(k)} \\ e_2^{(k)} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 3 & \sum_{i=1}^3 u''_i & \sum_{i=1}^3 (u''_i)^2 \\ \sum_{i=1}^3 u''_i & \sum_{i=1}^3 (u''_i)^2 & \sum_{i=1}^3 (u''_i)^3 \\ \sum_{i=1}^3 (u''_i)^2 & \sum_{i=1}^3 (u''_i)^3 & \sum_{i=1}^3 (u''_i)^4 \end{bmatrix}^{-1} \times \begin{bmatrix} \sum_{i=1}^3 w''_i \\ \sum_{i=1}^3 w''_i u''_i \\ \sum_{i=1}^3 w''_i (u''_i)^2 \end{bmatrix}.$$

donde:

$$u''_1 = h_{i_k} - 2\Delta h_{i_k};$$

$$u''_2 = h_{i_k};$$

$$u''_3 = h_{i_k} + 2\Delta h_{i_k};$$

$$w''_1 = q_{i_k}^{\&\&\&};$$

$$w''_2 = q_{i_k}^{\&};$$

$$w''_3 = q_{i_k}^{\&\&};$$

24) Construir el vector ${}^1h = [{}^1h_{i_1} \quad {}^1h_{i_2} \quad \dots \quad {}^1h_{i_m}]$, tal que para toda $k \in \{1, \dots, m\}$:

$$i) {}^1h_{i_k} = -\frac{e_1^{(k)}}{2e_2^{(k)}} \text{ si: } h_{i_k} - \Delta h_{i_k} \leq -\frac{e_1^{(k)}}{2e_2^{(k)}} \leq h_{i_k} + \Delta h_{i_k};$$

$$ii) {}^1h_{i_k} = h_{i_k} + \Delta h_{i_k} \text{ si: } -\frac{e_1^{(k)}}{2e_2^{(k)}} > h_{i_k} + \Delta h_{i_k};$$

$$\text{iii) } {}^1h_{i_k} = h_{i_k} - \Delta h_{i_k} \text{ si: } -\frac{e_1^{(i_k)}}{2e_2^{(i_k)}} < h_{i_k} - \Delta h_{i_k}.$$

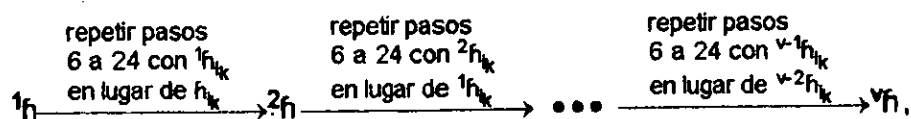
NOTA. La finalidad de los incisos 21 a 24 es reajustar las coordenadas de los sitios en el ordenamiento h . El procedimiento sigue la misma lógica que en el caso de los parámetros: para cada posición h_{i_k} , planteamos otras dos alternativas:

$$h_{i_k} + \Delta h_{i_k} \text{ y } h_{i_k} - \Delta h_{i_k}.$$

Huelga decir que en el artículo de Gauch *et al.* no se especifica el valor de Δh_{i_k} , sólo se limita a señalar que los detalles de tal incremento se explican en el programa que diseñaron para realizar ordenaciones gaussianas. De cualquier manera, con las tres posiciones se calculan los vectores del apartado 22; esto es, despejamos las respectivas sumas de desviaciones cuadradas. El supraíndice z asociado a máximo, moda y desviación estandar surge del paso 20, es decir, indica los parámetros que se obtuvieron después de z ciclos de calibraciones.

Con los pares $(h_{i_k}, q_{i_k}^{\&})$, $([h_{i_k} + 2\Delta h_{i_k}], q_{i_k}^{\&\&})$ y $([h_{i_k} - 2\Delta h_{i_k}], q_{i_k}^{\&\&\&})$ generamos una parábola, determinamos su mínimo y proponemos una nueva posición de ordenamiento, ${}^1h_{i_k}$, según los criterios del inciso 24 (que vienen siendo los mismos utilizados en la variación de parámetros).

25) Ejecutar las siguientes operaciones:



hasta que:

i) $v\hat{h}_k \approx v^{-1}\hat{h}_k$, para toda $k \in \{1, \dots, m\}$, o bien;

$$ii) \sum_{f=1}^h \left(a_{ik|f} - \left[z_{v-1} A_{jf} \exp - \left(\frac{(v^{-1}\hat{h}_k - z_{v-1}\epsilon_{jf})^2}{2(z_{v-1}\sigma_{jf}^2)} \right) \right] \right)^2 \approx \sum_{f=1}^h \left(a_{ik|f} - \left[z_v A_{jf} \exp - \left(\frac{(v\hat{h}_k - z_v\epsilon_{jf})^2}{2(z_v\sigma_{jf}^2)} \right) \right] \right)^2,$$

donde los supra-índices z_{v-1} , y z_v a la izquierda de los parámetros A , ϵ y σ , se refieren al número de reiteraciones necesarias para que los valores de dichos parámetros se estabilicen, siendo que el ordenamiento de localidades está fijo en $v^{-1}\hat{h}$ o bien en $v\hat{h}$.

NOTA. Con base en esta nueva ordenación de localidades, repetimos los pasos 6 a 20, para generar otras series de parámetros, con éstos reiteramos los apartados 21 a 24, para producir otra secuencia de sitios, y así sucesivamente hasta que se estabilicen nuestras coordenadas de ordenamiento y las sumas de desviaciones cuadradas correspondientes. Los diseñadores del algoritmo señalaron que una vez calculado $^1\hat{h}$, se pueden incluir taxa de la matriz D_2 en los ciclos subsecuentes del procedimiento. Nótese que el resultado final de OGGCW también es una ordenación de especies, ya que la moda de un taxón indica en qué punto del gradiente acusa su desarrollo óptimo.

6.2. OGIG: ordenación gaussiana según el método de Ihm y van Groenewoud (1975)

El método de Ihm y van Groenewoud produce dos ordenaciones, que se pueden colapsar en una sola. Los pasos 1 a 3 generan un ordenamiento de especies a lo largo de un eje, y los incisos 4 a 6 producen un vector de coordenadas de localidades en ese mismo eje.

1) Transformar la matriz de datos D a una matriz de asociación entre especies A_e

$$D = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{bmatrix} \rightarrow Ae = \begin{bmatrix} as(e_1, e_1) & as(e_1, e_2) & \dots & as(e_1, e_n) \\ as(e_2, e_1) & as(e_2, e_2) & \dots & as(e_2, e_n) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ as(e_n, e_1) & as(e_n, e_2) & \dots & as(e_n, e_n) \end{bmatrix}$$

tal que:

i) e_j es la j -ésima columna de la matriz D o bien el vector de abundancias de la especie j ;

$$ii) as(e_k, e_n) = as(e_n, e_k) = 2 \ln \sum_{i=1}^m a_{ih} a_{ik},$$

NOTA. La matriz de datos se convierte en una de asociación entre especies Ae , tal que la celdilla h, k de Ae adquiere la forma que aparece en 1.ii. ¿Por qué decidieron los autores utilizar semejante índice de proximidad entre dos taxa? La respuesta se hará aparente conforme vayamos desglosando los pasos de OGIG. Por lo pronto, Ihm y VanGroenewoud razonaron que la distribución gaussiana de cualquier especie, en relación a un gradiente, es:

$$f_i(x) = \frac{p_i}{\sigma_i / \sqrt{2\pi}} \exp \left[-\frac{1}{2\sigma_i^2} (x - \mu_i)^2 \right];$$

donde p_i es una constante relativa al grado de abundancia de la especie i ; σ_i es su desviación estándar, μ_i es su moda y x es cualquier punto del gradiente. La expresión $\frac{p_i}{\sigma_i / \sqrt{2\pi}}$ es la abundancia de i en su posición modal, μ_i . Al diseñar su

algoritmo, los autores postularon dos restricciones adicionales, a saber: i) la desviación estándar de todos los organismos es igual a 1, y ii) todas las constantes p_i también son iguales a 1.

Para cualesquiera dos taxa, h, k , se puede calcular:

$$a_{hk} = 2 \ln \int_{-\infty}^{\infty} f_h(x) f_k(x) dx,$$

que, si se establece $\sigma_i = 1$ para todas las n especies, la integral se convierte en:

$$a_{hk} = 2\ln(p_h) + 2\ln(p_k) - \ln(\pi) - 1/2(\mu_h - \mu_k)^2.$$

Por tanto, tenemos una expresión lineal de la diferencia cuadrada de dos modas. Cuando convertimos la matriz de datos a Ae , los elementos $as(e_h, e_k)$ de esta última son estimados de a_{hk} .

2) Transformar la matriz Ae a Ae^* :

$$Ae = \begin{bmatrix} as(e_1, e_1) & as(e_1, e_2) & \dots & as(e_1, e_n) \\ as(e_2, e_1) & as(e_2, e_2) & \dots & as(e_2, e_n) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ as(e_n, e_1) & as(e_n, e_2) & \dots & as(e_n, e_n) \end{bmatrix} \rightarrow Ae^* = \begin{bmatrix} as^*(e_1, e_1) & as^*(e_1, e_2) & \dots & as^*(e_1, e_n) \\ as^*(e_2, e_1) & as^*(e_2, e_2) & \dots & as^*(e_2, e_n) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ as^*(e_n, e_1) & as^*(e_n, e_2) & \dots & as^*(e_n, e_n) \end{bmatrix}$$

tal que:

$$i) as^*(e_h, e_k) = as(e_h, e_k) - \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n as(e_h, e_j) - \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n as(e_j, e_k) + \frac{1}{n^2} \sum_{k=1}^n \sum_{h=1}^n as(e_h, e_k).$$

NOTA. Aplicamos la siguiente transformación a la matriz Ae : a cada valor $as(e_h, e_k)$ le restamos la media de la fila h , la media de la columna k y le sumamos la media total de todas las celdillas de Ae . De ahí obtenemos Ae^* , cuyos elementos son $as^*(e_h, e_k)$, estos últimos son estimados de a^*_{hk} :

$$a^*_{hk} = a_{hk} - \frac{1}{n} \sum_{h=1}^n a_{hk} - \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n a_{hk} + \frac{1}{n^2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_{hk}.$$

Con base en la fórmula

$$a_{hk} = 2\ln(p_h) + 2\ln(p_k) - \ln(\pi) - 1/2(\mu_h - \mu_k)^2,$$

Ihm y Van Groenewoud simplificaron la ecuación de a^*_{hk} , luego de ciertas manipulaciones algebraicas, a:

$$a^*_{hk} = (\mu_h - \bar{\mu})(\mu_k - \bar{\mu}),$$

donde $\bar{\mu}$ es el promedio de todas las modas. En resumen, los pasos 1 y 2 transforman la matriz de datos en una matriz cuyas celdillas son estimados de productos de modas; la factorización de ésta nos dará un vector de modas y, por consiguiente, un ordenamiento de especies (según sus óptimos).

3) Factorizar Ae^* en sus eigenvectores y valores - $Ae^* = E\Lambda E^T$ -, tal que:

i) Λ es una matriz diagonal de eigenvalores y $\lambda_1 > \lambda_2 \geq \dots \geq \lambda_n$;

ii) E es la matriz de eigenvectores.

iii) para toda $k \in \{1, 2, \dots, n\}$, $Ae^*(\epsilon_k) = \lambda_k(\epsilon_k)$, donde ϵ_k es la k -ésima columna de E ;

v) los elementos de $\epsilon_1 = [\epsilon_{11}, \epsilon_{21}, \dots, \epsilon_{n1}]^T$ corresponden a las posiciones de las n especies en el primer eje de ordenamiento.

NOTA. Luego de descomponer Ae^* en sus vectores y raíces características, escogemos el eigenvalor positivo más alto, y los elementos del eigenvector correspondiente constituyen las coordenadas de las especies en el eje de ordenamiento. Según Ihm y Van Groenewoud la matriz A^* , aquella cuyos elementos son a^*_{hk} , es de rango 1, es decir, sólo un eigenvalor, λ^0 , es distinto a cero. Sabemos que:

$$A^*v = \lambda^0 v$$

o bien

$$\begin{bmatrix} (\mu_1 - \bar{\mu})(\mu_1 - \bar{\mu}) & (\mu_1 - \bar{\mu})(\mu_2 - \bar{\mu}) & \dots & (\mu_1 - \bar{\mu})(\mu_n - \bar{\mu}) \\ (\mu_2 - \bar{\mu})(\mu_1 - \bar{\mu}) & (\mu_2 - \bar{\mu})(\mu_2 - \bar{\mu}) & \dots & (\mu_2 - \bar{\mu})(\mu_n - \bar{\mu}) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ (\mu_n - \bar{\mu})(\mu_1 - \bar{\mu}) & (\mu_n - \bar{\mu})(\mu_2 - \bar{\mu}) & \dots & (\mu_n - \bar{\mu})(\mu_n - \bar{\mu}) \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} v_1 \\ v_2 \\ \dots \\ v_n \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \lambda^0 v_1 \\ \lambda^0 v_2 \\ \dots \\ \lambda^0 v_n \end{bmatrix}$$

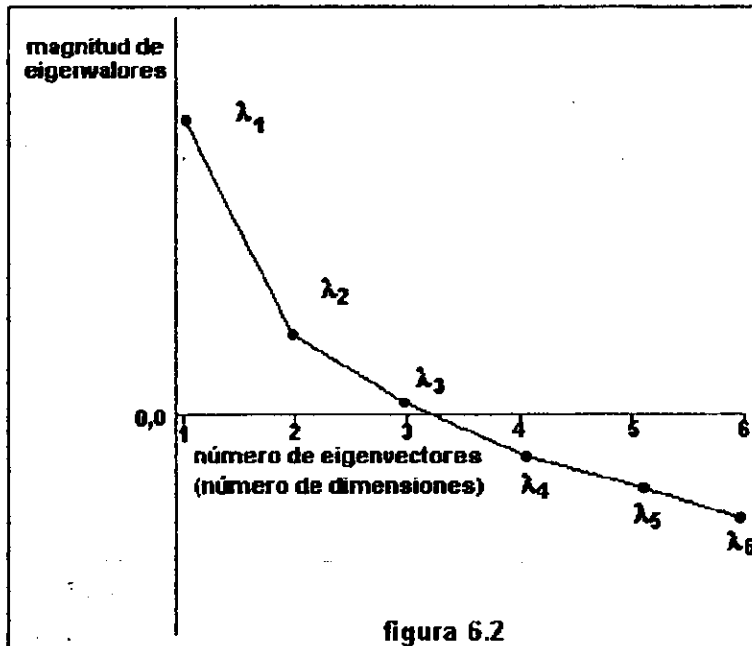
La multiplicación se cumple si dejamos que:

$$v_j = (\mu_j - \bar{\mu})$$

y

$$\lambda^0 = \sum_{j=1}^n (\mu_j - \bar{\mu})^2.$$

Pero nosotros estamos trabajando con Ae^* , derivada de datos observados, los cuales incluyen errores de muestreo. En este caso, más de un eigenvalor será distinto de 0, incluso es posible que algunos sean negativos. Por eso, la mejor aproximación de λ^0 es el mayor eigenvalor de Λ , que hemos denominado λ_1 , y la mejor aproximación de v es el vector e_1 de E , correspondiente a λ_1 .



Sin embargo, los autores hicieron énfasis en que su método puede ejecutar ordenaciones gaussianas en más de una dimensión, lo cual supera las posibilidades de OGGCW. Imagínese que los primeros k ejes son positivos y las raíces características respectivas no están en el vecindario del valor cero. Es más, supóngase que uno lleva a cabo la descomposición matricial del paso 3 y luego construye una gráfica de eigenvectores, representados por sus subíndices

1, 2, etcétera, contra las magnitudes de los eigenvalores correspondientes. Si el trazo resultante muestra un descenso pronunciado después del k -ésimo punto, es muy probable que la ordenación requiera de k dimensiones. En tal caso, el usuario toma los primeros k vectores generados con el paso 3 como los k ejes de su diagrama. El punto $[\epsilon_{j1} \ \epsilon_{j2} \ \dots \ \epsilon_{jk}]$ es una aproximación a la moda de la superficie de respuesta de la especie j . En la figura 6.2 se ofrece el ejemplo de una gráfica de eigenvalores versus eigenvectores que llevaría al ejecutante de OGIG a confeccionar una ordenación bidimensional.

4) Transformar la matriz de datos D a una matriz de asociación entre sitios As

$$D = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{bmatrix} \rightarrow As = \begin{bmatrix} as(s_1, s_1) & as(s_1, s_2) & \dots & as(s_1, s_m) \\ as(s_2, s_1) & as(s_2, s_2) & \dots & as(s_2, s_m) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ as(s_m, s_1) & as(s_m, s_2) & \dots & as(s_m, s_m) \end{bmatrix}$$

tal que:

i) s_i es la i -ésima fila de la matriz D o bien el vector de abundancias de las especies en el sitio i ;

$$ii) as(s_k, s_h) = as(s_h, s_k) = 2 \ln \sum_{j=1}^n a_{hj} a_{kj}$$

5) Transformar la matriz As a As^* :

$$As = \begin{bmatrix} as(s_1, s_1) & as(s_1, s_2) & \dots & as(s_1, s_m) \\ as(s_2, s_1) & as(s_2, s_2) & \dots & as(s_2, s_m) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ as(s_m, s_1) & as(s_m, s_2) & \dots & as(s_m, s_m) \end{bmatrix} \rightarrow As^* = \begin{bmatrix} as^*(s_1, s_1) & as^*(s_1, s_2) & \dots & as^*(s_1, s_m) \\ as^*(s_2, s_1) & as^*(s_2, s_2) & \dots & as^*(s_2, s_m) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ as^*(s_m, s_1) & as^*(s_m, s_2) & \dots & as^*(s_m, s_m) \end{bmatrix}$$

tal que:

$$i) \text{ as}^*(s_h, s_k) = \text{as}(s_h, s_k) - \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \text{as}(s_h, s_j) - \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \text{as}(s_j, s_k) + \frac{1}{m^2} \sum_{k=1}^m \sum_{h=1}^m \text{as}(s_h, s_k)$$

6) Factorizar As^* en sus eigenvectores y valores - $\text{As}^* = \mathbf{h}\Lambda\mathbf{h}^T$ -, tal que:

i) Λ es una matriz diagonal de eigenvalores donde $\lambda_1 > \lambda_2 \geq \dots \geq \lambda_m$;

ii) \mathbf{h} es la matriz de eigenvectores y \mathbf{h}^T es su transpuesta;

iii) para toda $k \in \{1, 2, \dots, m\}$, $\text{As}^*(\mathbf{h}_k) = \lambda_k(\mathbf{h}_k)$, donde \mathbf{h}_k es la k -ésima columna de \mathbf{h} ;

v) los elementos de $\mathbf{h}_1 = [h_{11}, h_{21}, \dots, h_{m1}]^T$ corresponden a las coordenadas de los m sitios en el primer eje de ordenamiento.

NOTA. Los incisos 4 a 6 ejecutan el ordenamiento de sitios; en esencia el procedimiento es casi igual al realizado en los pasos 1 a 3, salvo que la matriz de asociación As (inciso 4) es entre localidades. Ihm y Van Groenewoud partieron de la siguiente ecuación:

$$L_k(\mu) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \exp\left[-\frac{1}{2}(\mathbf{h}_k - \mu)^2\right].$$

A grandes rasgos, $L_k(\mu)$ es una función cuyo dominio son las modas de las distintas especies $\{\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_n\}$ y su codominio son las abundancias de esos taxa en el punto \mathbf{h}_k de un eje, punto que representa la coordenada de la localidad k . No aparecen los parámetros p y σ pues ambos se han fijado iguales a 1. La asociación entre dos parajes, k, h , está dada por:

$$\beta_{kh} = 2 \ln \int_{-\infty}^{\infty} L_k(\mu) L_h(\mu) d\mu.$$

A partir de los datos observados, la mejor estimación de β_{kh} es:

$$as(s_h, s_k) = 2 \ln \sum_{i=1}^n a_{ki} a_{hi},$$

el cual se obtiene en el apartado 4. De ahí, los pasos 5 y 6 siguen la misma lógica que las operaciones 3 y 4.

6.3. OGJG: ordenación gaussiana, método de Johnson & Goodall (1979).

A grandes rasgos, el algoritmo de Johnson y Goodall es muy parecido al de Gauch y colaboradores, pues se puede resumir en las siguientes operaciones generales:

- A) se obtiene una primera aproximación del gradiente ambiental; es decir una ordenación de sitios en un eje (pasos 1 a 9);
- B) se ajustan las abundancias de las especies a curvas de campana que corren a lo largo del gradiente (pasos 10 a 24);
- C) se calibran las posiciones de los sitios en el eje, relacionando las abundancias observadas con las estimadas (pasos 25 a 32);
- D) las operaciones B y C se reiteran, secuenciadamente, p veces (paso 33).

Sin embargo, las diferencias radican en cómo se aborda cada rubro: Gauch *et al.* acomodaron respuestas mediante variaciones sucesivas de parámetros; por su parte, Johnson y Goodall utilizaron una técnica de máxima verosimilitud para el mismo objetivo; además, no solo ajustaron con base en las presencias observadas, sino también en los llamados "grados de ausencia". A continuación explicaremos los incisos 1 a 33 de OGJG.²

² Goodall y Johnson (1982) modificaron OGJG para que diera soluciones multidimensionales. No vamos a reseñar esta propuesta aquí, pues es de una gran complejidad. Nos conformamos con describir la modalidad de OGJG que redundaba en un sólo eje de ordenación. De por sí, esta versión "simple" ya es bastante difícil de seguir, como se dará cuenta el lector. A mi modo de ver, es el algoritmo más embrollado de todos los que hemos presentado en este trabajo.

1) Transformar la matriz de datos D a la matriz de disimilitud entre sitios Dis

$$D = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{bmatrix} \rightarrow Dis = \begin{bmatrix} dis(s_1, s_1) & dis(s_1, s_2) & \dots & dis(s_1, s_m) \\ dis(s_2, s_1) & dis(s_2, s_2) & \dots & dis(s_2, s_m) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ dis(s_m, s_1) & dis(s_m, s_2) & \dots & dis(s_m, s_m) \end{bmatrix}$$

tal que:

i) para toda a_{ij} en D , $0 \leq a_{ij} \leq 100$ (a_{ij} se expresa como un porcentaje; por ejemplo, porcentaje de cobertura, dominancia, etcétera, de la especie j en el sitio i).

ii) s_i es la i -ésima fila de D y s_i es el vector de abundancias de las n especies en el sitio i .

$$iii) dis(s_i, s_j) = dis(s_j, s_i) = 1 - \frac{2 \sum_{h=1}^n \min[a_{ih}, a_{jh}]}{\sum_{h=1}^n a_{ih} + \sum_{h=1}^n a_{jh}}$$

2) Construir el conjunto $B = \{x \mid x = dis(s_h, s_k), \text{ tal que } h, k \in \{1, 2, \dots, m\} \text{ y } h \neq k \text{ y } dis(s_h, s_k) < 1\}$.

3) Determinar aquel $z \in B$ tal que para toda otra $u \in B$, $z > u$.

3.1) Sea $z = dis(s_a, s_b)$.

4) Construir el conjunto $S^* \subseteq \{s_1, s_2, \dots, s_m\}$ tal que para toda $s_k \in S^*$ sucede que:

$$dis(s_a, s_k) < 1 \text{ y } dis(s_b, s_k) < 1.$$

5) Construir el conjunto $S^{**} \subseteq \{s_1, s_2, \dots, s_m\}$ tal que para toda $s_i \in S^{**}$ sucede que: $dis(s_a, s_i) < 1$ y $dis(s_b, s_i) = 1$.

5.1) Determinar aquel $s_y \in S^{**}$ tal que para toda $s_x \in S^{**}$, $x \neq y$, $dis(s_a, s_y) > dis(s_a, s_x)$.

6) Construir el conjunto $S^{***} \subseteq \{s_1, s_2, \dots, s_m\}$ tal que para toda $s_h \in S^{***}$ sucede que: $\text{dis}(s_b, s_h) < 1$ y $\text{dis}(s_a, s_h) = 1$.

6.1) Determinar aquel $s_z \in S^{***}$ tal que para toda $s_x \in S^{***}$, $z \neq x$, $\text{dis}(s_b, s_z) > \text{dis}(s_b, s_x)$.

7) $S^* \cap S^{**} = s_a$ y $S^* \cap S^{***} = s_b$.

8) Sea $d: \{s_1, s_2, \dots, s_m\} \rightarrow \mathcal{R}$ una función que asigna a cada sitio una posición en la línea de los números reales (\mathcal{R}) tal que:

$$i) \text{ si } s_i \in S^{**} \text{ entonces } d(s_i) = \frac{\text{dis}(s_y, s_a)^2 + \text{dis}(s_y, s_i)^2 - \text{dis}(s_i, s_a)^2}{2\text{dis}(s_y, s_a)};$$

ii) si $s_i \in S^*$ entonces:

$$d(s_i) = d(s_a) + \frac{\text{dis}(s_a, s_b)^2 + \text{dis}(s_a, s_i)^2 - \text{dis}(s_b, s_i)^2}{2\text{dis}(s_a, s_b)},$$

donde $d(s_a)$ se obtiene en 8.i;

iii) si $s_i \in S^{***}$ entonces:

$$d(s_i) = d(s_b) + \frac{\text{dis}(s_b, s_z)^2 + \text{dis}(s_b, s_i)^2 - \text{dis}(s_i, s_z)^2}{2\text{dis}(s_b, s_z)},$$

donde $d(s_b)$ se obtiene en 8.ii.

9) Construir el vector h

$$h = \begin{bmatrix} h_{i_1} \\ h_{i_2} \\ \dots \\ h_{i_m} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} d(s_{i_1}) \\ d(s_{i_2}) \\ \dots \\ d(s_{i_m}) \end{bmatrix}$$

tal que:

i) $\{i_1, i_2, \dots, i_m\}$ es una permutación de $\{1, 2, \dots, m\}$ tal que:

$$h_{i_1} \leq h_{i_2} \leq \dots \leq h_{i_m};$$

$$s_{i_1} = s_y \text{ (paso 5.1) y } s_{i_m} = s_z \text{ (paso 6.1);}$$

ii) h es el vector de ordenación preliminar de los m sitios.

NOTA. La ordenación preliminar sugerida por Johnson y Goodall, reconstruida aquí en los primeros 9 pasos, es sumamente interesante, de hecho constituye una variación ingeniosa del método Bray-Curtis. La transformación de la matriz de datos D (donde las abundancias están expresadas como porcentaje) a la de disimilitud entre sitios Dis se hace con base en el índice de Czekanowski (ver inciso 1). De todos los pares de localidades distintos que acusan una disimilitud menor a 1 -es decir, que por lo menos tengan alguna especie en común- se escoge el dúplo (sitio a , sitio b) más disimil (incisos 2 y 3). El usuario determina el conjunto de censos que tienen especies en común tanto con s_a y s_b (en el apartado 4 esa colección se denomina S^*). Los sitios restantes se particionan en dos grupos (paso 5 y 6):

I) S^{**} incorpora aquéllos que tienen en común uno o varios taxa con el referente s_a pero ninguno con el polo s_b . De todas estas localidades hay una, que hemos llamado s_y , cuya desemejanza con s_a es mayor a la disimilitud entre s_a y cualquier otro censo del conjunto S^{**} .

II) S^{***} abarca los lugares donde se observa la situación inversa: comparten especies con s_b pero no con s_a . Entre ellos, s_z es el más disimil respecto a s_b .

Por tanto, tenemos tres colecciones S^* , S^{**} y S^{***} donde s_a es un elemento de la primera y segunda (por eso la intersección: $S^* \cap S^{**}$ es s_a) y s_b destaca en la primera y tercera; tal es el contenido del apartado 7. Con base en los tres conjuntos y las fórmulas del inciso 8 generamos una secuencia de sitios, donde cada uno de ellos recibe un valor de posición. De hecho, hemos confeccionado un eje de coordenadas para la m localidades, coordenadas que se plasman en el vector h del paso 9. Utilizamos los subíndices i_1, i_2, \dots, i_m para señalar una permutación de $1, 2, \dots, m$. En la matriz de datos D las m filas son s_1, s_2, \dots, s_m y sus valores correspondientes en h son $h_{i_1}, h_{i_2}, \dots, h_{i_m}$. Pero esto no nos

da ninguna relación de orden, no sabemos si h_1 es mayor a h_2 o viceversa; por eso empleamos la notación $h_{i_1}, h_{i_2}, \dots, h_{i_m}$ y decimos que la serie está en orden

creciente. Aquí, h_{i_1} no necesariamente es igual a h_1 , más bien es la posición de un sitio que hemos denominado s_y , el primero de la secuencia según las ecuaciones del inciso 8.

Esta modalidad "desdoblada" de la ordenación Bray-Curtis resuelve uno de los problemas que atañe a la disimilitud con base en el coeficiente de Czekanowski: el valor 1 es una cota superior absoluta, si dos sitios acusan una desemejanza de 1 no tienen ninguna especie en común. Quizá generar un eje abstracto en el cual dichas localidades corresponden a polos opuestos, ponga de relieve una nítida tendencia de cambio florístico y ambiental, pero no siempre es el caso. ¿Qué pasa si más de dos pares de sitios acusan una desemejanza de 1? ¿Cuál de ellos debemos seleccionar para construir nuestro eje? Los datos pueden deberse a un gradiente ecológico, a lo largo del cual el ensamble de taxa sufre alteraciones paulatinas y, a la vez, el recorrido también puede incluir varios segmentos donde los extremos de esas porciones reportan una disimilitud de 1. Johnson y Goodall diseñaron su ordenación preeliminar pensando en semejante posibilidad. Claro está que si todas las celdillas de la matriz D_{is} son menores a la unidad, los conjuntos S^{**} y S^{***} son vacíos; en tal caso, los incisos 5, 6 y 7 no tienen sentido y el ordenamiento inicial se genera con la ecuación 8.ii que, en esencia, es la técnica Bray-Curtis original (en tal caso, $d(s_a) = 0$).

10) Reordenar filas y eliminar columnas de la matriz de datos D y, en consecuencia, transformarla a D^o :

$$D = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{bmatrix} \rightarrow D^o = \begin{bmatrix} a_{i_1 j_1} & a_{i_1 j_2} & \dots & a_{i_1 j_k} \\ a_{i_2 j_1} & a_{i_2 j_2} & \dots & a_{i_2 j_k} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{i_m j_1} & a_{i_m j_2} & \dots & a_{i_m j_k} \end{bmatrix}$$

tal que:

i) $\{j_1, j_2, \dots, j_k\} \subseteq \{1, 2, \dots, n\}$;

ii) $\{i_1, i_2, \dots, i_m\}$ es la misma permutación de $\{1, 2, \dots, m\}$ que figura en 9.ii.

iii) para toda columna de D^o existen al menos tres celdillas con valores mayores a cero.

NOTA. La notación que hemos utilizado pone de relieve dos operaciones: reordenamos las filas para que correspondan al orden del vector h , es decir, la primera hilera de D^o es s_{i_1} , la segunda s_{i_2} , etcétera; por otro lado, eliminamos las columnas de D que tienen menos de tres celdillas mayores a cero. Por tanto, si representamos la colección de columnas de D como $\{e_1, e_2, \dots, e_n\}$, el conjunto $\{e_{j_1}, e_{j_2}, \dots, e_{j_k}\}$ expresa la colección de columnas de D^o , tal que:

$\{e_{j_1}, e_{j_2}, \dots, e_{j_k}\}$ es un subconjunto de $\{e_1, e_2, \dots, e_n\}$.

La eliminación se debe a lo siguiente: el método OGJG supone que a lo largo de un eje ambiental, la distribución de cualquier especie j asemeja una curva normal; la idea es ajustar los datos observados a una función de ese tipo y puesto que dicha función tiene tres parámetros -moda, valor máximo y desviación estandar-, es menester que la columna correspondiente a j tenga por lo menos tres valores mayores a cero.

11) Transformar la matriz D^o a D^{o*} :

$$D^o = \begin{bmatrix} a_{i_1j_1} & a_{i_1j_2} & \dots & a_{i_1j_k} \\ a_{i_2j_1} & a_{i_2j_2} & \dots & a_{i_2j_k} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{i_mj_1} & a_{i_mj_2} & \dots & a_{i_mj_k} \end{bmatrix} \rightarrow D^{o*} = \begin{bmatrix} a^*_{i_1j_1} & a^*_{i_1j_2} & \dots & a^*_{i_1j_k} \\ a^*_{i_2j_1} & a^*_{i_2j_2} & \dots & a^*_{i_2j_k} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a^*_{i_mj_1} & a^*_{i_mj_2} & \dots & a^*_{i_mj_k} \end{bmatrix}$$

tal que para toda $h \in \{1, 2, \dots, m\}$ y toda $f \in \{1, 2, \dots, k\}$:

- i) si $0.01 < a_{hfr} < 100$ entonces $a^*_{hfr} = -\ln\left(1 - \frac{a_{hfr}}{100}\right)$;
- ii) si $a_{hfr} \leq 0.01$ o bien $a_{hfr} = 100$ entonces $a^*_{hfr} = 0$.

NOTA. Al operar una transformación logarítmica de una curva de Gauss el resultado es una parábola, y es más fácil ajustar los datos (expresados como

logaritmos naturales) a esta última que a la primera. Sin embargo, la confección de D^{0*} no se reduce a convertir los $a_{i_j f}$ de D^0 en $\ln(a_{i_j f})$, sino en $-\ln\left(1 - \frac{a_{i_j f}}{100}\right)$.

Johnson y Goodall señalaron que dicha transformación es un artefacto experimental: probaron su método con datos simulados y cuando utilizaron $\ln(a_{i_j f})$ las soluciones que obtuvieron no eran del todo satisfactorias; ensayaron varias otras conversiones y la que mejor resultados brindaba era $-\ln\left(1 - \frac{a_{i_j f}}{100}\right)$.

Ahora bien, Johnson y Goodall concibieron las abundancias como porcentajes de cobertura, por tanto estipularon que tal operación se realiza con los $a_{i_j f}$ de D^0 mayores o iguales a 0.01 y menores a 100 (puesto que el logaritmo de cero no está definido); si acaso $a_{i_j f}$ no cumple estos dos requisitos, se estipula que $a^*_{i_j f}$ - el integrante de D^{0*} - es 0.

12) Para toda columna $e^*_{j_f} = [a^*_{i_1 j_f} \ a^*_{i_2 j_f} \ \dots \ a^*_{i_m j_f}]^T$ de D^{0*} seleccionar los elementos estrictamente mayores que cero y designense $a^{(f)}_{1 j_f}, a^{(f)}_{2 j_f}, \dots, a^{(f)}_{g(f) j_f}$. De este modo si

$e^*_{j_f} = [a^*_{i_1 j_f} \ a^*_{i_2 j_f} \ \dots \ a^*_{i_m j_f}]^T$ y $e^*_{j_d} = [a^*_{i_1 j_d} \ a^*_{i_2 j_d} \ \dots \ a^*_{i_m j_d}]^T$ son dos columnas distintas de D^{0*} , entonces:

i) $a^{(f)}_{1 j_f}, a^{(f)}_{2 j_f}, \dots, a^{(f)}_{g(f) j_f}$ son los elementos de $e^*_{j_f}$ distintos de cero y $a^{(d)}_{1 j_d}, a^{(d)}_{2 j_d}, \dots, a^{(d)}_{g(d) j_d}$ son los elementos de $e^*_{j_d}$ distintos de cero y

ii) $\{1, 2, \dots, g(f)\}$ y $\{1, 2, \dots, g(d)\}$ son conjuntos, no necesariamente iguales, de subíndices de fila, la cardinalidad (número de elementos) del primero es $g(f)$ y la del segundo es $g(d)$.

NOTA. Para cada columna de D^{0*} , se seleccionan los valores distintos de cero. La notación que utilizamos puede parecer extraña, por eso conviene ilustrarla con un ejemplo. Tomemos la f -ésima columna de D^{0*} : sus elementos son $a^*_{i_1 j_f}, a^*_{i_2 j_f}, \dots, a^*_{i_m j_f}$. Los subíndices i_1, i_2, \dots, i_m se refieren a los m sitios, pero secuenciados según el ordenamiento efectuado en el apartado 8; por su parte, el subíndice j_f indica una especie particular que está presente en tres o más localidades. Pero esto último no excluye la posibilidad de que en esa columna haya elementos

iguales a cero. Por tanto, escogemos: $a_{1j_r}^{*(f)}$, $a_{2j_r}^{*(f)}$, ..., $a_{g(f)j_r}^{*(f)}$. ¿Cuál es el significado del término $_{i}^{(f)}$ en el subíndice? Si leemos la columna de arriba abajo, $_{1}^{(f)}$ es la primera celdilla que encontramos donde el valor correspondiente a la especie j_r es mayor a cero, $_{2}^{(f)}$ es la segunda casilla donde ocurre esto, etcétera. A modo de convención, decimos que hay un total de $g(f)$ casetas donde el número que aparece allí no es cero. Por supuesto, todas ellas corresponden a sitios, en consecuencia, existen localidades $_{1}^{(f)}$, $_{2}^{(f)}$, etcétera, las cuales están representadas en el ordenamiento de h_i por las posiciones $h_{_{1}^{(f)}}$, $h_{_{2}^{(f)}}$, etcétera. Si ahora consideramos la columna j_d , quizá las casetas que albergan magnitudes superiores a cero sean otras y haya un mayor o menor número de tales celdillas: por eso las especificamos como $_{1}^{(d)}$, $_{2}^{(d)}$, ..., $_{g(d)}^{(d)}$.

13) Para toda $f \in \{1, 2, \dots, k\}$, ajustar una parábola $\mathcal{H}_f(x) = b_0^{(f)} + b_1^{(f)}x + b_2^{(f)}x^2$ a los puntos $\left(h_{_{1}^{(f)}}, a_{_{1}^{(f)}j_r}^{*(f)}\right)$, $\left(h_{_{2}^{(f)}}, a_{_{2}^{(f)}j_r}^{*(f)}\right)$, ..., $\left(h_{_{g(f)}^{(f)}}, a_{_{g(f)}^{(f)}j_r}^{*(f)}\right)$ tal que:

i) $h_{_{1}^{(f)}}$, $h_{_{2}^{(f)}}$, ..., $h_{_{g(f)}^{(f)}}$ son elementos del vector h obtenido en el paso 9;

$$ii) \begin{bmatrix} b_0^{(f)} \\ b_1^{(f)} \\ b_2^{(f)} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} g(f) & \sum_{i=1}^{g(f)} h_{_{i}^{(f)}} & \sum_{i=1}^{g(f)} \left(h_{_{i}^{(f)}}\right)^2 \\ \sum_{i=1}^{g(f)} h_{_{i}^{(f)}} & \sum_{i=1}^{g(f)} \left(h_{_{i}^{(f)}}\right)^2 & \sum_{i=1}^{g(f)} \left(h_{_{i}^{(f)}}\right)^3 \\ \sum_{i=1}^{g(f)} \left(h_{_{i}^{(f)}}\right)^2 & \sum_{i=1}^{g(f)} \left(h_{_{i}^{(f)}}\right)^3 & \sum_{i=1}^{g(f)} \left(h_{_{i}^{(f)}}\right)^4 \end{bmatrix}^{-1} \times \begin{bmatrix} \sum_{i=1}^{g(f)} a_{_{i}^{(f)}j_r}^{*(f)} \\ \sum_{i=1}^{g(f)} a_{_{i}^{(f)}j_r}^{*(f)} h_{_{i}^{(f)}} \\ \sum_{i=1}^{g(f)} a_{_{i}^{(f)}j_r}^{*(f)} \left(h_{_{i}^{(f)}}\right)^2 \end{bmatrix}$$

NOTA. Gracias a todos los pasos anteriores, podemos tomar el vector h como un eje sobre el cual construimos k parábolas, una para cada especie representada en la matriz D^{**} . La ordenada de nuestra gráfica alberga las abundancias transformadas de D^{**} . En el caso del taxón j_r , los puntos a emplear para ajustar la curva correspondiente son los que figuran en el apartado 13. De hecho, ejecutamos una regresión para llegar a una función $\mathcal{H}_f(x)$. A los coeficientes b les hemos adherido supra-índices (f) para remarcar que la parábola en cuestión se

refiere exclusivamente a la especie j_f ; lo mismo vale para el subíndice f en $\mathcal{H}_f(x)$. El apartado 13.ii señala cómo estimar los parámetros de la curva.

14) Construir el vector $\varepsilon = [\varepsilon_{j_1}, \varepsilon_{j_2}, \dots, \varepsilon_{j_k}]$ tal que para toda $f \in \{1, 2, \dots, k\}$:

$$\varepsilon_{j_f} = \frac{-b_1^{(f)}}{2b_2^{(f)}}$$

ε_{j_f} es la posición modal de la especie j_f en el eje definido por el vector f .

NOTA. Ya con las k parábolas, confeccionamos el vector de sus modas.

15) Para toda $f \in \{1, 2, \dots, k\}$ calcular $\mathcal{J}_{j_f} = \frac{1}{m-3} \sum_{i=1}^{g(f)} \left(\mathcal{H}_f(h_i^{(f)}) - a_{i j_f}^{*(f)} \right)^2$, donde m es el número total de sitios.

16) Para todo fila $s_{i_h}^* = [a_{i_h 1}^* \ a_{i_h 2}^* \ \dots \ a_{i_h k}^*]$ en D^{0*} , seleccionar los elementos estrictamente mayores a cero y desíngense $a_{i_h 1}^{*(h)}$, $a_{i_h 2}^{*(h)}$, ..., $a_{i_h k}^{*(h)}$. De este modo si $s_{i_h}^* = [a_{i_h 1}^* \ a_{i_h 2}^* \ \dots \ a_{i_h k}^*]$ y $s_{i_c}^* = [a_{i_c 1}^* \ a_{i_c 2}^* \ \dots \ a_{i_c k}^*]$ son dos filas distintas de D^{0*} , entonces:

i) $a_{i_h 1}^{*(h)}$, $a_{i_h 2}^{*(h)}$, ..., $a_{i_h k}^{*(h)}$ son los elementos de $s_{i_h}^*$ distintos de cero y

$a_{i_c 1}^{*(c)}$, $a_{i_c 2}^{*(c)}$, ..., $a_{i_c k}^{*(c)}$ son los elementos de $s_{i_c}^*$ distintos de cero y

ii) $\left\{ \binom{(h)}{1}, \binom{(h)}{2}, \dots, \binom{(h)}{l(h)} \right\}$ y $\left\{ \binom{(c)}{1}, \binom{(c)}{2}, \dots, \binom{(c)}{l(c)} \right\}$ son conjuntos, no necesariamente iguales, de subíndices de columna, la cardinalidad del primero es $l(h)$ y la del segundo es $l(c)$.

17) Para toda $h \in \{1, 2, \dots, m\}$ calcular $\mathcal{Z}_h = \frac{1}{l(h)} \sum_{j=1}^{l(h)} \mathcal{J}_j^{(h)}$.

NOTA. En los pasos 15 a 17 se despejan dos coeficientes que juegan un papel importante en la función de verosimilitud para calibrar la posición de un determinado sitio, función que figura en el inciso 27. Hemos decidido presentar

esos coeficientes aquí por que se derivan de las regresiones parabólicas expuestas en 13. \mathfrak{J}_{j_f} es una fracción de la suma de residuos cuadrados entre las valores $a_{i(n)j_f}^*$ de la especie j_f y los estimados $\mathfrak{H}_f(h_i(n))$ que se obtienen con la ecuación de la parábola. Entre mayor sea el coeficiente, peor es el ajuste. El índice \mathfrak{J}_{i_h} es el promedio de estos \mathfrak{J}_{j_f} para las especies que se encuentran en un determinado sitio $S_{i_h}^*$; entre más pequeño sea \mathfrak{J}_{i_h} mejor posicionado está $S_{i_h}^*$. Veamos lo dicho con más detenimiento: en 16 tomamos la hilera $S_{i_h}^*$ de la matriz D^{0*} y seleccionamos los elementos $a_{i_h 1}^*(n)$, $a_{i_h 2}^*(n)$, ..., $a_{i_h l(h)}^*(n)$. Si leemos la fila de derecha a izquierda, $\binom{(h)}{1}$, $\binom{(h)}{2}$, ..., $\binom{(h)}{l(h)}$ son la primera, segunda, ..., $l(h)$ -ésima casilla que contiene valores superiores a cero, y todas las demás casetas de la hilera están ocupadas por nulidades. Claro está, $\binom{(h)}{1}$, $\binom{(h)}{2}$, ..., $\binom{(h)}{l(h)}$ representan taxa y , gracias al paso 13, a cada uno de ellos le corresponde una parábola, a la cual se le asocia una suma de residuos cuadrados y , por consiguiente, una fracción \mathfrak{J} de esa suma. De ahí se promedian las fracciones \mathfrak{J} , tal como se indica en el inciso 17.

Hasta aquí hemos ajustado las distribuciones poblacionales respecto al gradiente con base en abundancias observadas, pero uno de los aspectos más interesantes del algoritmo es que no sólo se limita a esto, sino que también ajusta en función de las probabilidades de ausencia de las especies en los sitios. Tal es el cometido de los incisos 18 a 24, que se exponen a continuación. Para Johnson y Goodall, el hecho de que $a_{ij} = 0$ tiene dos posibles significados: o bien las condiciones ambientales de ese lugar i imposibilitan el establecimiento de esa especie j ; o bien, por cuestiones de azar no se registró allí -debido a artefactos de muestreo tales como tamaños limitados de unidades, formas de disponerlas, etcétera- o no han llegado propágulos de j a ese paraje, aún cuando los factores de habitat allí reinantes son propicios para el desarrollo de j . Por tanto, en la matriz de datos hay ceros verdaderos y otros que son relativos.

Según los autores, la inclusión de ambas series de curvas parabólicas (una con base en abundancias observadas y la otra a partir de probabilidades de ausencia) en el análisis permite una calibración más fina de las posiciones de los sitios en el eje de ordenación.

18) Transformar la matriz $\tilde{D}_{(m \times n)}$ a $D^p_{(m \times n)}$:

$$D = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & \dots & a_{mn} \end{bmatrix} \rightarrow D^p = \begin{bmatrix} p_{11} & p_{12} & \dots & p_{1n} \\ p_{21} & p_{22} & \dots & p_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ p_{m1} & p_{m2} & \dots & p_{mn} \end{bmatrix}$$

tal que:

- i) $\{i_1, i_2, \dots, i_m\}$ es la misma permutación de $\{1, 2, \dots, m\}$ que figura en 9.ii;
- ii) si $a_{i_k j} > 0$ entonces $p_{i_k j} = 1$;
- ii) si $a_{i_k j} = 0$ entonces $p_{i_k j} = 0$;

NOTA. Aquí convertimos D a una matriz de ausencia-presencia y permutamos las filas para que éstas coincidan con el orden de sitios establecido en el apartado 9, es decir, en la ordenación preliminar. Así generamos la matriz D^p .

19) Particionar el vector f_i

$$f_i = \begin{bmatrix} f_{i_1} \\ f_{i_2} \\ \dots \\ f_{i_m} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} f_A \\ f_B \\ \dots \\ f_F \end{bmatrix}, \text{ tal que: } f_A = \begin{bmatrix} f_{i_1} \\ f_{i_2} \\ \dots \\ f_{i_{A < m}} \end{bmatrix}, f_B = \begin{bmatrix} f_{i_{A+1}} \\ f_{i_{A+2}} \\ \dots \\ f_{i_{B < m}} \end{bmatrix}, \dots, f_F = \begin{bmatrix} f_{i_{E+1}} \\ f_{i_{E+2}} \\ \dots \\ f_{i_m} \end{bmatrix}$$

de modo que el número de elementos de en las particiones es más o menos el mismo.

NOTA. Partimos el vector f_i en F segmentos o intervalos secuenciados, los cuales incluyen más o menos el mismo número de coordenadas de sitios.

$$20) \text{ Obtener } \bar{h}_A = \frac{1}{A} \left(\sum_{h=1}^A f_{i_h} \right), \bar{h}_B = \frac{1}{B-A} \left(\sum_{h=A+1}^B f_{i_h} \right), \dots, \bar{h}_F = \frac{1}{m-E} \left(\sum_{h=E+1}^m f_{i_h} \right),$$

la media de cada partición.

NOTA. Luego de establecer las particiones, en el paso 19, ahora obtenemos la coordenada media de cada grupo: \bar{h}_A es la posición media del segmento h_A , \bar{h}_B es la posición media del segmento h_B , etcétera. Estos puntos nos servirán para confeccionar curvas de probabilidades de ausencia de las especies.

21) Sean $p_{i_{H+1}j}, p_{i_{H+2}j}, \dots, p_{i_{lj}}$ los elementos de la j -ésima columna de la matriz D^P que corresponden a las ausencias o presencias de la especie j en los sitios representados por la partición h_1 del vector h , de modo que el número de elementos en h_1 es igual $l - H$. Para toda h_1 de h , calcular P_{lj} , la probabilidad de ausencia de la especie j en esa partición, tal que:

$$i) P_{lj} = 1 - \frac{1}{l-H} \left(\sum_{h=H+1}^l p_{i_{hj}} \right), \text{ si y solo si } 0 < \sum_{h=H+1}^l p_{i_{hj}} < l-H ;$$

$$ii) P_{lj} = 1 - \left(\frac{1}{2} \right)^{l-H}, \text{ si y solo si } \sum_{h=H+1}^l p_{i_{hj}} = 0 ;$$

$$iii) P_{lj} = \left(\frac{1}{2} \right)^{l-H}, \text{ si y solo si } \sum_{h=H+1}^l p_{i_{hj}} = l-H .$$

NOTA. Con este paso, se estipula la probabilidad de ausencia de la especie j en cada partición de h . Nótese que se exponen tres fórmulas para dicha probabilidad: 1) cuando el taxón está presente en algunos sitios representados en la partición, 2) cuando no figura en ninguno de ellos y 3) cuando está presente en todos. Intuitivamente, uno supondría que si una especie no se registra en ninguno de los integrantes de un conjunto de sitios, su grado de ausencia en esa colección debería ser 1, y si la situación es a la inversa, es decir, ocurre en todos, su ausencia debería ser 0. Pero Johnson y Goodall argumentaron que probabilidades de 1 y 0 no tienen "credibilidad biológica" y, en consecuencia, sugirieron las expresiones de los rubros 21.ii y 21.iii.

22) Construir la matriz P :

$$P = \begin{bmatrix} P_{A1} & P_{A2} & \dots & P_{An} \\ P_{B1} & P_{B2} & \dots & P_{Bn} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ P_{F1} & P_{F2} & \dots & P_{Fn} \end{bmatrix}$$

NOTA. Aquí confeccionamos la matriz de probabilidades de ausencia P , la cual consta de F filas (número de particiones del vector f) y n hileras (número de especies).

23) Transformar P a P' :

$$P = \begin{bmatrix} P_{A1} & P_{A2} & \dots & P_{An} \\ P_{B1} & P_{B2} & \dots & P_{Bn} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ P_{F1} & P_{F2} & \dots & P_{Fn} \end{bmatrix} \rightarrow P' = \begin{bmatrix} P'_{A1} & P'_{A2} & \dots & P'_{An} \\ P'_{B1} & P'_{B2} & \dots & P'_{Bn} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ P'_{F1} & P'_{F2} & \dots & P'_{Fn} \end{bmatrix},$$

tal que para toda $l \in \{A, B, \dots, F\}$ y toda $j \in \{1, 2, \dots, n\}$:

$$i) P'_{lj} = \tan \pi(P_{lj} - 0.5).$$

NOTA. Johnson y Goodall no pormenorizaron el motivo de semejante transformación, pero es de suponer que los P'_{ij} se prestan mejor a los acomodos que siguen; por lo menos dejan de estar confinados a la escala 0 a 1 y de hecho se acercan más a la escala de los a^*_{ij} que rellenan la matriz D^{**} . De cualquier manera, gozan de una simetría: por ejemplo, si P_{ij} es igual a 0.9, P'_{ij} es igual a 3.08, y si P_{ij} es igual a 0.1, P'_{ij} es igual a -3.08.

24) Para toda $j \in \{1, 2, \dots, n\}$ ajustar una parábola $m_j(x) = c_0^{(j)} + c_1^{(j)}x + c_2^{(j)}x^2$ a los puntos $(\bar{r}_A, P'_{Aj}), (\bar{r}_B, P'_{Bj}), \dots, (\bar{r}_F, P'_{Fj})$, tal que:

$$i) \begin{bmatrix} c_0^{(j)} \\ c_1^{(j)} \\ c_2^{(j)} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} F & \sum_{l=A}^F \bar{h}_l & \sum_{l=A}^F (\bar{h}_l)^2 \\ \sum_{l=A}^F \bar{h}_l & \sum_{l=A}^F (\bar{h}_l)^2 & \sum_{l=A}^F (\bar{h}_l)^3 \\ \sum_{l=A}^F (\bar{h}_l)^2 & \sum_{l=A}^F (\bar{h}_l)^3 & \sum_{l=A}^F (\bar{h}_l)^4 \end{bmatrix}^{-1} \times \begin{bmatrix} \sum_{l=A}^F P_{lj} \\ \sum_{l=A}^F P_{lj} \bar{h}_l \\ \sum_{l=A}^F P_{lj} (\bar{h}_l)^2 \end{bmatrix}$$

ii) $c_0^{(j)}, c_1^{(j)}, c_2^{(j)}$ son los coeficientes de la parábola $\alpha_j(x)$ que describe la probabilidad de ausencia estimada de la especie j a lo largo del gradiente definido por el vector \bar{h} .

NOTA. Ajustamos n parábolas, una para cada especie, en relación al eje \bar{h} . En lo concerniente al taxón j , la regresión se hace sobre los puntos mencionados en 24, cuyas proyecciones a la abscisa se despejan en el paso 20, para llegar a la expresión $\alpha_j(x)$. De nueva cuenta, el supra-índice (j) pone de relieve que los coeficientes se refieren exclusivamente al caso de la especie j . El modo de calcularlos está plasmado en el inciso 24.i.

25) Construir el vector $r = [r_1, r_2, \dots, r_n]$, tal que:

$$i) r_j = \frac{-c_1^{(j)}}{2c_2^{(j)}}$$

NOTA. Aquí despejamos los valores modales de las n curvas producidas en 24.

26) Construir $z = [z_1, z_2, \dots, z_t]$, el vector de posibles nuevas posiciones de cualquier sitio s_k , tal que para toda $e \in \{1, 2, \dots, t\}$:

$$z_e \in z \text{ si y solo si } z_e \in \{e_{j_1}, e_{j_2}, \dots, e_{j_k}, r_1, r_2, \dots, r_n\}$$

(las ubicaciones $e_{j_1}, e_{j_2}, \dots, e_{j_k}$ y r_1, r_2, \dots, r_n se despejaron respectivamente en los pasos 14 y 25).

NOTA. De acuerdo al ordenamiento preliminar del rubro 9, la posición de un sitio s_{ik} en el gradiente esbozado por h es h_{ik} . Sin embargo, podríamos pensar en muchas otras locaciones de ese paraje. Johnson y Goodall razonaron que es en la vecindad de alguna moda -sea de las curvas de abundancia (las ε del paso 14) o de probabilidad de ausencia (las r del paso 25)- donde el sitio en cuestión tendrá su coordenada de mayor verosimilitud. Así, podemos estipular z_1, z_2, \dots, z_t coordenadas alternativas de s_{ik} y determinar si alguna de ellas es más adecuada que h_{ik} .

27) $M_{ikj}(z_e)$ es la verosimilitud de que z_e sea la nueva posición del sitio s_{ik} , en relación a la especie j :

i) si j está presente en esa localidad ($a_{ikj} > 0$) y, además, j figura en al menos otros dos sitios distintos (por tanto, $j \in \{j_1, j_2, \dots, j_k\}$, ver paso 10) entonces:

$$M_{ikj}(z_e) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\Omega_{kj}^2}} \exp -0.5 \left(\frac{\ln(a_{ikj}) - \mathcal{H}_j(z_e)}{\Omega_{kj}} \right)^2,$$

donde:

$$\mathcal{H}_j(z_e) = b_0^{(j)} + b_1^{(j)}z_e + b_2^{(j)}z_e^2 \text{ (fórmula del paso 13);}$$

$$\Omega_{kj}^2 = \beta_{ik} \left(1 + \frac{1}{g^{(j)}} + \frac{z_e^* z_e^{*T}}{h_j^* h_j^{*T}} \right), \text{ tal que:}$$

β_{ik} se calcula conforme al inciso 17;

$$z_e^* = \begin{bmatrix} z_e - \bar{z} & z_e^2 - \bar{z}^2 \end{bmatrix};$$

\bar{z} es la media de los elementos del vector z ;

$$h_j^* = \begin{bmatrix} h_{1(j)} & h_{2(j)} & \dots & h_{g(j)} \end{bmatrix}, \text{ de modo que:}$$

$\left\{ \binom{(j)}{1}, \binom{(j)}{2}, \dots, \binom{(j)}{g(j)} \right\} \subseteq \{i_1, i_2, \dots, i_m\}$, $i_k \in \left\{ \binom{(j)}{1}, \binom{(j)}{2}, \dots, \binom{(j)}{g(j)} \right\}$ y para toda h en $\{1, 2, \dots, g(j)\}$, $a_{\binom{(j)}{h}j} > 0$ (f_j^* es el vector de coordenadas de los sitios donde está presente j);

$g(f)$ es el número de elementos en f_j^* .

ii) pero si j está ausente en ese sitio ($a_{i_k j} = 0$), o bien si está presente allí, pero no figura en al menos tres localidades de la matriz D , entonces:

$$M_{i_k j}(z_e) = m_j(z_e) = c_0^{(j)} + c_1^{(j)} z_e + c_2^{(j)} z_e^2 \text{ (fórmula del paso 24).}$$

NOTA. En buena medida, el criterio para juzgar si alguna coordenada alternativa z_1, z_2, \dots, z_t de s_{i_k} es mejor o peor que f_{i_k} es el acople entre esa nueva posición del sitio y las curvas de distribución poblacional. Esta idea queda plasmada en el apartado 27, donde se presentan dos funciones de verosimilitud, $M_{i_k j}$, que relacionan la coordenada de la localidad con el valor esperado de la especie j en ese punto, según su curva de respuesta. Son dos verosimilitudes, pues una de ellas (la que figura en 27.i) es con base en abundancias, y la otra (27.ii) se opera cuando j está ausente del sitio en cuestión o bien se limita a menos de tres parajes, es decir, es la verosimilitud con base en la probabilidad de ausencia. Entre mayor sea $M_{i_k j}(z_e)$ más adecuada será la coordenada z_e para el censo s_{i_k} , en relación a la especie j .

En la fórmula de 27.i aparece un nuevo parámetro, $\Omega^2_{i_k j}$, que cumple el papel de una varianza. $\Omega^2_{i_k j}$ combina \mathcal{J}_{i_k} (la fracción promedio de suma de residuos cuadrados de todas las especies presentes en el sitio s_{i_k} , calculada en el paso 17), las localidades (expresadas como elementos de f) donde se registra la especie j y la diferencia entre la posición alternativa z_e y la media de todas las locaciones z . De nueva cuenta se trata de un parámetro que Johnson y Goodall obtuvieron luego de mucha experimentación numérica con datos simulados.

28) Calcular $M_{i_k \bullet}(z) = \prod_{j=1}^n M_{i_k j}(z)$ para todo sitio s_{i_k} en las posiciones:

$$z = \varepsilon_{j_1}, z = \varepsilon_{j_2}, \dots, z = \varepsilon_{j_k}, z = r_1, z = r_2, \dots, z = r_n.$$

NOTA: Las funciones de 27 son respecto a un determinado taxón; en 28, se calcula la verosimilitud de un sitio s_{ik} en relación a todas las especies para una determinada posición z . $M_{ik\bullet}(z)$ es la multiplicatoria de las $M_{ijk}(z)$, calculadas en el punto z con cada uno de los n taxa.

29) Existe un valor $q \in \{\varepsilon_{j_1}, \varepsilon_{j_2}, \dots, \varepsilon_{j_k}, r_1, r_2, \dots, r_n\}$ tal que para todo valor $v \in \{\varepsilon_{j_1}, \varepsilon_{j_2}, \dots, \varepsilon_{j_k}, r_1, r_2, \dots, r_n\}$, $q \neq v$, sucede que: $M_{ik\bullet}(q) > M_{ik\bullet}(v)$.

NOTA. Aquí se plantea que es menester despejar $M_{ik\bullet}(z)$ en cada posición modal, tanto de curvas de abundancia como de probabilidad de ausencia, y encontrar aquella donde $M_{ik\bullet}(z)$ acusa el valor más elevado. Para fines de explicación, denominamos ese punto como q .

30) Calcular: $M_{ik\bullet}(q + \Delta q)$ y $M_{ik\bullet}(q - \Delta q)$.

NOTA: Con la finalidad de hacer una calibración fina de la posición del sitio s_{ik} , los autores estipularon calcular la verosimilitud en dos posiciones muy cercanas y a ambos lados de q . Ahora bien, no podemos indicar el valor de Δq , pues no está especificado en el artículo de Johnson y Goodall.

31) Sea ${}^1h_{ik} \in \{q - \Delta q, q, q + \Delta q\}$ tal que para toda $x \in \{q - \Delta q, q, q + \Delta q\}$, $x \neq {}^1h_{ik}$:

$$M_{ik\bullet}({}^1h_{ik}) > M_{ik\bullet}(x).$$

${}^1h_{ik}$ es la nueva posición del sitio s_{ik} .

NOTA: Escogemos una de las siguientes ubicaciones:

$${}^1h_{ik} = q; \quad {}^1h_{ik} = q + \Delta q; \quad \text{o bien} \quad {}^1h_{ik} = q - \Delta q$$

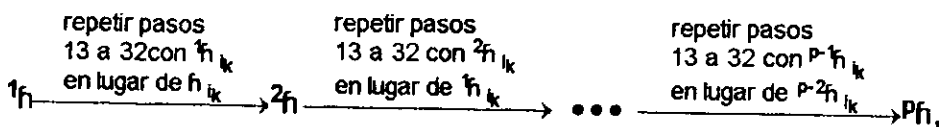
que da la mayor verosimilitud, y esa será la nueva coordenada del censo s_{ik} .

Como se ha señalado en otras ocasiones, el supraíndice a la izquierda de h se

utiliza para denotar una primera calibración del lugar que ocupa el sitio en el ordenamiento.

32) Construir ${}^1h = [{}^1h_{i_1} \quad {}^1h_{i_2} \quad \dots \quad {}^1h_{i_m}]$. 1h es el nuevo ordenamiento de sitios.

33) Ejecutar las siguientes operaciones:



hasta que para todo sitio S_{i_k} :

i) 0.9993_{i_k} (calculado con ${}^{p-1}h_{i_k}$) $< 3_{i_k}$ (calculado con ${}^p h_{i_k}$) $\leq 3_{i_k}$ (calculado con ${}^{p-1}h_{i_k}$)

o bien

ii) $|{}^{p-1}h_{i_k} - {}^p h_{i_k}| < 0.01(w' - w)$ donde:

w es el elemento de menor valor en ${}^p h$ y w' es el de mayor valor en ${}^p h$.

NOTA. El procedimiento de Johnson y Goodall es reiterativo, por tanto, es menester repetir los pasos 13 a 32 tantas veces sean necesarias hasta llegar a una solución estable. Los criterios de finalización son dos:

i) si para todos los censos, los respectivos índices 3_{i_k} de la reiteración p disminuyen menos de una milésima respecto a los 3_{i_k} de la reiteración $p - 1$ (esto supone que mientras nos acercamos a la solución óptima, los 3_{i_k} tienden a disminuir);

ii) si el cambio de posición de todo sitio, al pasar de la reiteración $p-1$ a p , es menos de 1% del rango total $(w' - w)$ que abarca el vector ${}^p h$.

**SEGUNDA PARTE: DESARROLLO HISTÓRICO DEL CONTINUO
VEGETACIONAL Y DE LOS MÉTODOS DE ORDENACIÓN**

CAPÍTULO 7

ANTECEDENTES DEL CONTINUO VEGETACIONAL

Continuo vegetacional es un término que acuñaron Curtis y McIntosh (1951) para denotar patrones ambientales y florísticos relativos a los bosques del suroeste de Wisconsin. Conviene citar en extenso a los autores respecto a esta locución:

Dentro de una provincia florística dada, la amplitud de la tolerancia ambiental de cada especie es más limitada que el espectro completo de ambientes en esa provincia. Mas aún, a pesar de que la tolerancia de cada especie puede solaparse con la de muchas otras especies, el radio de desarrollo óptimo de cada una es distinto al de las demás. Por tanto, no existen grupos de especies arbóreas que ocurran regularmente juntas y sólo juntas, salvo duplicaciones accidentales debidas a estrechos confinamientos ambientales. Más bien, las especies arbóreas ocurren en series de combinaciones que cambian continuamente pero que acusan una secuencia definida. El patrón resulta de un complemento florístico limitado que actúa sobre y es influido por un limitado rango de potencialidades ambientales. Tal gradiente de comunidades se denomina aquí como continuo vegetacional, para diferenciarlo claramente del controvertido concepto de asociación vegetal.¹

La prosa está un tanto aderezada, por lo cual resulta más fácil vislumbrar el continuo en términos gráficos; en la figura 6.1 del capítulo anterior aparece un

¹ Curtis y McIntosh (1951), p. 492. En el original, el texto dice así:

Within a given floristic province, the amplitude of environmental tolerance of each species is more limited than the full range of environment in that province. Furthermore, although the tolerance range of each species may overlap that of many other species, the range for optimum development of each species is different from that of all other species. There are, therefore, no groups of tree species which regularly occur together and only together, except for accidental duplications of narrow environmental ranges. Rather, tree species occur in a continuously shifting series of combinations with a definite sequence or pattern, the resultant of a limited floristic complement acting on, and acted upon by, a limited range of physical environmental potentialities. Such a gradient of communities is here called a vegetational continuum, to differentiate it clearly from the controversial concept of a plant association.

modelo gaussiano de dicha entidad. De cualquier manera, la cita resalta dos elementos nodales:

- 1) el continuo vegetacional consta de ensambles florísticos, ordenados a lo largo de una trayectoria de "potencialidades ambientales" combinadas;
- 2) el continuo y la asociación vegetal son cosas bien distintas.

Resulta evidente que Curtis y McIntosh quisieron desechar un ente teórico controversial -la asociación- y sustituirlo por otro que, según ellos, ofrecía una mayor aserción empírica. En consecuencia, la cita es más clara si entendemos qué es o a qué se refiere dicho concepto problemático. Sobre ello abundaremos en la siguiente sección.

7.1. Unidades de vegetación hasta 1936.

Durante las primeras tres décadas del siglo XX, la literatura botánica se llenó de términos como *soción*, *sociación*, *asociación*, *alianza*, *federación*, *sociedad*, *formación* y otros por el estilo para designar diversas unidades vegetales. Pero, ¿qué debemos entender cuando hablamos de la vegetación subdividida en unidades? Con solo ver los nombres, parece intuitivo que denotan algo más allá del organismo individual o de su inclusión en la categoría especie. De hecho se utilizan para referenciar colectividades o grupos de plantas, por lo regular de distinta especie, que coexisten en hábitats similares. Sin embargo, la idea -al parecer directa y sencilla- suscitó polémicas, pues las voces cursivas de arriba estuvieron sujetas a múltiples interpretaciones o bien pertenecieron a distintos sistemas de clasificación.

Según el relato de Shimwell (1971), las hipótesis acerca de los paquetes vegetales y sus características siguieron un desarrollo marcado por dos eventos importantes: el tercer Congreso Internacional de Botánica de 1910 (celebrado en Bruselas) y el sexto Congreso Internacional de 1935. Antes de 1910 ya existía un malestar respecto a términos con significados confusos; el tercer Congreso ofreció una salida momentánea al problema, pero entre 1910 y 1935 volvieron a surgir discrepancias notorias. Fue en el sexto Congreso donde se establecieron una serie de convenciones que resumen los enfoques fitosociológicos en boga hasta ese momento, los cuales Shimwell ubica en tres líneas de pensamiento, a saber: la escuela Zúrich-Montpellier, la

inglesa (que incluye a británicos y norteamericanos) y la tradición escandinava. A continuación, narramos brevemente los episodios destacados de tal desarrollo.

El término *asociación* es uno de los más antiguos utilizados para describir y analizar la vegetación; incluso antecede a la palabra *ecología*. Aparece en la obra de Humbolt, *Essai sur la Géographie des Plantes*, publicada en 1805; Schouw propuso utilizar el sufijo *etum* para designarla (por ejemplo, *Quercetum* para un bosque constituido principalmente por encinos), en su libro *Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeografie*, impreso en 1823. Grisenbach, en un artículo de 1838, titulado "*Über den Einfluss des Klimas auf die Begränzung der natürlichen Floren*", la definió así:

un grupo de plantas que muestra una fisionomía definida... y está caracterizado sea por una sola especie social, un complejo de especies dominantes pertenecientes a una familia o, por último, un agregado de especies que si bien pertenecen a diversos grupos taxonómicos, tienen una peculiaridad (fisionómica) en común.²

A Grisenbach también se le atribuye el haber acuñado la voz *formación* que, en sus escritos tempranos, se refiere a un tipo de vegetación que se da sobre un determinado tipo de suelo. No obstante, en una obra posterior (*Die Vegetation der Erde*, publicada en 1872), el autor utilizó la palabra *formación* para designar grandes extensiones fitogeográficas dependientes del clima, tales como la tundra.

Según McIntosh (1985) y Cittadino (1990) el primer libro que incorpora la locución "ecología vegetal" en su título es *Plantensamfund: Grundræk af den Ökologiska Plantegeografi* del danés E. Warming. Esta obra, aparecida en 1895, tuvo un impacto inmediato entre botánicos de Europa y América; de hecho, es uno de los trabajos que marca el inicio de la ecología como disciplina que se reconoce a sí misma. Allí, Warming define la asociación como "una comunidad con una composición florística definida", pero fue

² citado en Shimwell (1971), p.45. La cita textual reza así:

a group of plants which bears a definite physiognomic character... characterized by a single social species, by a complex of dominant species belonging to one family, or, finally, it may show an aggregate of species, which, though of various taxonomic character, have a common (physiognomic) peculiarity.

Cabe decir que Shimwell toma este pasaje de una traducción al inglés, hecha por Clements.

cauteloso en cuanto a la naturaleza compacta o cerrada de esta categoría, pues agrega:

Las diferentes comunidades, no es necesario decirlo, rara vez están demarcadas nítidamente unas de otras. Así como suelo, humedad y otras condiciones externas están conectadas por transiciones muy graduales, también de ese modo lo están las comunidades de plantas...³

Para finales del siglo XIX, los términos asociación y formación se empleaban indistintamente, sea para denotar ensambles florísticos referidos a una clase edáfica o bien característicos de un determinado tipo climático.

La escuela Zürich-Montpellier.

Esta línea de estudio nació en el Congreso Internacional de Botánica de 1910, donde Flahault de Montpellier y Schröter de Zürich acordaron la siguiente definición:

Una asociación es una comunidad de plantas de composición florística definida, que presenta uniformidad fisionómica y que crece en condiciones uniformes de hábitat.⁴

Brockmann-Jerosch, uno de los precursores de dicha escuela, en su libro *Die Pflanzengesellschaften der Schweizeralpen*, de 1907, enfatizó la constancia como piedra angular de la asociación. Supóngase que una determinada zona de estudio cumple el requisito de la cita recién expuesta, y el investigador decide tomar muestras de esa área; las especies constantes son aquellas que ocurren en más de cincuenta por ciento de los censos y el conjunto de ellas constituye la asociación, según el razonamiento de Brockmann-Jerosch. Por su parte, Gradmann, en un artículo que data de 1909 ("*Über Begriffsbildung in*

³ citado en McIntosh (1985), p. 130, como:

The different communities, it need hardly be stated, are scarcely ever sharply marked off from one another. Just as soil, moisture, and other external conditions are connected by the most gradual transitions so likewise are the plant communities...

⁴ citado en Shimwell (1971), p. 46-47:

An association is a plant community of definite floristic composition, presenting a uniform physiognomy, and growing in uniform habitat conditions.

der Lehre von den Pflanzenformationen"), señaló que las asociaciones parecidas entre sí pueden ser agrupadas en unidades mayores, unidades que Gradmann denominó formaciones.

Entre 1910 y 1935, la tradición Zürich-Montpellier quedó marcada por los trabajos de dos destacados fitosociólogos, Braun-Blanquet y Rübél. El primero subrayó la importancia de la composición florística y relegó la fisionomía a un segundo plano. Siguiendo los lineamientos de Brockmann-Jerosch, Braun-Blanquet reconoció la importancia de taxa constantes para clasificar la vegetación, pero concibió la asociación como una entidad formada por especies características, las cuales no necesariamente son constantes. Presentan estrechos rangos de tolerancia ambiental y, por consiguiente, figuran casi exclusivamente en aquellas localidades señoreadas por la unidad tipo a la que dichas especies pertenecen. Se diferencian de las constantes, pues estas últimas pueden ser persistentes en diversas comunidades. Entendida así, la asociación es un ente abstracto: ningún investigador lo "ve" de buenas a primeras en el campo. Para Braun-Blanquet, era menester construir tablas detalladas de censos versus especies, reagrupar los sitios de muestreo según sus similitudes florísticas y, entonces, se revelarían "núcleos" de taxa característicos. En el sistema de este investigador, las asociaciones emparentadas entre sí -es decir, aquellas que acusan una fuerte afinidad composicional- forman *alianzas*; éstas a su vez se agrupan en *órdenes*, los cuales se colapsan en unidades mayores denominadas *clases*. El nivel más alto de la jerarquía se corresponde con una región geográfica definida por un elemento florístico peculiar. El esquema de Rübél es muy parecido, salvo que las alianzas se clasifican en formaciones, categorías que se basan en dominancia y codominancia fisionómica en el estrato superior del manto vegetal. Por ejemplo, el *maquis* mediterráneo (algo estructuralmente parecido al *chaparral* californiano) está dominado por especies esclerófilas. Por arriba de la formación figura la formación-clase, la cual refiere a tipos de vegetación mundial, determinados por el macroclima (por ejemplo, *Pluvillignosa* abarca todos los bosques tropicales).

La escuela inglesa

Según Shimwell, la tradición inglesa surgió a partir de 1910, cuando las terminologías y enfoques de investigadores norteamericanos y británicos confluyeron en un mismo torrente de ideas. En ese año apareció *The Fundamental Units of Vegetation* de Moss, donde se especifica que:

Una formación de plantas comprende las asociaciones progresivas que culminan en una o más asociaciones principales estables, y comprende también las asociaciones regresivas que resultan de la descomposición de la asociación principal, siempre y cuando estos cambios ocurren en el mismo hábitat.⁵

Esta hipótesis supone la existencia de sucesiones: un terreno denudado, sea por algún disturbio fuerte o porque ese girón de tierra ha sido levantado por el meandro de un río u otro proceso semejante, es colonizado por plantas, las cuales forman conjuntos florísticos sucesivos en el tiempo hasta llegar a un ensamble perdurable. La concepción de Moss se retrotrae a la obra de un germano -Drude- que data de 1896 y se titula *Deutschlands Pflanzengeographie*. Allí, la formación se caracteriza por: 1) una asociación principal, producto de una sucesión de asociaciones secundarias e inestables que con el tiempo convergen en esa principal; 2) consiste de formas de vida biológicamente relacionadas y 3) se erige sobre sustratos similares. En Estados Unidos, Clements desarrolló estas ideas e introdujo su concepto de climax climático: la serie que desemboca en una comunidad vegetal estable así como la composición de esta última es producto del macroclima que impera en la región. Clements enfatizó el paralelismo entre la formación climax y un ser vivo: tal como sucede con éste, aquélla nace, crece, madura y muere. Semejante proceso de desarrollo se denomina *serie* y cada uno de sus estadios recibe el nombre de *fase seral*.

A diferencia del esquema desarrollado por Braun-Blanquet, el sistema clementsiano no centra su atención en especies constantes sino en taxa dominantes. Conviene citar en extenso al norteamericano respecto a este último concepto:

De acuerdo a la interpretación prevaleciente, una dominante es un organismo cuyas relaciones con el clima y reacciones sobre el hábitat están de tal modo definidas que el

⁵ citado en Shimwell (1971), p. 48. El pasaje que reproduce Shimwell reza así:

A plant formation comprises the progressive associations which culminate in one or more stable or chief associations and the retrogressive associations which result from the decay of the chief associations, so long as these changes occur on the same habitat.

organismo controla la comunidad y asigna a las otras especies posiciones subordinadas de diverso rango...

Las características principales de una dominante se indican a continuación:

- 1) Las dominantes reciben todo el impacto del clima o factor aéreo...
- 2) Son especies mejor adaptadas al clima o habitat, según sea el caso, y, en consecuencia, son las que más abundan en términos de densidad o peso, así como las que se reproducen de manera más estable.
- 3) Reaccionan directamente sobre el clima y ... modifican las relaciones de agua y luz...
- 4) Las dominantes de [la formación] climax toman posesión del territorio y lo mantienen contra todo intruso, siempre y cuando el clima oscile dentro de su rango normal; en cambio, la ocupación de dominantes propias de fases serales está limitada por fases subsecuentes.
- 5) Las dominantes del climax continúan creciendo y reproduciéndose en las condiciones que ellas mismas imponen, mientras que las dominantes de fases serales reaccionan sobre el hábitat de tal manera que favorecen la invasión gradual de sus sucesoras.
- 6) Las dominantes... dadas sus particulares formas de vida y abundancia...constituyen la base de las coacciones reinantes que integran a la comunidad biótica.⁶

⁶ Clements y Shelford (1939), p. 238-239. La cita textual dice así:

According to the prevailing interpretation, a dominant is an organism with such definite relations to climate and such significant reactions upon habitats ... as to control the community and assign to the other species subordinate positions of varying rank...

The major characteristics of dominants may be indicated as follows:

1. Dominants receive the full impact of the climate or the aerial factor...
2. They are the species best adjusted to climate or habitat as the case may be, and hence are regularly most abundant in terms of density or weight, as well as most stable in reproduction.
3. They react directly upon the climate, modifying water and light relations...
4. Climax dominants take possession of territory and hold it against all comers as long as climate oscillates only within its proper range, while the occupation of seral dominants is limited by succeeding stages.
5. Climax dominants are able to continue to grow and reproduce in the conditions due to their reactions, while seral ones react upon the habitat in such a way as to gradually favor the invasion of their successors.

Ahora bien, cuando el autor habla de formación climax se refiere a una cubierta vegetal de gran extensión, tal como queda de manifiesto en los catorce grandes bloques en los cuales clasificó la vegetación de Norteamérica. Para ello, empleó categorías como chaparral (climax *Quercus-Ceanothus*), tundra (climax *Carex-Poa*), bosque boreal (climax *Picea-Larix*), matorral desértico (climax *Larrea-Franseria*) y otras por el estilo. Pero además de la *formación*, Clements (1936) privilegió los términos *asociación*, *consociación*, *faciación*, *lociación*, *sociedad*, *asociés*, *consociés* y *sociés*.

Ya hemos dicho que la formación es la vegetación estable, sintonizada al macroclima, pero cabe la posibilidad de que existan climas regionales dentro del área que abarca dicha unidad; esas diferencias regionales dan pie a diversas asociaciones, cada una marcada por un complemento particular de dominantes y subdominantes. El consociación se refiere a unidades, dentro de la asociación, cuyo estrato superior está compuesto por sólo una especie. En realidad se trata de una clase más o menos abstracta, pues difícilmente hay situaciones así en la naturaleza. Clements (1936) señaló que la *faciación* es la subunidad concreta de la asociación, marcada por rangos aún más localizados de temperatura, precipitación y evaporación. Por su parte, las *lociaciones* son divisiones más finas de la *faciación*, y surgen gracias a variaciones edáficas, de exposición, altitud, etcétera, las cuales generan diferencias en las abundancias y agrupamientos de las dominantes. Son, por tanto, unidades fragmentadas, que aparecen aquí y allá, según las condiciones del terreno. Finalmente, la *sociedad* es una agrupación de plantas subordinadas; por ejemplo, las que ocupan un estrato inferior al dosel o aquéllas cuyo ciclo de vida se restringe a una determinada estación del año. Hasta aquí, la terminología se refiere al climax, las fases serales reciben los clasificadores paralelos de *asociés*, *consociés*, *faciés*, *lociés* y *sociés*.

Según Bowler (1998), el holismo de Clements -la idea de que la vegetación es un superorganismo- tiene raíces en Spencer, y se adecua a la teoría evolutiva de Lamarck. Al respecto, Bowler dice:

Ajustándose al modelo del organismo social propuesto por Spencer, [Clements] adoptó la idea de que la comunidad vegetal era un genuino superorganismo con vida autónoma. La comunidad era algo más que

6. Dominants... by virtue of life form and abundance in particular... usually constitute the basis for ruling coactions, which serve as a primary bond in the biotic community.

una colección de especies que trabajaban juntas por ventaja mutua - obedecía leyes que sólo se podían entender en un nivel que trascendiera el de los organismos individuales...⁷

en otro pasaje, señala que:

En ecología, la escuela de investigación de Clements continuó floreciendo hasta los años treinta. Muchos de sus alumnos, incluso John Phillips, adoptaron la interpretación organicista del clímax. En artículos publicados en 1934 y 1935, Phillips declaró su fidelidad a la idea del clímax como superorganismo y la enlazó con la filosofía holista expuesta por escritores como J.C. Smuts. Los holistas se oponían vehementemente a la teoría darwiniana de la selección, y se inclinaban por el lamarckismo...⁸

Aunque esta última cita no deja claro si Clements era lamarckiano o no; en la página 273 del libro de Bowler, el autor afirma que a Clements "poco le interesaba la evolución... sin embargo, su lenguaje al hablar del desarrollo de la comunidad evoca intensamente el desarrollismo de Haeckel y el evolucionismo progresista de la era darwiniana".

Otros destacados miembros de la escuela inglesa fueron Cooper, Nichols y Tansley, quienes compartían la idea de unidades de vegetación como cuasi-organismos, pero en vez de asociar un clímax a cada región, favorecieron el *policlímax*, es decir, unidades maduras, "productos finales" de sucesiones, pero en lugar de estar moldeadas exclusivamente por el clima, respondían también a factores edáficos. Desde este punto de vista, la formación es un complejo de asociaciones, todas ellas de fase clímax, pero además de responder a climas regionales, también pueden estar restringidas a determinados tipos de suelo y a otros factores importantes. Así, el *policlímax* es un mosaico de comunidades que refleja el mosaico de hábitats.⁹

⁷ Bowler (1998), p. 273.

⁸ Bowler (1998), p. 384. La cita menciona a J. C. Smuts, soldado y estadista sudafricano, quien escribió *Holism and Evolution*, libro publicado en 1926. De acuerdo a Bowler, allí Smuts establece un vínculo entre el holismo y la teoría de caracteres adquiridos.

⁹ Ver Shimwell (1971), p. 54-55, 130.

La escuela nórdica

La tradición escandinava -también denominada escuela de Uppsala por Shimwell--postuló categorías con base en la estratificación de la cubierta vegetal y la composición estructural de las capas. Tal noción se remonta a Hult y su artículo "Blekinges vegetation" de 1885, relativo a la flora de Finlandia. En ese trabajo el concepto de formación es similar al de Grisebach, arriba mencionado (es decir, el manto verde que se erige sobre cierta clase edáfica). Las clasificaciones con base en la fisionomía de estratos fueron desarrolladas posteriormente por von Post y Sernander en "Pflanzenphysiognomischen Studien auf Torfmooren in Närke" de 1910, así como por Raunkiaer en su "Formationsundersøgelse og Formation sstatistik", también de ese año. Raunkiaer confeccionó una tipología de formas de vida según la posición de yemas que generan nuevo tejido vegetal *después de una temporada desfavorable*. A grandes rasgos, sus agrupaciones son:

- 1) Fanerófitas- plantas cuyos órganos de renuevo se ubican en la parte apical de brotes erectos;
- 2) Chaméfitas- plantas con yemas sobre tallos postrados, cercanos al suelo;
- 3) Hemicriptófitas- con órganos de renuevo al ras del suelo;
- 4) Criptófitas- plantas cuyos órganos regenerativos están enterrados;
- 5) Therofitas- plantas anuales que sobreviven las temporadas desfavorables en forma de semilla.

Durante el periodo 1910-1935 existió una rivalidad marcada entre las escuelas Zúrich-Montpellier y Uppsala, pero esto no excluyó convergencias parciales de terminologías. Shimwell señala que para fines de los años veinte, la escuela boreal contaba con un sistema de clasificación fisionómica y ecológica, cuya unidad fundamental era la *sociación*: una comunidad de plantas -homogénea en cuanto a su composición de especies-, estratificada en capas (clases de formas de vida) con una o varias dominantes típicas en cada franja. Un conjunto de sociaciones marcadas por la(s) misma(s) dominante(s) en el estrato superior constituye un consociación, y como puede verse el término se refiere a algo parecido a lo que dicho rótulo significa en el

sistema de Clements. El siguiente nivel jerárquico de la sinecología nórdica es la asociación, entidad compuesta de especies dominantes y especies constantes, seguido por la *federación* -equivalente a la *alianza* de la tradición Zúrich-Montpellier. Por último, destaca la formación, concepto análogo al de climax y/o policlimax de la escuela inglesa.

En un artículo retrospectivo sobre la historia de la fitosociología, Noy-Meir y van der Maarel (1987) dedican una sección a Du Rietz, el investigador más destacado de la escuela Uppsala, según dicen los autores. El texto expone algunas de las ideas sobresalientes de este ecólogo, a saber:

- 1) Las asociaciones caracterizadas por dominantes presentan fronteras marcadas entre sí, aún si los factores del entorno acusan cambios paulatinos.
 - 2) Con frecuencia se observan asociaciones distintas sobre terrenos sujetos a similares condiciones de hábitat.
 - 3) Muchos taxa secundarios ocurren de manera constante en una asociación pero no en otras.
 - 4) Los tres fenómenos anteriores se deben a interacciones competitivas entre dominantes, de modo que si la localidad es propicia para dos de ellas, una excluye a la otra. El resultado de semejante lucha estriba en cuántos propágulos puede incorporar cada una en la contienda; dicho número depende de la abundancia relativa de ambas especies en la vegetación circundante, así como de cierto efecto fundador -cuál de ellas llegó primero. La constancia de taxa secundarios en algunas asociaciones se debe a que están adaptados a las condiciones que imponen las dominantes del grupo.
- Du Rietz también desarrolló una taxonomía con base en los estratos de la vegetación o *sinusia*. Se trata de una colección de especies con formas de vida y requerimientos ecológicos similares, por ejemplo, el manto de criptógamas en un páramo. Por tanto, la sociación se descompone en entidades más pequeñas, cada una referente a una capa vegetal. Tales subunidades, tomadas de manera independiente, se someten a una clasificación jerárquica. Así, la sinusia de rango más bajo corresponde a la categoría *soción*, el conjunto de siciones similares constituyen un siguiente

nivel sinusial, el *consoción*, y por encima de éste se erigen las agrupaciones *asociación*, *federión* y *formión*.¹⁰

El congreso de 1935

La diversidad de nomenclaturas y escuelas obligó al sexto Congreso Internacional de Botánica llegar a acuerdos mínimos tocantes a uniformar terminologías. Tres fueron las resoluciones en este sentido: i) utilizar la categoría *sociación* de la tradición escandinava para caracterizar unidades de acuerdo a sus estratos y las dominantes en cada uno; ii) emplear el término *asociación* conforme a los lineamientos de Braun-Blanquet, con énfasis en especies características; iii) conjuntar las asociaciones y sociaciones en alianzas y éstas en jerarquías superiores, según el esquema de la escuela Zürich-Montpellier.

El panorama que hemos dibujado (con trazos muy gruesos) pone de relieve que, a pesar de las diferencias, la sinecología a principios del siglo XX concebía la cubierta vegetal como un conjunto de entidades más o menos discretas. El significado biológico que se les atribuía merece toda una investigación histórica y filosófica profunda que rebasa el presente trabajo.¹¹ No obstante, parece claro que tales unidades no se vislumbraban como meros artefactos instrumentales de una clasificación. Al contrario, las categorías *sociación*, *asociación*, *formación*, etcétera se entendieron como parte del mobiliario del mundo, de lo que es real. Es precisamente esta idea la que fue puesta en duda por los ecólogos que desarrollaron teorías del continuo vegetacional y el aparato técnico concomitante -los métodos de ordenación- a partir de los años cincuenta. Desde su punto de vista, lo real era el continuo mientras que la *asociación* y sus derivados eran parte de lo imaginario; seguían siendo útiles para hacer descripciones generales, pero poco servían para desentrañar dinámicas poblacionales y comunitarias en relación al ambiente.

7.2. La asociación individualista de Gleason

Gleason fue un disidente dentro de la sinecología norteamericana de los años veinte. Combatió el concepto *organísmico* clementsiano con el

¹⁰ Véase Shimwell (1971), p. 57-58.

¹¹ La teoría de vegetación-unidad ha sido tratada extensivamente por Whittaker (1962).

siguiente contra argumento: los patrones visibles en la vegetación son producto del comportamiento individual de las especies, y este comportamiento está influido por las presiones del ambiente y por la capacidad de migración que tiene cada taxón, capacidad igualmente regulada por condiciones del entorno. En "*The individualistic concept of the plant association*" (Gleason, 1926), atacó el concepto de asociación vegetal, pero no para desecharlo; lo que pretendía era describir un enfoque distinto, individualista como dice el título. La idea sobresaliente del artículo es que la asociación no es una entidad estática, es dinámica.

La noción que él enjuicia plantea un área de vegetación cuyas características esenciales son la extensión espacial, una estructura (tanto en términos de fisionomía como de composición florística) más o menos uniforme y distintiva de otras floras circundantes. Se trata pues de una unidad discreta, y su existencia presupone (sea de manera implícita o explícita) su carácter de organismo, o bien, de una clase natural. Gleason arremetió por el flanco de la definición y sus tres elementos más destacados: regularidad fisionómica, extensión espacial y acotamiento marcado entre una asociación y otra.

El autor no pretendía desconocer que existen áreas geográficas con cierta uniformidad estructural en cuanto a sus cubiertas vegetales; sin embargo, propuso que tal caracterización es sólo una primera y superficial imagen, es una cuestión de grado. Depositando su confianza en el análisis estadístico, razonaba que la investigación revelaría divergencias entre las unidades de muestro, sin que ningunas dos mostraran una estructura del todo igual. De hecho, semejantes diferencias ya despuntaban en la literatura especializada de su tiempo, y daban pie a consideraciones disímbricas respecto a la naturaleza de la asociación y la escala para estudiarla, como hemos visto en la sección anterior. Para Gleason, el estado actual de la sinecología ponía de relieve sólo dos hechos reales y verificables: la uniformidad estructural precisa de la vegetación no existe, y no hay consenso en cuanto al grado de variación permitido para llamar "asociación" a un trozo de paisaje vegetal.

En lo tocante a la extensión espacial y delimitación, Gleason reconoció que, en determinadas circunstancias -condiciones ambientales extremas, o bien cambios abruptos de esas condiciones entre un lugar y otro- la idea de una unidad delimitada pudiera parecer factible. No obstante, advierte contra un determinismo ambiental, escultor de la composición florística de una zona. Si bien el medio ejerce presiones selectivas, no por ello se puede decir que dos sitios con características ambientales iguales alberguen siempre la misma

vegetación, ni que dos ensambles florísticos similares ocurran siempre en ambientes parecidos. Por otro lado, en lugar de una frontera rígida entre asociaciones, el autor da múltiples ejemplos de transiciones graduales en los conjuntos de especies, en sintonía con pequeños cambios continuos en el ambiente:

... En [algunos] lugares, especialmente donde existe una transición gradual de ambientes, hay una amplia transición correspondiente en la vegetación. Ejemplos de esta última condición se encuentran con facilidad en cualquier región árida y montañosa. Los bosques de encino de la serranía costera del sur de California descienden, en muchas lugares, sobre los pastizales de los pies de montaña luego de una amplia zona de transición en la cual el número de árboles se va haciendo menos y la distancia entre ellos se va haciendo mayor, hasta que desaparecen por completo. En Utah se pueden interponer muchas millas de matorrales intercalados con juniperos entre la asociación de matorrales desérticos, en las partes de menor elevación, y los sitios puros de juniperos en altitudes mayores. Resulta obvio, por tanto, que no siempre es posible definir con exactitud las fronteras geográficas de la asociación y que ocurren en verdad mezclas de asociaciones.

Por lo regular, estas zonas de transición, sean amplias o estrechas, están pobladas por las dos asociaciones en cuestión, pero no hay escasez de situaciones donde un número de especies colonizan el área de transición más libremente que en las asociaciones contiguas. Tal es el caso del contacto entre praderas y bosques, donde ocurren muchas especies de este tipo, seguramente porque sus requerimientos óptimos de luz se ven mejor satisfechos en la tenue sombra de la frontera que en el intenso sol de la pradera o la densa sombra del bosque. De acuerdo a la composición específica de dicha transición, ésta casi se erige a la dignidad de una asociación independiente.¹²

¹² Gleason (1926), p. 11-12. La cita textual reza así:

... In [some] places, especially where there is a very gradual transition in the environment, there is a correspondingly wide transition in the vegetation. Examples of the latter condition are easily found in any arid mountain region. The oak forests of the southern Coast Range in California in many places descend upon the grass-covered foothills by a wide transition zone in which the trees become very gradually

Así como Gleason trata la extensión espacial de la asociación, también menciona algunas consideraciones respecto a su extensión temporal. Señala la existencia de comunidades efímeras, y puesto que la vida de una asociación puede ser larga o corta, se pregunta cómo responde a esto la "teoría en boga". Él mismo advierte que la concepción criticada¹³ alude a dichas comunidades efímeras como momentos embrionarios de una futura asociación, que se asentará en ese lugar. Incluso, tales fases serales son -según Gleason hace decir a sus adversarios- más o menos "fijas", una secuencia constante de estadios. Pero esta concepción le parece falsa; sí reconoce que existe el fenómeno de la sucesión, mas disiente en cuanto a que las fases sean "fijas". Desde su punto de vista, la vegetación colonizadora de un lugar perturbado es producto de una serie de accidentes relativos a la dispersión y establecimiento de semillas provenientes de zonas contiguas; las etapas iniciales de la sucesión pueden ser múltiples, y sus desarrollos subsecuentes seguir derroteros distintos. No es el caso, pues, de una secuencia regular y preestablecida.

Con base en todos los argumentos anteriores, Gleason sostiene que es menester reformular el concepto de asociación; de vislumbrar la comunidad vegetal no como un organismo en sí, sino como una coincidencia de diversos individuos en un sitio determinado, al cual pudieron migrar y establecerse pues allí existían las condiciones necesarias para su desarrollo. Por tanto, la asociación gleasoniana no es una unidad marcada por un carácter, estructura y permanencia fija, es una yuxtaposición de individuos -sean de la misma o de

fewer and further apart until they ultimately desapper completely. In Utah, it may be miles from the association of desert shrubs on the lower elevations across a mixture of shrubs and juniper before the pure stands of juniper are reached on the higher altitudes. It is obvious, therefore, that it is not always possible to define with accuracy the geographical boundaries of an association and that actual mixtures of associations occur.

Such transition zones, whether broad or narrow, are usually populated by species of the two associations concerned, but instances are not lacking of situations in which a number of species seem to colonize in the transition zone more freely than in either of the contiguous associations. Such is the case along the contact between prairie and forest, where many species of this type occur, probably because their optimum light requierments are better satisfied in the thin shade of the forest border than in the full sun of the prairie or the dense shade of the forest. Measured by component species such a tranistion zone rises almost to the dignity of an independent association.

Tal observación resulta significativa, pues el patrón continuo de variación composicional estimulado por el patrón continuo de variación ambiental fue una idea rectora para los pioneros de la ordenación en la década de los cincuenta.

¹³ Curiosamente, Gleason no menciona a Clements en su artículo de 1926, pero es evidente que Clements es uno de los blancos principales de su crítica.

distintas especies- que resulta de un conjunto de causas en operación continua. En cuanto a estas últimas, el autor hizo hincapié en dos de ellas: la migración de plantas y la selección ambiental. Por consiguiente, el ensamble de especies en un lugar preciso es producto de una serie ininterrumpida de eventos accidentales -la llegada de propágulos a la localidad- y del papel moderador que juega el ambiente de esa zona, pues dispone cuáles individuos establecidos completan su ciclo de vida. Pero las presiones del entorno no son únicas ni constantes: el medio es un complejo de condiciones que fluctúan a lo largo del tiempo, y semejantes cambios no necesariamente acusan un patrón discernible. Ambas fuerzas -migración y selección ambiental- actúan de manera independiente en cada área, no importa cuán pequeña sea, y no guardan ninguna relación con los procesos que suceden en otras zonas. Tampoco se vinculan directamente con la vegetación de otro lugar, salvo en el caso de que ésta sirva de fuente de propágulos o controle de alguna manera ciertos factores ambientales que influyen en el sitio original. El efecto de estas dos causas principales no es producir grandes extensiones con una cubierta vegetal similar, sino determinar que un individuo se establezca y desarrolle, en cada trozo mínimo del paisaje. La existencia de una vegetación en cierta medida homogénea sobre un territorio amplio se debe a que los factores causales son de naturaleza semejante en toda esa superficie.

Una interpretación extrema de la hipótesis gleasoniana es que la composición de cualquier bosque, matorral o páramo, en cada unidad mínima de superficie, es una cuestión de azar y, en consecuencia, no despunta patrón alguno al comparar diversas áreas entre sí. La sinecología del momento no estaba preparada para tan fuerte cuestionamiento. La idea de Gleason fue severamente criticada por sus colegas; Nichols, en un ataque frontal a la concepción individualista, señaló:

El único procedimiento posible es seleccionar entre los grupos los tipos más destacados y extremos, estudiar y describirlos con cuidado, y luego describir los grupos intermedios de acuerdo a su posición entre los prototipos.¹⁴

¹⁴ Citado en McIntosh (1967), p. 134. La cita en inglés reza así:

The only possible procedure is to select the extreme marked types of the groups and giving these careful study and description, to describe the intermediate kinds according to their position between the types.

7.3. Primeros ensayos continuistas en Europa

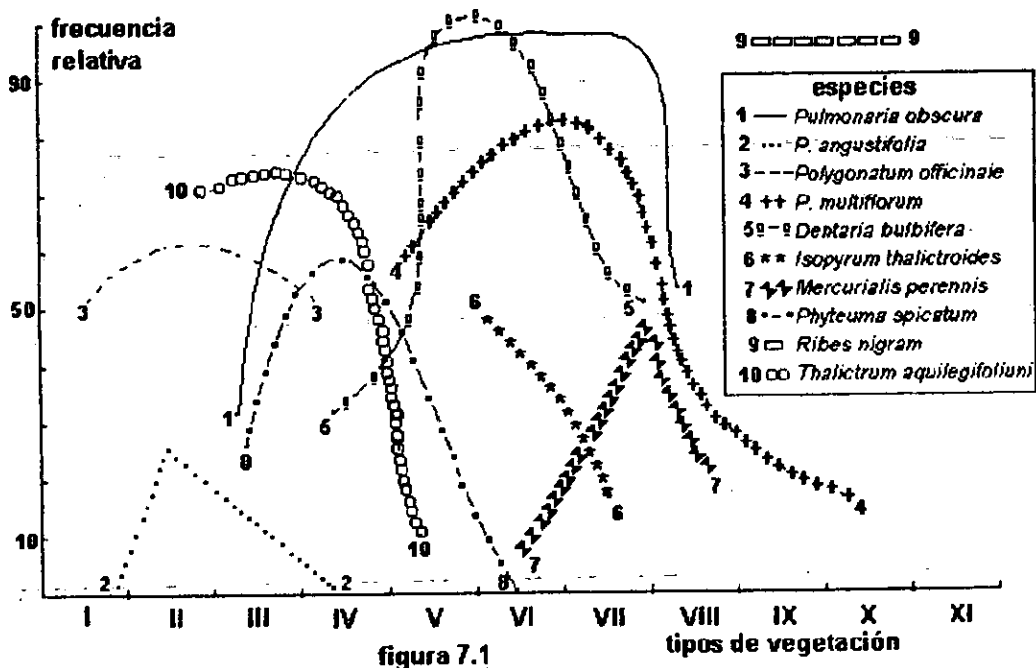
A partir de los cincuentas, la literatura ecológica anglosajona (Crawley, 1983; Curtis y McIntosh, 1951; Gauch; 1982, McIntosh, 1967, Whittaker, 1956 y 1967, por sólo nombrar algunos) señala que Gleason fue un antecedente de la entidad teórica denominada continuo vegetacional. Sin embargo, no fue el único y, como dice Goodall (1963), es discutible si su hipótesis individualista prefigura un continuo, pues sólo indica que un ensamble de plantas en cualquier lugar es producto de los comportamientos individuales de dichos organismos. El continuo vegetacional supone algo más fuerte: existe una trayectoria o gradiente ambiental, y en relación a ella las especies acusan determinadas curvas de respuesta. La versión individualista de tal estructura postula que ningunas dos curvas alcanzan sus óptimos o valores máximos en la misma coordenada del gradiente. En algunos pasajes de Gleason (1926) - como el que reproducimos en la sección 7.2- se deja entrever algo semejante, pero no se asienta de manera explícita. Sólo se pone de relieve que entre dos asociaciones tipo puede existir una amplia zona de transición, de modo que hay una intergradación paulatina de taxa entre una y otra agrupación, conforme cambian las condiciones del entorno. Uno podría ver gradientes y curvas de respuesta en esta forma de presentar las cosas, pero no necesariamente lo veía así Gleason. De cualquier manera, el hecho de presentar un enfoque donde no intervienen unidades vegetales discretas ya daba municiones a una visión continuista de la vegetación.

Pero, decíamos, Gleason no fue el único que en los años veinte y treinta exploraba cuestiones semejantes. Whittaker (1962; 1967) pone de relieve que, de manera independiente, Lenoble en Francia y Ramensky en la Unión Soviética también estaban desarrollando teorías individualistas en cuanto a los patrones de distribución de plantas, con el mismo rechazo de sus colegas, según aporta McIntosh (1967). Incluso, Whittaker (1967) argumenta que las teorías de continuo vegetacional le deben más a Ramensky que a Lenoble o a Gleason, pues el ruso no sólo enfatizó la singularidad de cada especie en cuanto a su estructura genética, características fisiológicas y dinámica poblacional -en consecuencia, ningunos dos taxa tienen la misma distribución-, también sostuvo que a lo largo de un gradiente ambiental continuo, la composición florística cambia gradualmente.

En el panorama histórico que ofrece Whittaker destaca otro antecedente importante: el concepto de *serie ecológica*, formulado por Cajander, investigador finlandés que a principios de siglo propuso ordenar

tipos comunitarios respecto a trayectorias de hábitat. No obstante, la concepción de Cajander dista de estar emparentada con la de Gleason; el tipo comunitario es una categoría que agrupa sitios con estratos inferiores similares-en-cuanto-a-composición-de-especies; es, por tanto, una entidad prototipo. Allí no está la deuda teórica que quiere subrayar Whittaker, el acento lo pone en la idea de gradación ambiental. Menciona además el trabajo de otro escandinavo, Hansen, quien en los años treinta elaboró series ecológicas respecto a gradientes combinados de altitud sobre el nivel del mar y cobertura de nieve, para vegetaciones de Islandia y Dinamarca. Luego describió las tendencias que acusaban las diversas formas de vida a lo largo de dichas trayectorias.

Por su parte, Maycock (1967) afirma que el primer diagrama de continuo se debe al fitosociólogo polaco, J. Paczoski y su obra *Lasy Bialowiezy (Bosques de Bialowieza)*, publicada en 1930. Allí, Paczoski dispuso once tipos de vegetación en una secuencia que iba de los más secos y pobres en nutrientes a los más húmedos. En relación a dicho ordenamiento, plasmó las curvas de respuesta de diez especies del sotobosque (las curvas se construyeron en términos de la frecuencia relativa). La figura 7.1. ilustra el diagrama del polaco, tal como lo rescata Maycock.



I.- pino; II.- pino-encino; III.- pino-encino-carpe; IV.- abetos; V.- carpe-encino;
 VI.- carpe; VII.- carpe-arce; VIII.- carpe-fresno; IX.- aliso-fresno;
 X.- aliso-abeto; XI.- aliso-abadul

Existe un cambio de mentalidad cuando se ordena la vegetación en series que delatan direcciones ambientales, en lugar de clasificarla en unidades como asociaciones, sociaciones, etcétera. Al respecto, conviene recurrir a un ejemplo muy sencillo que aparece en Whittaker (1967). Supóngase un observador del paisaje, situado en la cima de una montaña: a sus pies ve un mosaico de colores, tonalidades de verde que indican zonas de diversas composiciones florísticas. El observador podría clasificar los "granos" del mosaico en clases (por ejemplo, ubicar todos los verdes claros en un grupo, los tonos intermedios en otro y los verdes oscuros en una tercera categoría), y dilucidar ciertos rasgos distintivos de cada clase, que además de su color incluyen posición topográfica, especies dominantes y/o características, fisionomía, etcétera. Pero también podría proceder de otra manera: ubicar los granos del mosaico en una banda, por ejemplo del verde más claro al más oscuro, de modo que la gama pone de relieve cambios paulatinos de tonalidad, los cuales delatan transformaciones continuas de una combinación compleja de factores edáficos, microclimáticos, bióticos, etcétera. Aunque parezca un simple juego con los datos, el segundo método entraña profundas diferencias teóricas y metodológicas respecto al primero. La clase o prototipo de unidad vegetacional queda relegada, lo que importa es la "dirección" de cambio en tonalidades (y consecuentemente, de composiciones florísticas y factores del hábitat). De hecho, el observador que ordena los segmentos del paisaje hace hincapié en las diferencias entre porciones. Al postular un espectro de colores, supone que aun cuando dos objetos sean, por ejemplo, verde claro, hay un distinguo de matiz: uno es de un verde más tenue que otro y, por tanto, hay una relación de orden. Por su parte, el observador que clasifica supone que los grupos de tonos son categorías naturales; todos los sitios que ubica bajo un mismo rótulo tienen alguna esencia en común, por eso reflejan la misma -o casi la misma- tonalidad verdosa.

CAPÍTULO 8

LA DÉCADA DE LOS CINCUENTAS: DESPEGUE DEL PROGRAMA ORDENACIÓN

Durante los años cincuenta se propusieron cuatro métodos ordenadores para tratar datos fitosociológicos. Goodall (1954) sugirió el análisis de componentes principales en su modalidad R (CPR; ver capítulo 3), técnica que había diseñado Hotelling (1933) con miras a que se emplease en el ámbito de la psicometría. Por tanto, la aportación de Goodall fue importar un procedimiento de otra disciplina al estudio de la vegetación. Curtis y McIntosh (1951) confeccionaron el ordenamiento por especies dominantes principales (OEDP; ver capítulo 5), método que dio origen a la llamada escuela Wisconsin de ecología vegetal, la cual se armó posteriormente de otro algoritmo, diseñado por Bray y Curtis (1957) y que en la literatura se conoce simplemente como el método Bray-Curtis (BC; ver capítulo 2). Whittaker (1956) generó el análisis de gradiente u ordenación directa mediante promedios ponderados (ODPP; ver capítulo 5).

Ahora bien, las cuatro técnicas se elaboraron -o importaron, en el caso de Goodall- pensando que la flora de una comarca varía continuamente a lo largo de uno o varios ejes ambientales. De ahí su nexo con lo que hemos denominado teorías del continuo vegetacional, pues las cuatro se ofrecieron como herramientas para detectar o representar de manera gráfica dichos continuos. Nótese que utilizamos el plural: la razón de ello es que ya desde los cincuenta se desarrollaron dos grandes conjuntos de modelos para explicar cómo varía la composición florística a lo largo de una gradación de hábitats. Goodall conjeturó - con sus debidas reservas- que las respuestas de las especies son aproximadamente lineales; en cambio, los otros autores las vislumbraron a modo de curvas unimodales, sin soslayar algunos casos bi o plurimodales. Otra diferencia interesante es que Curtis, Bray, McIntosh y Whittaker -todos ellos norteamericanos- se declararon partidarios de la hipótesis individualista de Gleason; Goodall, de nacionalidad australiana, no muestra semejante lealtad, incluso ni siquiera menciona a Gleason en su artículo de 1954.

¿Por qué ubicamos estos cuatro trabajos como etapa de despegue de la ordenación, si ya en los años treinta Paczosky y Ramensky habían hecho cosas parecidas?. En el capítulo 1 definimos programa como un aparato conceptual que desarrolla una comunidad científica durante un periodo histórico determinado. A

esto habría que agregar otro ingrediente: el grupo de investigadores abocados a la tarea, además de redactar artículos cortos y especializados para un público reducido de colegas ya iniciados en el tema, produce obras de divulgación que explican los rasgos generales de su programa. En lo tocante a la ordenación, podemos mencionar los siguientes libros de texto: Digby y Kempton (1987), Causton (1988) Gauch (1982), Greig-Smith (1983), Pielou (1984), ter Braak (1995) y aún así la lista es corta. Todos estos escritos sitúan de alguna manera el origen del tema en los cuatro trabajos mencionados en el primer párrafo. Sin más preámbulo, pasemos a analizarlos.

8.1. Desarrollos australianos: el concepto de continuo en Goodall y la introducción de componentes principales a la fitosociología.

Goodall (1954) propuso un modelo geométrico para representar la vegetación de una zona, modelo que denominó "espacio vegetacional" (*vegetational space*), donde las unidades de muestreo -las áreas que demarca el investigador y en ellas mide las abundancias de los organismos allí presentes- figuran como puntos. El número de ejes que lo definen es igual al número total de taxa examinados en la zona de estudio; esto es, un eje corresponde a una especie. Por tanto, las coordenadas de un sitio son las abundancias de las especies presentes en él. Como puede verse, el espacio vegetacional no es más que el espacio columna de una matriz como la siguiente:

		TABLA DE DATOS			
		ESPECIES			
		esp 1	esp 2	...	esp n
CENSOS	sitio 1	a_{11}	a_{12}	...	a_{1n}
	sitio 2	a_{21}	a_{22}	...	a_{2n}

	sitio m	a_{m1}	a_{m2}	...	a_{mn}

Sin embargo, allí descansa la idea de continuo de Goodall: no hay que entender la vegetación como un conjunto de clases discretas tipo asociación, sociación, etcétera; más bien hay que verla como una entidad en un espacio euclídeo multidimensional que, por naturaleza, es continuo. De manera artificial, uno

puede demarcar regiones y decir que corresponden a tal o cual asociación u otra unidad tipo. Esto se hace con el fin de ilustrar, pero -según el australiano- no significa que las fronteras sean naturales.

La nube de puntos -su forma y extensión- permite inferir algunas cuestiones interesantes. Una cubierta vegetal homogénea, donde la distribución de las especies es al azar, figuraría como una hiperesfera. Ahora bien, si acaso el taxón x abunda en localidades donde también proliferan las especies y y z , y donde x es escaso, también lo son y y z , la nube de puntos describe un hiperelipsoide y, quizá, las direcciones principales de este cuerpo estén vinculadas a factores ambientales. Una tercera posibilidad es que figuren varios cúmulos separados, lo cual apunta hacia una vegetación heterogénea.

Si bien esta visualización geométrica constituye una herramienta útil, presenta un problema: ¿cómo "ver" una constelación de puntos en n dimensiones? Se requiere de un método que reduzca la complejidad del sistema, conservando en el mayor grado posible la estructura de la configuración. Como vimos en el capítulo 3, componentes principales hace justamente eso. Pero más allá de tal virtud, el australiano veía afinidades entre el tipo de cuestiones psicológicas para las cuales fue diseñado el método y el quehacer de un ecólogo dedicado al estudio de comunidades vegetales. En efecto, Goodall señaló que al pretender determinar las preferencias ambientales de un conjunto de especies, el fitosociólogo se enfrenta a un problema análogo al que aborda un psicólogo que pretende determinar la inteligencia general de sujetos con base en baterías de exámenes de aptitudes. Al respecto, dice:

La analogía entre esta situación en psicología y aquella que enfrenta el sociólogo de plantas es similar. En lugar de exámenes de inteligencia, uno sustituye especies vegetales; en lugar de individuos bajo prueba, uno lee áreas de muestreo; las calificaciones de los exámenes se convierten en las abundancias de las especies presentes; para inteligencia general o habilidades particulares, uno puede sustituir xerofitismo, tolerancia a la salinidad, requerimientos nutricionales y otras categorías semejantes. Tal como la inteligencia general del niño -representada por las calificaciones que obtiene- puede depender de su constitución genética, enfermedades que haya padecido y su nutrición; de igual modo, el nivel general de xerofitismo de las

plantas que crecen en una determinada unidad de muestreo dependerá de la estructura del suelo y subsuelo, precipitación, pendiente, evaporación y demás [variables].¹

El área que estudió Goodall abarcaba 6,400 metros cuadrados de un *mallee* o matorral australiano en el que destacan eucaliptos arbustivos; registró el porcentaje de cobertura de las 57 especies leñosas presentes en 256 cuadrantes de muestreo, todos ellos con área de 25 metros cuadrados, dispuestos en una retícula. Escogió las 14 especies más frecuentes (presentes en al menos 20 cuadrantes), y luego colapsó las 256 unidades en 32 sitios "compuestos", es decir, promedió las abundancias de cada 8 cuadros contiguos para formar un censo agregado. Esta manipulación tuvo sus razones, Goodall pretendía eliminar de la matriz de datos aquellas celdillas con valores de 0. Sometió las coberturas de las 14 especies bajo estudio a una transformación angular (el artículo no entra en detalles), y luego obtuvo una matriz de correlaciones interespecíficas, la cual factorizó en sus eigenvalores y vectores. En consecuencia, realizó un análisis de componentes principales del tipo R. En total obtuvo 14 ejes pero sólo consideró los primeros cinco; éstos explicaban 77.88 % de la variación en los datos.

Lo que se proponía el autor era una cuestión doble. Por un lado, determinar a cuál de las configuraciones posibles en el espacio vegetacional -hiperesfera, hiperelipsoide, cúmulos discretos- correspondían sus sitios de muestreo. En segundo término, pensaba relacionar la variación en función de ciertos factores ambientales. El escenario hiperesfera, correspondiente a una vegetación homogénea, lo desechó al analizar la matriz de correlación. Ésta presentaba 91 entradas, de las cuales 32 eran significativas al 5%, una proporción demasiado alta como para pensar que la variación en los datos fuese al azar. En cuanto a las hipótesis alternativas, calculó las coordenadas de cada

¹ Goodall (1954), p. 306. La cita original es así:

The analogy between this situation in psychology and that with which the plant sociologist is confronted is close. For intelligence tests, one reads plant species; for individuals under test, one reads sample areas; for test scores, the quantity of species present; for general intelligence of particular abilities, one may substitute xerophytism, salinity tolerance, nutritional requirements, and the like. And, just as the general intelligence shown by the test scores of a child may depend on his genetic constitution, the diseases he has suffered, and his nutrition, so the general level of xerophytism of the plants growing in a sample area will depend on its soil and subsoil structure, rainfall, slope, evaporation, and so forth.

unidad de muestreo para cada componente principal. Puesto que el primero de ellos es el que surca la dirección de máxima variación en la nube de puntos, la proyección de éstos sobre aquél sirvió para vislumbrar si acaso existían disyunciones. Ubicó tales coordenadas en clases pentiles: 0-0.49, 0.5-0.99, etcétera, así como entre 0- -0.49, -0.5- -0.99, etcétera; y con ellas construyó un histograma (ver figura 8.1).

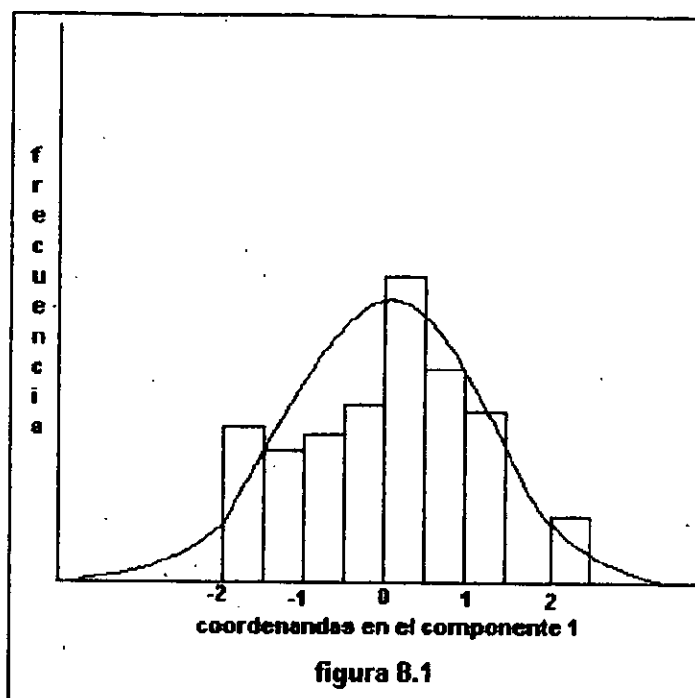


figura 8.1

El esquema delató una distribución unimodal, aproximadamente normal y sin discontinuidades, por consiguiente, la evidencia apuntaba hacia una vegetación relativamente homogénea, pero con variaciones continuas entre sitios más o menos "típicos" y otros extremos o "atípicos". El investigador concluyó que el histograma manifestaba una *misma población de localidades*. Si hubiera puesto de relieve una distribución bimodal, daría cabida a pensar en dos poblaciones, cada una con un ensamble florístico medio. Esto fue lo que sucedió cuando repitió el análisis utilizando los 256 cuadrantes en lugar de los 32 sitios compuestos. Así, la disyunción o encadenamiento de censos depende de la escala. Pero aún si existen distribuciones disyuntas, no hay que considerarlas como clases discretas, sino regiones dentro del espacio continuo.

En lo concerniente a dilucidar tendencias ambientales que influyen el arreglo del espacio vegetacional, Goodall plasmó las coordenadas de las

localidades compuestas en cada componente sobre una carta topográfica de la zona; es decir, sobre el mapa proyectó los valores del primero, en otra copia ubicó los del segundo, y así sucesivamente. En cada caso, sombreó las zonas donde los valores eran positivos (puesto que los sitios presentaban calificaciones tanto positivas como negativas). Al hacer esto con el primer componente, la porción sombreada correspondía a las partes más bajas del área de estudio, área que comprendía una loma de 260 m de altura sobre el nivel del mar flanqueada por dos zonas con pendientes someras, cuyas altitudes estaban en el rango de 235 a 245 metros. Goodall interpretó el eje como una trayectoria de drenaje del suelo, siendo éste más pobre para sitios con coordenadas más altas. Por tanto, las especies con cargas positivas elevadas en el primer componente estaban adaptadas a localidades donde el agua escurría con mayor dificultad; en cambio, los taxa con cargas negativas abundaban en sitios con mejores condiciones de drenaje.

Luego, para cada taxón construyó una gráfica cuya abscisa se correspondía con el ordenamiento de sitios en el componente 1, y en la ordenada figuraban las abundancias respectivas (sometidas a una transformación angular) de la especie en cuestión. Casi todos los organismos acusaban una tendencia más o menos lineal, pero en dos casos los puntos parecían dibujar curvas acampanadas, con la moda en el vecindario de la coordenada 0. Huelga decir que Goodall no ejecutó regresiones ni evaluó la pertinencia del modelo lineal; simplemente presentó los diagramas de puntos. De cualquier manera, el resultado es importante, pues da la sensación de que las respuestas específicas aproximan líneas, ya sea crecientes o decrecientes, en relación al gradiente de desagüe (implícito en el componente 1).

En cuanto al segundo eje, el autor encontró que la interpretación biológica de éste resultaba un poco más difícil. Cuando empalmó sus coordenadas sobre el mapa topográfico, el patrón generado no daba un sentido ecológico claro. Sin embargo, Goodall observó que las dos especies con curvas unimodales en relación al primer componente reportaban las cargas más altas respecto al segundo. En cambio, las dos especies con cargas más bajas en este segundo, mostraban tendencias lineales opuestas (una ascendente y otra descendente) al graficar sus abundancias contra las coordenadas de sitios en el primero. Por tanto, razonó Goodall, el componente 2 también destaca una tendencia relativa al drenaje, pero una tendencia no lineal en relación a la que describe el primer eje. Es decir, si éste representa una trayectoria hacia condiciones de drenaje

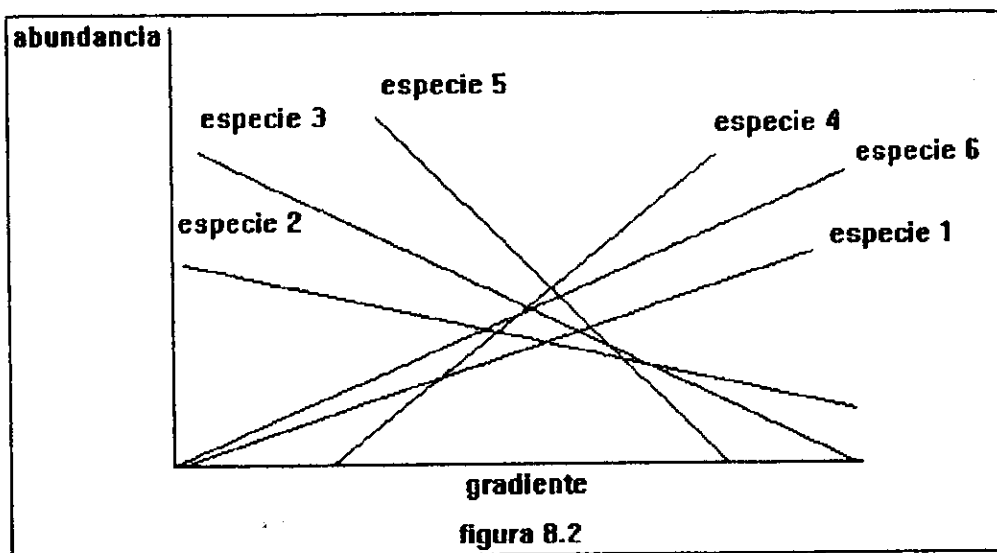
restrictivas, aquél es un gradiente de sitios *mal* y *bien* drenados hacia localidades con desagüe intermedio.

En resumen, Goodall partió de las siguientes premisas:

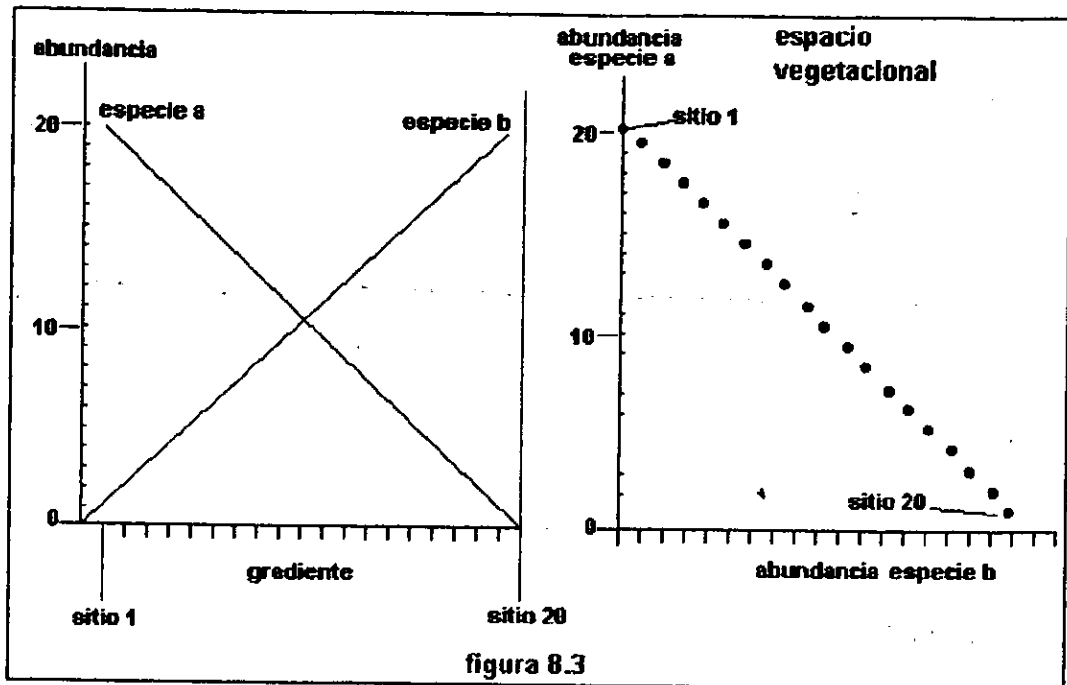
- 1) La vegetación de un paisaje se puede representar en un espacio n -dimensional, llamado espacio vegetacional. Es de naturaleza euclídea y sus ejes representan las abundancias de cada una de las n especies presentes en ese paisaje. De este modo, se pueden obtener las coordenadas de cada sitio de muestreo, y plasmar el conjunto como una nube de puntos.
- 2) Puesto que se trata de un espacio n dimensional, existe un procedimiento para proyectarlo a uno de menor dimensionalidad -también de naturaleza euclídea-, con poca pérdida de información.
- 3) El procedimiento define nuevos ejes ortogonales, que son combinaciones lineales de aquellos que surcan el espacio vegetacional; de tal modo que el primer componente recorre la nube por el camino de mayor variación, y los subsecuentes perfilan las trayectorias de mayor variación residual.
- 4) En el espacio de componentes se puede vislumbrar si la vegetación bajo estudio es homogénea o heterogénea, imbricada o disyunta.
- 5) La nube de puntos proyectada al espacio de componentes puede poner de relieve uno o varios factores ambientales que influyen sobre la forma de la configuración. Es decir, hay una función implícita que vincula la composición florística con el medio físico.

El autor concluye que si bien el enfoque da resultados promisorios, es menester cuestionar ciertos supuestos. La relación entre las abundancias de algunas especies y el componente extraído no necesariamente es lineal, aunque en el caso de sus datos, la no-linearidad parece haber sido infrecuente. El problema que le vió Goodall a tal situación es que si bien los componentes son estadísticamente independientes entre sí -es decir, son ortogonales- puede haber una interdependencia biológica entre ellos, lo cual dificulta su interpretación. Tal fue el caso con los primeros dos ejes que obtuvo, pues ambos manifestaban algo relacionado al drenaje del suelo. Por otro lado, aunque sí puede haber cierta

correlación entre el factor sociológico y el ambiental, resulta incorrecto igualar el uno con el otro. Sería equivalente a equiparar la causa con el efecto, por ejemplo, el grado de aridez del censo con el xerofitismo de las plantas que allí crecen. El efecto.-la variación composicional- puede indicar la causa -la variación ambiental- pero no es igual a ella. No obstante, Goodall defendió la validez de métodos indirectos, como es componetes principales, para dilucidar complejos de variables hábitat que afectan la vegetación. Los llamó indirectos pues las influencias del medio se determinan a partir del manto vegetal.



¿Propuso Goodall un modelo de cambio florístico respecto a cambio ambiental? No de manera explícita; sin embargo, por el método que empleó, las gráficas de abundancias versus componentes que ofreció e incluso por las advertencias que hizo tocantes a la dependencia biológica entre ejes, algo parecido a un modelo se deja entrever. Si imaginamos que el comportamiento de especies en relación a una trayectoria de hábitat es similar a la figura 8.2, componentes principales sería una técnica idónea para descubrir o revelar gradientes ambientales (ter Braak y Prentice, 1988). Veamos por qué con un ejemplo aún más sencillo: una zona donde sólo existen dos taxa, en la cual se han demarcado 20 sitios de muestreo y presenta sólo una dirección de cambio ecológico.



En la figura 8.3, la gráfica a la izquierda muestra la secuencia de sitios y las respuestas de las dos especies respecto a ella. Si convertimos el arreglo a una matriz de datos y ésta la plasmamos como un espacio vegetacional, nos queda la ilustración de la derecha. Imagínese ahora que sometemos la matriz a un análisis de componentes principales versión R. Al surcar la dirección de mayor variabilidad en la constelación del espacio vegetacional, el primer $-y$ en este caso único- componente reproduce el gradiente de la gráfica a la izquierda.²

8.2. Revaloración de la hipótesis gleasoniana en Estados Unidos

La asociación individualista de Gleason no tuvo impacto en la sinecología norteamericana sino hasta veinte años después de haberse formulado. Tanto Curtis y McIntosh (1951) como Whittaker (1956) declararon su filiación gleasoniana y vislumbraron sus propuestas del continuo vegetacional como extensiones de la hipótesis individualista. Sin embargo, la reivindicación de Gleason sucede unos años antes, a finales de los cuarenta, en dos trabajos

² Sería menester transformar los datos para que la abundancia media, tanto de a como de b , sea igual a cero; es decir, centrarlos por especie, para que el origen de un "nuevo espacio vegetacional" estuviera en el centro de la nube de puntos.

El ejemplo nos brinda la oportunidad para explicitar el significado de la carga de un objeto x sobre un componente y : se trata de la pendiente de la respuesta de x en relación a y .

independientes, el de Mason (1947) y el de Cain (1947). Ahora bien, ninguno de los dos autores postuló gradientes de comunidades vegetales ni otras nociones continuistas por el estilo. Cain estaba preocupado por elucidar el concepto de "área natural" y sus afinidades con unidades de vegetación de uso corriente en ecología. Por su parte, el interés de Mason residía en la evolución de floras, en concreto la de los bosques de *Sequoia*. De cualquier manera, podemos ubicar a ambos como partidarios de una interpretación fuerte de la asociación individualista, a saber: un ensamble de plantas al azar en un determinado sitio, que depende exclusivamente de la coincidencia de tolerancias; por tanto, la comparación de diversas localidades no pone de relieve un patrón definido. Es más débil la interpretación que hicieron Curtis, McIntosh y Whittaker, pues ésta se puede resumir así: cada especie se distribuye de una manera singular a lo largo de una trayectoria ambiental; no obstante, sí existe un patrón definido que se expresa en una secuencia de ensamblajes florísticos.

Cain precisó el término área natural como una unidad geográfica de cualquier orden de magnitud cuyas características -tales como organismos, estados físicos de la atmósfera, suelo, etcétera- se mantienen dentro de un determinado rango o son más o menos comunes en toda el área y, además, son suficientes para que la unidad sea de uso práctico en la biogeografía. Por supuesto, se trata de una entidad casi libre de restricciones, lo cual el autor consideraba un punto a favor en lugar de un defecto. Luego se preguntó si las categorías vegetacionales en boga -asociación, formación, etcétera- constituían objetos realmente existentes y, por tanto, si acaso se podían considerar áreas naturales. Al respecto, Cain dice:

Para la vasta mayoría de geobotánicos (ecólogos, geógrafos, fitosociólogos), cuestionar la realidad objetiva de la asociación vegetal debe parecer tan herético hoy como le pareció a Nichols hace veinte años, cuando éste criticó el ensayo de Gleason tocante a la asociación individualista. Para estos geobotánicos la asociación es el *sine qua non* de su ciencia; es comparable a la especie. Tal como ésta la constituyen individuos de un tipo, la asociación está constituida de asociaciones individuos. Tal como la descripción de una especie es la síntesis de características de individuos de un mismo tipo y puede ser representada por un organismo seleccionado, así la asociación en abstracto es un concepto

sintético y puede ser representado por un sitio o un grupo de sitios. Sin embargo, pienso que los fenómenos asociación y especie no comparten la misma realidad objetiva, y deseo unir mi voz a las de aquellos pocos, entre ellos Gleason..., que lo han objetado.

El paralelo entre asociación y especie no es sostenible. Los integrantes de una especie están relacionados entre sí por descendencia y se reproducen; los integrantes de una asociación no gozan de semejantes conexiones genéticas. Llegan a su estado más o menos similar por rutas sucesionales con diversos comienzos, y se reproducen sólo a través de esfuerzos tortuosos y prolongados. Los individuos de las especies más variables no guardan semejanza alguna con la abigarrada serie de antecedentes que producen una asociación. En el trabajo que realizan los fitosociólogos, es común agrupar asociaciones en alianzas u órdenes, de modo similar al agrupamiento de especies en géneros, familias, etcétera; pero si la unidad básica carece de realidad objetiva, la jerarquía debe ser menos coherente aún.³

Líneas adelante, afirma:

³ Cain (1947), p. 196. En el original dice así:

To the vast majority of geobotanists (ecologists, geographers, sociologists), bringing into question the objective reality of the plant association must seem heretical, today as it did to Nichols when he criticized Gleason's essay of twenty years ago on the individualistic association. For them it is the *sine qua non* of their science. The association is compared to the species. Just as a species is made up of the individuals of a kind, so is the association made up of association individuals. Just as the species description is a synthesis of the characteristics of the individuals of the kind, and can be typified by a selected individual, so the association in the abstract is a synthetic concept and can be typified by a stand or group of stands. However, believing that associations and species are no phenomena with the same objective reality, I wish to add my voice to the few, among them Gleason..., who have objected.

The drawing of a parallel between associations and species is not tenable. The members of a species are related by decent and reproduce their kind; the members of an association have no such genetic connection. They arrive at their more or less similar state by the successional route from a variety of beginnings, and reproduce their kind only by the most devious and protracted labors. The individuals of the most variable species have nothing like the motley array of antecedents that bring forth the associations. In the work of the phytosociologists there is a grouping of associations into alliances and orders in a manner similar to the grouping of species into genera, families, etc., but if the basic unit lacks objective reality, the hierarchy must be even less sound.

En la naturaleza hay un hábitat. Lo ocupan plantas de diversas especies. Cuántas y cuáles especies componen la comunidad de ese hábitat depende de varios factores: la flora disponible, las características ecológicas de las especies disponibles, los tiempos y oportunidades para diseminar propágulos al área del hábitat, la competencia entre los integrantes [de la comunidad] y sus formas de vida. La comunidad vegetal individual tiene una realidad objetiva... Pero en lo tocante a su composición florística, ésta es el resultado de la sobreposición de áreas en las cuales se distribuyen las especies. Cada especie del sitio tendrá su área total particular, con frecuencia muy distinta a las de otras especies, y cada una acusará amplitudes y modalidades ecológicas diferentes. Conviven en una comunidad particular puesto que por casualidad sus territorios se solapan y ellas son biológicamente exitosas en ese hábitat.⁴

Cain da numerosos ejemplos de cómo se desmoronan las asociaciones en abstracto cuando se consideran diversos sitios reales tomados del área que se supone ocupa la entidad tipo. La disección que hace del clímax haya-arce (*beech-maple climax*), categoría de la clasificación clementsiana, resulta interesante, pues expone la interpretación fuerte de la hipótesis individualista, mencionada arriba. Dice el autor que si se comparan localidades de Nueva Inglaterra, el sur de Michigan y de los Appalaches meridionales, todas ellas pertenecientes a esa formación clímax, sucede que la representación de dominantes, codominantes y especies asociadas es bien distinta en cada

⁴ Cain (1947), p. 197. El texto original dice así:

In nature there is a habitat. It is occupied by plants of a number of species. The number of species composing the community of the habitat and just which ones they are depend upon several factors: the available flora, the ecological characteristics of the species that are available, the chances of and the time which has been available for dissemination into the area of the habitat, the competition among the members, and their life forms. The individual plant community has objective reality... But so far as the flora of the community is concerned, it is the result of the superposition of areas of the species. Each species of the stand will have its individual and often quite different total area, and each has a more or less different ecological amplitude and modality. They live together in the particular community because they chance to have overlapping areas, and are biologically successful in the particular habitat.

locación. Por tanto, es ilusorio asignar un ensamble florístico prototípico a toda la región. Pero el autor no deja las cosas allí, arremete con un comentario adicional muy significativo:

Uno puede señalar que si se contara con numerosos ejemplos de localidades de dicha asociación, formarían una serie amalgamada o de variaciones continuas, en la cual cabrían todas las combinaciones posibles de dominantes características. Mas todavía, uno podría encontrar, aquí y allá, todas las combinaciones posibles de una o más dominantes en la condición de codominante, de un gran número de especies asociadas, y de un número aún mayor de asociadas menores que nunca llegan a ser codominantes.⁵

Curtis y McIntosh (1951) señalaron que el continuo vegetacional no es congruente con esta aseveración, pues no todas las combinaciones son posibles, más bien hay una secuencia definida de ellas.

Veamos ahora a Mason, quien afirma sus preferencias gleasonianas de la siguiente manera:

Estamos de acuerdo con Gleason en cuanto a la naturaleza coincidental de la comunidad vegetal, pero deberíamos llevar esta idea más allá. La asociación debe su existencia como tal a la coincidencia o empalme de tolerancias de las especies constituyentes y a la agregación coincidental de sus linajes genéticos que han resultado de eventos históricos.⁶

⁵ Cain (1947), p. 194. La redacción en inglés es:

One can point out that if numerous examples were given of various stands of the association they would form a merging or continuously varying series with all possible combinations among the characteristic dominants. Furthermore, one could find all possible combinations of one or more of the dominants with the codominant condition, here and there, of a very large number of associates, and a still larger number of minor associates which never become codominant.

⁶ Mason (1947), p. 204. El texto original es:

We can agree with Gleason as to the coincidental nature of the plant community but we should carry that idea further. The association owes its existence as such to the coincidence or overlapping of the tolerances of the component species and to the coincidental aggregation of its genetic lineages which have resulted from historical events.

Mason no le confiere a la comunidad ninguna unidad orgánica o funcional, ya que sólo es un encuentro coincidental de especies. Hasta aquí el sentido es claro, pero la segunda parte de la cita --donde se habla de linajes genéticos-- es un poco más oscura y merece algunos comentarios aclaratorios. Como se dijo arriba, el autor estaba interesado en la evolución de floras, y creyó conveniente enmarcarla desde una perspectiva individualista. Por tanto, dicho proceso evolutivo consiste en la historia de la agregación y desaparición de poblaciones dinámicas independientes. Al hablar de linajes, se refiere a los taxa ancestrales de los que hoy ocupan un determinado sitio. Como puede verse, en Mason tampoco hay algún indicio relativo a gradaciones de comunidades, pautadas por direcciones de cambio ambiental.

Si la hipótesis de Gleason fue desechada en los años veinte, ¿por qué vuelve a ser defendida en los cuarenta y cincuenta? ¿Qué sucesos ocurrían en el mundo de los ecólogos para que Cain, Mason, Curtis, McIntosh y Whittaker (a pesar de las diferencias entre ellos) se aventuraran por este camino? La respuesta detallada merece toda una tesis por separado, cosa que va más allá del presente trabajo. No obstante, tomemos el argumento de Bowler (1998) para satisfacer, aunque sea parcialmente, estas interrogantes:

Quando en los años cincuenta la síntesis darwiniana empezó a dominar la biología, al fin se le dio el lugar que merecía al enfoque individualista.⁷

8.3. Surgimiento de la escuela Wisconsin: desde el continuo unidimensional de Curtis y McIntosh (1951) hasta el continuo multidimensional de Bray y Curtis (1957)

Curtis y McIntosh (1951) estudiaron la vegetación del suroeste de Wisconsin, área que comprende una transición entre las praderas de las grandes planicies y los bosques de madera dura (*hardwood forests*). Revisaron una serie de trabajos previos sobre la flora de la región, desde 1852 hasta 1951, y se percataron que muchos de los primeros escritos enfatizaban que las comunidades de plantas no formaban barreras notorias, sino una lenta

⁷ Bowler (1998), p. 385.

intergradación entre un tipo y otro; en cambio, los estudios más recientes, enfrentados ya con un paisaje entrecortado por terrenos dedicados al cultivo, se inclinaban más por una clasificación discreta de las comunidades. Por supuesto, este cambio de enfoque no sólo se basaba en la transformación fisionómica del paisaje, sino también en el desarrollo de la fitosociología a nivel mundial y su proclividad por unidades vegetacionales abstractas. Pero el hecho llevó a Curtis y McIntosh a examinar la naturaleza acotada o no acotada de la vegetación. Así, uno de los objetivos principales de su investigación era determinar si existen en la región comunidades discretas, con fronteras definidas, o si bien tales entidades rígidas son un artefacto del pensamiento, una aproximación conceptual que simplifica una serie extensa de variables, combinaciones y permutaciones.

Siendo ésta una de las metas, propusieron seis criterios básicos para efectuar su indagación: 1) era conveniente realizar un muestreo masivo, es decir, contar con muchos sitios de colecta, pues sólo así se puede vislumbrar la variación florística; 2) el muestreo debe realizarse de tal forma que no conduzca a seleccionar aquellas localidades más parecidas a una imagen ideal y preconcebida de la vegetación; para ello era menester 3) que los lugares a examinar fueran bosques naturales (no sembrados por el hombre); 4) libres de disturbios como fuegos, pastoreo y ramoneo, tala excesiva, y con un tamaño de 15 a 40 acres; 5) que no fueran sitios inundados; y 6) tuvieran una cubierta vegetal más o menos homogénea -por lo menos que no destacaran cambios abruptos en la composición de especies.

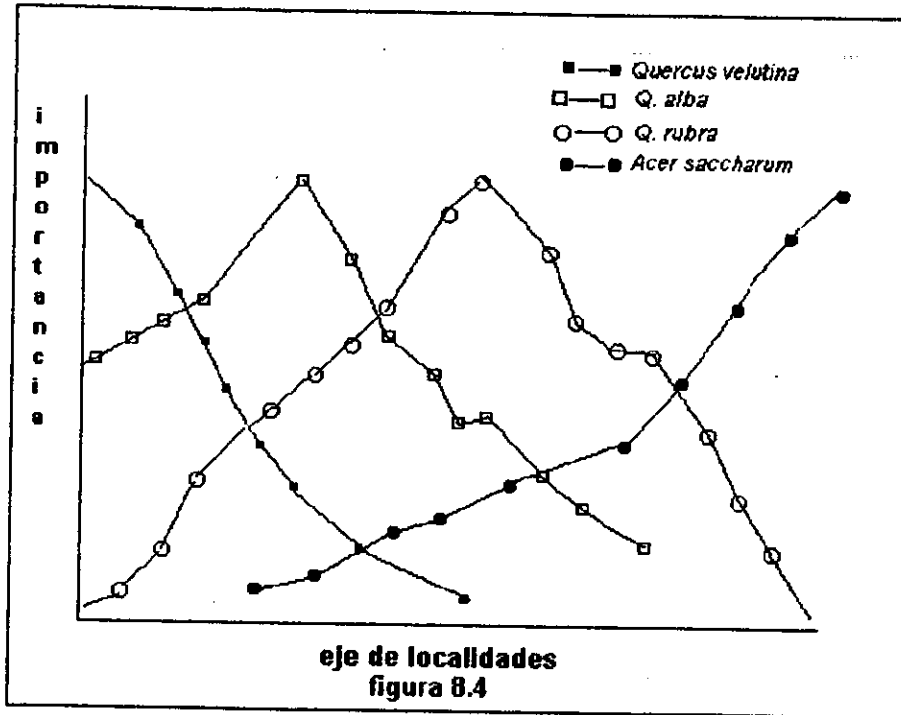
En total, Curtis y McIntosh determinaron 95 parajes con las características de arriba; la selección fue más o menos al azar, pues se mandó una circular a agencias forestales y de conservación de suelos, así como a los condados de la zona de estudio, solicitándoles información respecto a posibles lugares que respondieran a los rubros 3 a 6 del párrafo anterior. En cada sitio se escogieron al azar 40 pares de árboles para determinar frecuencia, densidad y dominancia (diámetro a la altura del pecho). Por otro lado, en todos ellos se tomaron muestras de suelo -de los horizontes A_0 , A_1 y B. En cuanto a la homogeneidad, los cuarenta pares de árboles incluidos en cada censo se dividieron en cuatro grupos de diez pares. Se utilizó una prueba de chi-cuadrada para ver si la presencia de las especies en cualquiera de estos grupos se apartaba del valor esperado para una distribución uniforme. Sólo cinco localidades resultaron ser heterogéneas, pero tal proporción era la esperada por fluctuaciones al azar y, por tanto, no se desecharon del conjunto de muestras.

Curtis y McIntosh tabularon los datos obtenidos, pero al hacerlo transformaron los valores de frecuencia, densidad y dominancia para construir un "índice de importancia". Primero relativizaron los valores de estas tres categorías; por ejemplo, si la especie x en un lugar determinado tenía una frecuencia y , y el total de frecuencias de todas las especies en ese censo era z , la frecuencia relativa de x equivalía a y/z . Procedieron de la misma forma con densidad y dominancia. Calcularon el índice de importancia de cada especie en cada localidad sumando todas las medidas relativizadas de ella (en el capítulo 5, sección 5.1. se expone un desarrollo general de dicho índice). Con las muestras de suelo determinaron acidez y capacidad de retención de agua, así como porcentaje de materia orgánica y concentraciones de fósforo, potasio, magnesio y calcio.

El problema que se les presentó fue cómo clasificar los sitios para resaltar tendencias en cuanto a sus ensambles de árboles. Luego de algunas agrupaciones preliminares, finalmente elaboraron el método OEDP, expuesto en el capítulo cinco. El artículo describe la técnica con mucho detalle, pero de una página a otra, el lector se pregunta, ¿cómo se les ocurrió algo semejante? Parece que OEDP es un juego con categorías clementsianas, de tal modo que éstas se llevan a sus máximas consecuencias y el resultado es una estructura muy distinta a lo que se imaginaba Clements. En efecto, comienza con agrupar los parajes según la especie dominante. Así, se tienen conjuntos de localidades, cada uno señoreado por un taxón particular. Hasta aquí las colecciones tienen un definitivo sabor clementsiano. Pero luego los conjuntos se ordenan de modo que las abundancias promedio de las dominantes aumentan, disminuyen o bien aumentan y luego disminuyen en relación al ordenamiento de grupos. Esto ya da visos de una intergardación que aleja la idea de unidades prototípicas con fronteras marcadas. Sin embargo, el arreglo aún no da pruebas suficientes en cuanto a la disyuntiva entre la vegetación como serie de bloques discretos o bien como un continuo. Por consiguiente, OEDP contempla analizar cada lugar por separado, contrastarlo con los demás y luego secuenciar los parajes para que en este nuevo ordenamiento las dominantes sigan expresando, en el mayor grado posible, las tendencias que acusaron en la ordenación de conjuntos. Una vez hecho esto, es menester calibrar el resultado, tal como se indica en la sección 5.1 (pasos 9 a 11) del capítulo 5.

A fin de cuentas, Curtis y McIntosh obtuvieron un eje, en el cual todo censo estaba representado por una posición o coordenada. En relación a dicha línea

graficaron las importancias de los 15 taxa arbóreos privilegiados en la investigación, y así confeccionaron un diagrama de continuo. En la figura 8.4 reproducimos el comportamiento de *Quercus velutina*, *Q. alba*, *Q. rubra* y *Acer saccharum*, las dominantes principales de la zona.



Los autores concluyeron que la vegetación del suroeste de Wisconsin no es una amalgama amorfa de especies, sin patrones discernibles, ni es un conjunto de unidades discretas con acotaciones nítidas; es un continuo de especies, sin subdivisiones marcadas o sobresalientes, que describe un gradiente. A partir de la figura 8.4 no se desprende que uno puede encontrar todas las combinaciones posibles de dominantes características, como suponía Cain. Por ejemplo, en ninguna localidad de Curtis y McIntosh aparece *Quercus alba* como dominante y *Acer saccharum* como segundo taxón de importancia. Las curvas presentan una forma más o menos acampanada (salvo en los extremos de la gráfica, donde hay un efecto de corte), sus rangos están sobrelapados; pero el punto óptimo de cada una es distintivo, no hay dos que lleguen a un pináculo en la misma posición del gradiente. Esto no excluye trazos bimodales, como el que sugiere *Quercus rubra*, pero sólo una moda corresponde a su abundancia más elevada.

Aunque el ordenamiento de sitios se hizo con base en su composición florística, guardaba relaciones significativas con las variables ambientales seleccionadas. La acidez del suelo en el horizonte A₁ reportó una tendencia lineal creciente y la concentración de calcio intercambiable perfiló una exponencial positiva. Similares correlaciones se observaron para la capacidad de retención de agua y el contenido de materia orgánica. Así, el gradiente de comunidades delataba una compleja trayectoria edáfica.

¿Por qué decidieron los autores representar la abscisa y las respuestas específicas como trazos continuos, si instrumentaron OEDP con un número finito de parajes y, en consecuencia, hay coordenadas que no corresponden a ninguna de estas localidades? Quizá la pregunta sea ociosa: al fin y al cabo, la figura 8.4 es una manera clara de ilustrar propensiones sobresalientes, y podemos entender la continuidad como una aproximación, sin adherirnos de manera estricta al sentido matemático del término. Pero esto no es del todo claro en el artículo de Curtis y McIntosh. Más bien parece que, en efecto, a cada posición del gradiente le corresponde una comunidad real, aunque ésta no haya figurado en el muestreo. O por lo menos cada punto de la abscisa indica un ensamble de especies que *potencialmente* puede existir en esa zona de estudio.

El texto termina con algunas sugerencias en cuanto a la utilidad práctica del continuo vegetacional para futuras investigaciones ecológicas. Por ejemplo, propone estudiar las historias de vida de taxa particulares en diversos segmentos de la ordenación; igualmente se pueden investigar cómo se comportan ciertas poblaciones animales en distintas porciones del gradiente, puesto que la vegetación es la parte estructural de su entorno. Asimismo, sirve para analizar desviaciones florísticas locales, debidas al disturbio y consecuente regeneración de claros. Por último, el escrito sostiene que conforme se siga recabando información ambiental de los censos, así como de microbiotas u otros grupos especiales de organismos en ellos, será posible utilizar sus coordenadas de continuo para hacer referencia a diversos resultados obtenidos de investigaciones independientes. En fin, el continuo se proyecta como la columna vertebral de un gran banco de datos. Tales sugerencias dejan entrever la estabilidad que Curtis y McIntosh adjudicaban a dicha gradación de comunidades: si se postula como articulador de múltiples indagaciones ecológicas futuras, es de suponer que no es una estructura efímera.

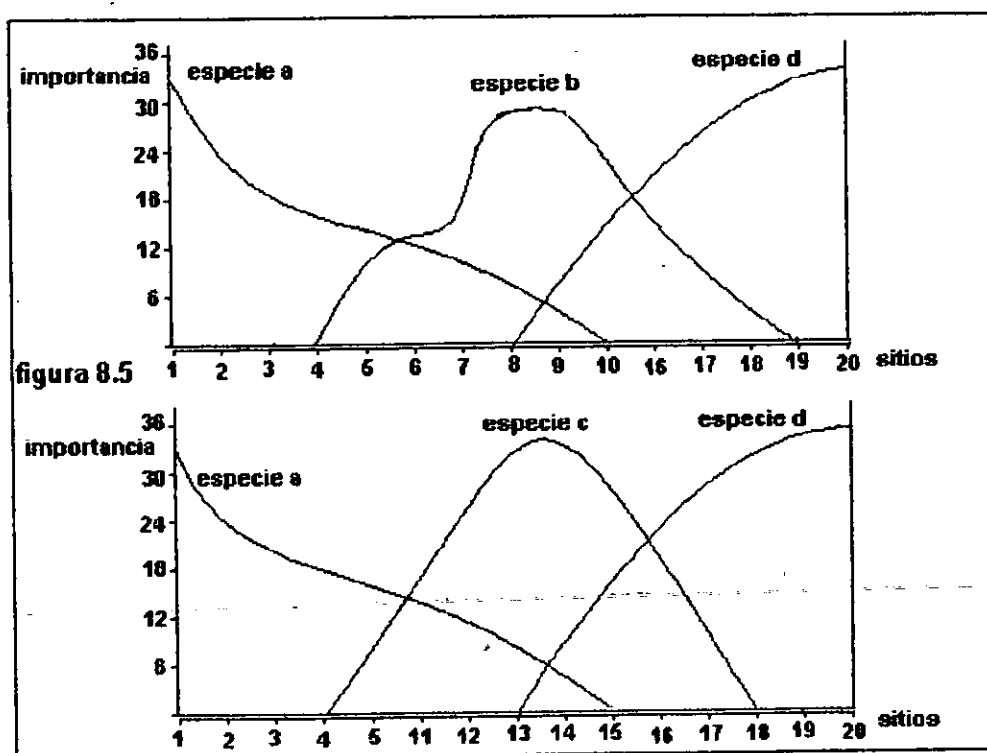
Pero a lo largo de los cincuenta, se hicieron evidentes ciertas limitaciones del método OEDP y de la ordenación unidimensional. Bray y Curtis (1957)

señalaron que en algunas aplicaciones se detectó un fenómeno que ellos bautizaron *sustitución ecológica*: dos especies separadas se alternan al compartir lo que parecen rangos idénticos de tolerancia ambiental. Aclaremos esto recurriendo al ejemplo hipotético del cuadro 8.1. La tabla representa un área ficticia, caracterizada por cuatro especies, y en la cual se han colocado 20 unidades de muestreo y medido las abundancias de dichos taxa. Ya la matriz está bastante bien ordenada, pues al leerla de arriba abajo se detectan bloques consecutivos de censos donde dominan respectivamente los organismos *a*, *b*, *c* y *d*. Las columnas tres y cuatro merecen particular atención: allí donde señorea *b*, *c* está ausente y viceversa. En la figura 8.5 se muestran dos diagramas de continuo vegetacional: el primero con base en las especies *a*, *b*, *d* y los sitios 1-10, 16-20; mientras que el segundo está construido con *a*, *c*, *d* y los parajes 1-5, 11-20.

CUADRO 8.1

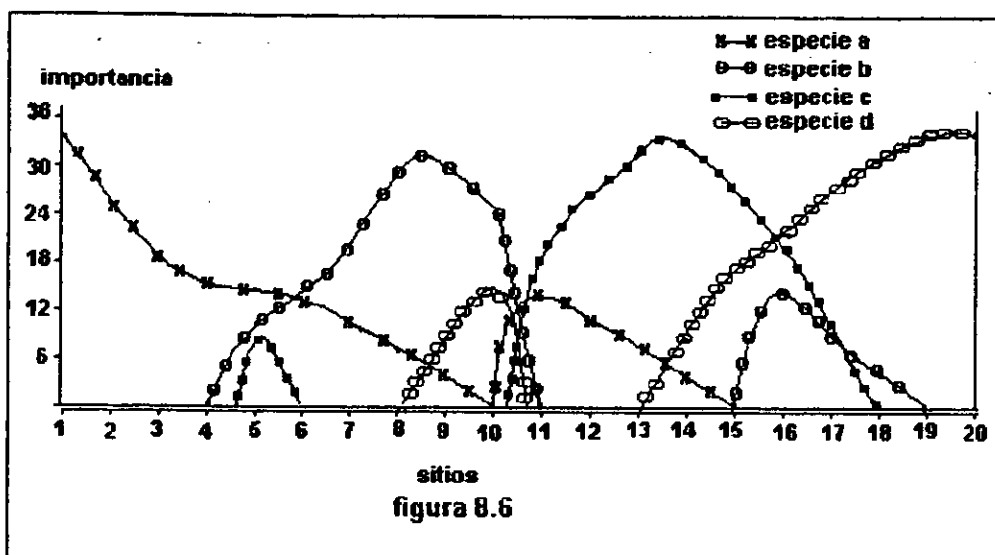
	especie a	especie b	especie c	especie d
sitio 1	34	0	0	0
sitio 2	25	0	0	0
sitio 3	19	0	0	0
sitio 4	17	0	0	0
sitio 5	15	11	9	0
sitio 6	13	15	0	0
sitio 7	11	20	0	0
sitio 8	7	30	0	0
sitio 9	4	30	0	8
sitio 10	0	24	0	15
sitio 11	14	0	18	0
sitio 12	11	0	26	0
sitio 13	8	0	34	0
sitio 14	4	0	35	9
sitio 15	0	0	28	17
sitio 16	0	15	20	22
sitio 17	0	9	10	27
sitio 18	0	4	0	31
sitio 19	0	0	0	34
sitio 20	0	0	0	35

Pareciera que, en relación a *a* y *d*, las especies *b* y *c* ocupan más o menos el mismo rango del gradiente, es como si una pudiera sustituir a la otra. Tal es el fenómeno al que se referían Bray y Curtis. Sin embargo, en la matriz de datos *b* y *c* presentan distribuciones parcialmente disyuntas. Si uno elabora un diagrama de continuo con las veinte localidades y los cuatro taxa, de acuerdo al orden del cuadro 8.1, las curvas de respuesta ya no siguen las mismas tendencias "adecuadas" que supone la técnica OEDP. De hecho, tal como se muestra en la figura 8.6, todas las distribuciones se fragmentan, como si cada especie estuviera conformada por dos subpoblaciones con diferentes intervalos óptimos.



Nótese que los sitios 10 y 11 no tienen especie alguna en común, y aún así están contiguos en la abscisa de 8.6. Sería de esperar que entre más cercanas estuvieran dos localidades, más similares son sus composiciones florísticas. Pero eso no sucede aquí. El segmento entre 10 y 11 también parece marcar una frontera relativa a las subpoblaciones de cada taxa: si una se concentra a la izquierda de dicho intervalo, la otra se ubica a la derecha. El arreglo de la figura 8.6 es sintomático de que algo no está bien. Para Bray y Curtis (1957), patrones como éste son indicio de que un sólo ordenamiento de sitios es insuficiente, de que es menester generar una solución multidimensional.

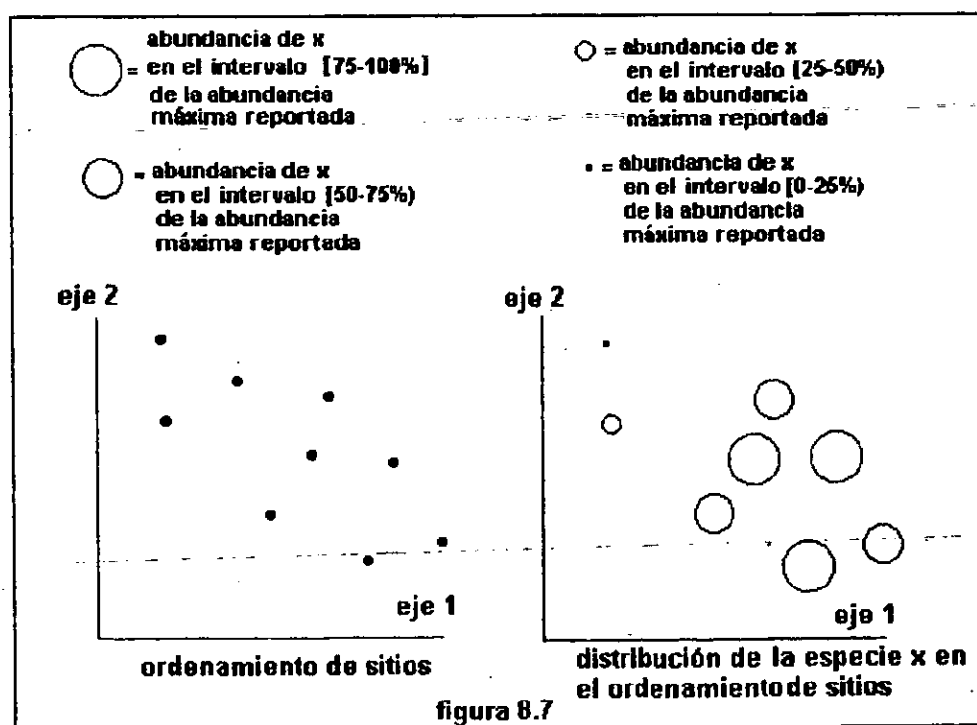
De ahí, los autores diseñaron un método polar conocido en la literatura como ordenación Bray-Curtis (BC), la cual ha gozado de mucha popularidad desde su creación. Ya la pormenorizamos en el capítulo 2, sección 2.1, por consiguiente, no vamos a repetir los pasos del algoritmo aquí.



OEDP y BC fueron concebidos en el mismo lugar -la universidad de Wisconsin- y por personas que mantenían un estrecho vínculo laboral; tan es así que Curtis fue co-creador de ambos métodos. Uno pensaría que el segundo es una extensión del primero, como si la lógica de éste fuera el cimiento sobre el cual se construye aquél. Sin embargo, no es así; sólo basta comparar los pasos de uno y otro (ver capítulo 2, sección 2.1. y capítulo 5, sección 5.1) para darse cuenta que son dos procedimientos con poco parentesco entre sí. OEDP ejecuta ordenaciones de especies y sitios alternadamente hasta llegar a una solución, BC no contempla tales calibraciones sucesivas.

Goodall (1954) ya había propuesto usar componentes principales para representar unidades de vegetación en un espacio de varios ejes. De hecho, los creadores de BC estaban familiarizados con ese trabajo. Entonces, ¿por qué decidieron elaborar un nuevo método de ordenación? Al respecto, pusieron de relieve tres escollos inherentes al procedimiento de Goodall: 1) requiere de un esfuerzo computacional enorme; 2) emplea el coeficiente de correlación de Pearson, el cual presenta ciertas desventajas; y 3) en ocasiones hay problemas para interpretar los componentes en términos biológicos o ambientales (ver sección 8.1). Con los modernos equipos de cómputo que existen hoy en día, el

primer punto no es un inconveniente grave; sin embargo, recuérdese que estamos hablando de finales de los cincuentas, cuando dichas herramientas eran aún muy primitivas y el acceso a ellas bastante restringido. En ese entonces, las consideraciones tocantes al tiempo invertido en cálculos numéricos no eran para tomarse a la ligera. La dificultad en torno al coeficiente de correlación de Pearson, según Bray y Curtis, estriba en que opera una transformación al cuadrado, la cual da más peso a especies con mayores abundancias. Si se usa el coeficiente de correlación para comparar dos sitios que albergan uno o dos taxa en común, y éstos a su vez presentan elevados valores de abundancia, dichas localidades acusarán una fuerte correlación, independiente de su similitud o diferencia respecto a las especies de menor cuantía en ambas. Incluso, los autores se percataron que las correlaciones altas encierran una amplia gama de variación florística entre los sitios. Por tanto, decidieron emplear el índice de Czekanowski, una función más sensible a las diferencias entre conjuntos de plantas (ver capítulo 2, sección 2.1, paso 3). En lo concerniente al significado ambiental de los ejes, los diseñadores de BC decidieron construirlos a modo de segmentos entre las localidades más disímiles, pues razonaron que dichos tramos surcan las direcciones más importantes de cambio en la estructura comunitaria y, en consecuencia, las rutas más destacadas de variación ambiental.



Los autores decidieron poner a prueba su algoritmo con 59 censos tomados del suroeste de Wisconsin, los cuales plasmaron en un espacio tridimensional. Privilegiaron la representación espacial de los sitios, en lugar de los taxa, pues a partir de ese arreglo se pueden derivar los patrones de distribución de cada especie individual, asignando sus medidas de abundancia a los puntos correspondientes de la configuración. Esto mismo se puede hacer con aquellos factores ambientales que se registran en cada localidad. Los autores argumentaron que en el caso de la ordenación de especies, resulta difícil ubicar los parajes o las posiciones relativas de ellos, lo que, a su vez, complica la construcción de gradientes ambientales. Obtuvieron las áreas basales de los árboles en esos lugares y así pudieron traducir la nube de puntos a una configuración de la abundancia -en términos de área basal - de cada especie arbórea considerada en el estudio. Distribución atmosférica es el término que emplearon para caracterizar los comportamientos resultantes: se evidenciaba un volumen de mayor concentración y una zona circundante menos densa, la cual se diluía en sus contornos hasta desaparecer. Cada respuesta presentaba una forma particular y alcanzaba un desarrollo óptimo en una región singular del espacio de ordenación. En la figura 8.7, ilustramos esto último mediante un ejemplo simplificado (con sólo dos ejes) que está inspirado en los diagramas que presentaron Bray y Curtis, pero no corresponde a ninguno de ellos. Lo incluimos para dar una idea de cómo representaron taxa en el ordenamiento de localidades. Dispersiones semejantes se observaron posteriormente para especies que figuraban en la zona de estudio, pero no se habían incluido en la matriz de datos. Es decir, aun cuando no contribuyeron nada al diagrama de ordenación, su comportamiento presentaba patrones "atmosféricos" similares. El hecho resaltó dos cosas: 1) la técnica BC es poderosa, pues el producto sirve para vislumbrar tendencias de entidades que no se utilizan en el algoritmo; y 2) no es necesario emplear todo el complemento florístico para representar las proclividades comunitarias más destacadas.

Cabe señalar que si Bray y Curtis hubieran empleado el método de componentes principales, la configuración generada probablemente sería distinta a la producida con BC, aunque quizá habría cierto parecido entre ambas: En otras palabras, existen varias posibles representaciones espaciales. Por tanto, se vieron obligados a discutir por qué su propuesta era válida. Formularon cuatro criterios de eficacia relativos a los supuestos de su modelo, a saber: 1) la ordenación refleja la desemejanza composicional, 2) cada eje suministra una

cuota de información particular, 3) la configuración resultante no es un arreglo al azar y 4) manifiesta patrones de interacción entre la composición florística y la composición ambiental. Conviene explicarlos brevemente, pues resaltan las características que debe tener cualquier modelo de continuo vegetacional multidimensional.

El primer supuesto exige que las medidas de lejanía en la matriz de disimilitud sean armónicas con las distancias pitagóricas entre los puntos del espacio de ordenación; en otras palabras, que las unidades muy disimiles en la matriz sean muy distantes en la configuración. No es necesaria una relación lineal perfecta, de uno a uno, pero sí una aproximación entre una medida y otra. Por tanto, es menester una prueba que indique si el requisito se cumple o no. Bray y Curtis propusieron tabular todos los posibles pares de sitios en dos columnas, una concerniente a la disimilitud y otra respecto a la distancia, luego correlacionar las listas y determinar si el resultado es significativo; con los datos del sur de Wisconsin, se cumplió este criterio.

En cuanto a la cuota particular de información contenida en cada eje, es menester comprobar si éstos son independientes entre sí, es decir que uno no sea una repetición o una combinación lineal de otro. La prueba que proyectaron los autores estriba en disponer los sitios en tres columnas, una relativa a sus valores en el eje x, otra en el y, y la tercera en el eje z; se correlacionan las columnas entre sí, y el éxito de la prueba descansa en que tales correlaciones no sean significativas.

Se presume que la localización de unidades no es al azar, pues de ser así no se produciría un gradiente de cambio florístico. La forma para determinar si esto es cierto o no consiste en ubicar el punto medio (el término usado por los autores es *midpoint*) de cada especie en cada eje; en caso de que todos estos puntos caigan en un rango estrecho, en derredor a una sólo posición, la nube de sitios es, en efecto, al azar. La secuencia de pasos recomienda por los autores es la siguiente: dividir el eje en cuestión en diez segmentos de igual tamaño; al interior de cada sección, calcular la abundancia media de esa especie y ponderarla (multiplicarla) por el número dado al segmento (1, 2, etcétera); luego sumar estas cantidades y dividir el total por la suma de abundancias de ese taxón en todas las localidades. Si la dispersión de puntos medios en cada eje es elevada, entonces la configuración no es al azar. ¿Qué sentido ecológico tienen estas posiciones? Para los diseñadores de BC constituyen las coordenadas

donde los taxa alcanzan un desarrollo óptimo. Con ellas se puede generar un ordenamiento de especies y plasmarlo sobre el mismo diagrama de sitios.⁸

La gran prueba en torno a la eficacia de la técnica es si revela tendencias ambientales. BC opera sobre una matriz de disimilitud entre localidades, entendidas éstas como vectores de abundancias. Por tanto, los ejes del diagrama son de orden composicional, no guardan una relación simple con factores o complejos de factores del medio físico y biótico. Tampoco mantienen una relación directa con la longitud y latitud geográfica. Esto no significa que carecen de contenidos ecológicos; de hecho, Bray y Curtis correlacionaron los ejes con las siguientes variables: porcentaje de cubierta del dosel, profundidad del horizonte edáfico A_1 , pH del suelo, capacidad de retención de agua, concentración de Ca, K, P, NH_4 y porcentaje de materia orgánica en el horizonte A. El eje x presentó correlaciones significativas con el porcentaje de cubierta del dosel, la profundidad del horizonte A_1 , pH del suelo, concentración de Ca y P, y el porcentaje de materia orgánica; la segunda dimensión acusó correlaciones significativas con la capacidad de retención de agua del suelo y la concentración de NH_4 ; por su parte, el eje z mostró afinidades con el porcentaje de materia orgánica en el horizonte A y la concentración de K (en este caso, la correlación fue negativa). En fin, los tres expresaban combinaciones de variables ambientales. Con base en estos vínculos y en las distribuciones poblacionales respecto al ordenamiento, Bray y Curtis los interpretaron así:

- 1) el eje x surca la dirección hacia un creciente ambiente méxico y expresa la regeneración del bosque de disturbios pasados, generalmente ocasionados por el fuego. En ultima instancia, pone de relieve un gradiente de cambio composicional de carácter histórico.
- 2) el eje y manifiesta un complejo de factores de drenabilidad y areación del suelo.
- 3) el eje z representa, en parte, la influencia de disturbios a pequeña escala y recientes, pues tienden a estar separados los puntos céntricos de las especies

⁸ La posibilidad de construir *biplots* -ordenaciones con puntos-sitio y puntos-especie- es uno de los aspectos de BC que menos se han explotado. De hecho, casi no se menciona en la literatura; por lo regular, esta virtud se le atribuye a componentes principales y al análisis de correspondencia (y sus derivados sin tendencia y canónica).

capaces de colonizar claros de aquellas menos aptas. Por otro lado, dada la correlación negativa con la concentración de potasio, los autores sugirieron que el eje z también revela una gradiente decreciente en el contenido de *loess* del suelo, puesto que en el medio oeste estadounidense los suelos loesiales están caracterizados por un alto contenido de potasio.

De cualquier manera, advirtieron que precisar las tres dimensiones con demasiada exactitud es una meta destinada al fracaso, ya que todos los factores físicos, químicos y bióticos están interactuando, y es más probable que las plantas respondan al conjunto de interacciones que a una variable específica. Por eso mismo, BC se concibió para ejecutarse con datos de vegetación, pues ésta resume el ambiente total.

Lo dicho hasta aquí da las suficientes herramientas para establecer una morfología general del continuo múltiple, según lo concibieron Bray y Curtis. El esqueleto está constituido por n trayectorias ambientales independientes, pero hay que entenderlas como direcciones complejas y polifacéticas de cambio ecológico, en un determinado paisaje. Todo lugar en esa zona que cuente con una cubierta vegetal homogénea, tiene una posición en dicho espacio. Sobre tal infraestructura se erigen superficies imbricadas, representativas de las distribuciones atmosféricas que acusan las especies. A pesar del entrelazamiento, cada respuesta alcanza su cúspide en un punto específico del espacio basal; ninguna otra llega a un pináculo en esa posición.

8.4. Whittaker y la vegetación de las montañas Gran Smoky

En 1956, R.H. Whittaker publicó uno de los artículos que más influencia ejercería en los trabajos y métodos subsecuentes de ordenación: se trata de "*Vegetation of the Great Smoky Mountains*" aparecido en el volumen 26 de la revista *Ecological Monographs*. El autor propuso que la vegetación constituye un fenómeno en el que despuntan por lo menos tres niveles: 1) el ambiente, conformado por un conjunto de gradientes complejos; 2) las poblaciones de los organismos individuales, distribuidas en relación a esos gradientes; 3) la comunidad de plantas marcada por una composición, diversidad, productividad, etcétera.

Por lo general se piensa que la interpretación científica debe transitar de los niveles más bajos a los más altos; desde lo químico a lo biológico, lo individual

a lo social. Pero dada la existencia de interrelaciones mutuas entre estos niveles, en ocasiones hay que proceder en la dirección opuesta. Con base en este argumento, Whittaker describió su método como un paso del horizonte tres (la comunidad) al dos (la población). Ahora bien, hizo una serie de precisiones respecto a la palabra "comunidad", pues en la literatura ecológica denota varias cosas. Reconoció tres fenómenos para los cuales se usa el término: 1) las *comunidades* o *sitios* que son homogéneos sobre un área de la superficie terrestre y que comprenden todos los organismos por arriba y abajo del suelo; 2) las *fracciones comunitarias* o *microcomunidades* abarcan un subconjunto de organismos que, por alguna razón, se ha decidido agruparlos, como puede ser el caso de un estrato vegetal, los animales particulares a ese estrato, la comunidad de un micro-ambiente peculiar, etcétera; 3) *complejos comunitarios*, un agregado de comunidades o sitios distintivos, ordenados en un mosaico o patrón espacial, tales como paisajes, provincias bióticas, un complejo de pantanos, patrones topográficos, etcétera.

En cada uno de estos niveles se pueden percibir y estipular tipos comunitarios abstractos, por ejemplo, formaciones, asociaciones, sociaciones, tipos dominantes, en el caso del primer rubro del párrafo anterior; sociones y micro-asociaciones, para el segundo nivel; y paisajes tipo, complejos de climax, alianzas y patrones topográficos generalizados, en lo referente a la tercera acepción. La confusión en torno al concepto comunidad no proviene tanto de la escala -desde una gota de agua hasta un cuenca oceánica- sino de su aplicación para denotar dos cosas distintas: un sitio particular real, y un tipo abstracto derivado de muchos sitios más o menos similares. Por eso, Whittaker propuso una convención terminológica: "comunidad" se debe referir a la localidad concreta, y "tipo comunitario" a la abstracción.

La segunda expresión pertenece al universo del concepto *clase*. La clase tiene dos componentes: uno extensivo, que es básicamente el nombre de la categoría en la cual está inscrito el censo, y otro de intención -los criterios empleados para incluir ese lugar en esa agrupación particular. Por supuesto es una idealización y, en el caso de la ecología vegetal, existe mucha libertad para que el investigador fije sus casillas; la flora real no obliga a una sola definición. Pero el uso de un enfoque clasificatorio no estriba en que la clase corresponde al fenómeno, o que es parte intrínseca de él, sino que sirve para la comunicación e investigación científica.

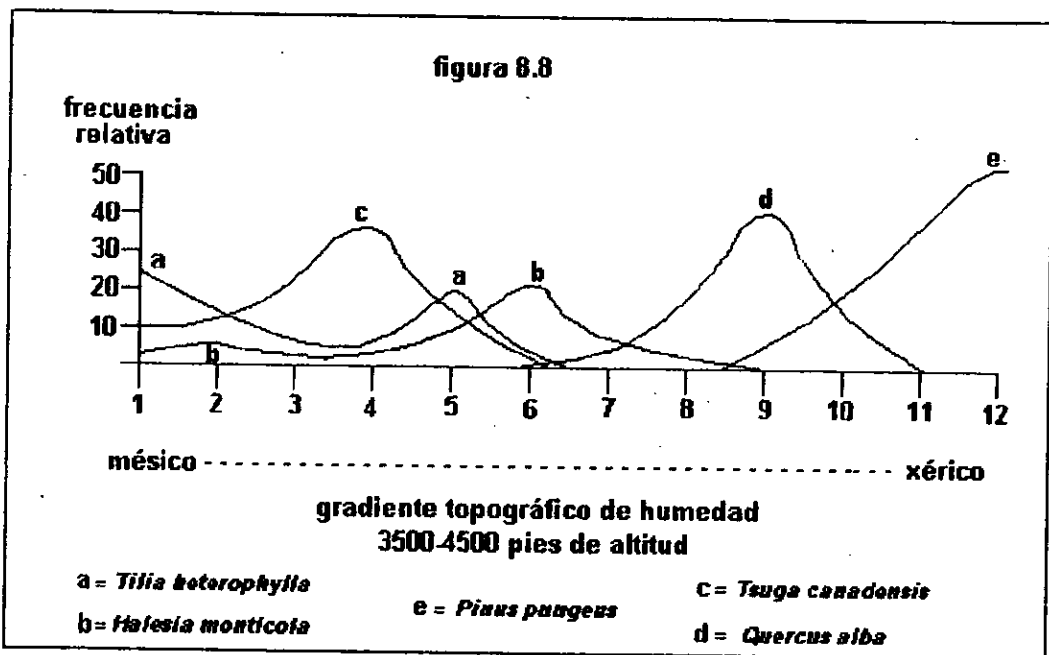
Y aquí el artículo destaca una cuestión interesante: el autor afirma que su método se basa en un concepto no clasificatorio -el gradiente complejo y todo lo que se desprende de él. Se trata de un ejercicio intelectual que permite la interrelación de datos ambientales, poblacionales y comunitarios. Ahora bien, el enfoque no excluye la clasificación, pues ésta lo complementa. Se pueden idear comunidades tipo para ciertos segmentos o planos del gradiente o gradientes.

A diferencia de los trabajos antes reseñados, Whittaker no se propuso dilucidar tendencias a través de operaciones sistemáticas con datos de composición florística; su método es directo, la gradación de hábitats se define de antemano, pues es visible. Luego se calibra en función de las especies y sus distribuciones. Esto supone un cambio metodológico importante: a partir del continuo ambiental se desprende el vegetacional.

El hecho de que el investigador señale *a priori* cuál es la dirección ecológica a considerar limita la selección a aquellas muy fáciles de percibir, por ejemplo, altitud sobre el nivel del mar. Un terreno accidentado se presta muy bien a este enfoque, y no en balde Whittaker depuró sus hipótesis en una región montañosa -las Gran Smoky del estado de Tennessee- cuyos gradientes destacados eran precisamente la altitud y lo que el investigador denominó gradiente topográfico de humedad, una secuencia de exposiciones de ladera, pendientes protegidas y pequeños valles, desde los parajes más mésicos hasta los más xéricos (por supuesto, mésico y xérico son términos relativos a la zona de estudio). Ambas son secuencias complejas, combinaciones de diversas fuerzas bióticas y abióticas que cambian a lo largo de los recorridos. El autor aplicó el método ODPP (ver capítulo 5, sección 5.2) y reveló gradaciones de humedad para las siguientes cuatro franjas altitudinales: 1,500-2,500 pies, 2,500-3,500 pies, 3,500-4,500 pies, y una banda superior a los 4,500 pies sobre el nivel del mar. Con cada ordenación elaboró diagramas de continuo; las respuestas de los taxa adoptaron formas de curvas, más o menos acampanadas, solapadas y con rangos variables. En la figura 8.8 se reproduce una ilustración de Whittaker relativa al comportamiento de cinco especies arbóreas a lo largo de un gradiente de humedad, para la franja altitudinal de 3,500-4,500 pies.

Como puede verse, destaca el trazó en forma de campana, sin embargo *Tilia heterophylla* y *Halesia monticola* presentan distribuciones bimodales. En otras gráficas similares que confeccionó el autor, algunas especies muestran respuestas acampanadas, pero asimétricas. Cabe destacar que el gradiente de la figura 8.8 no se refiere a un cerro particular, es la trayectoria topográfica de

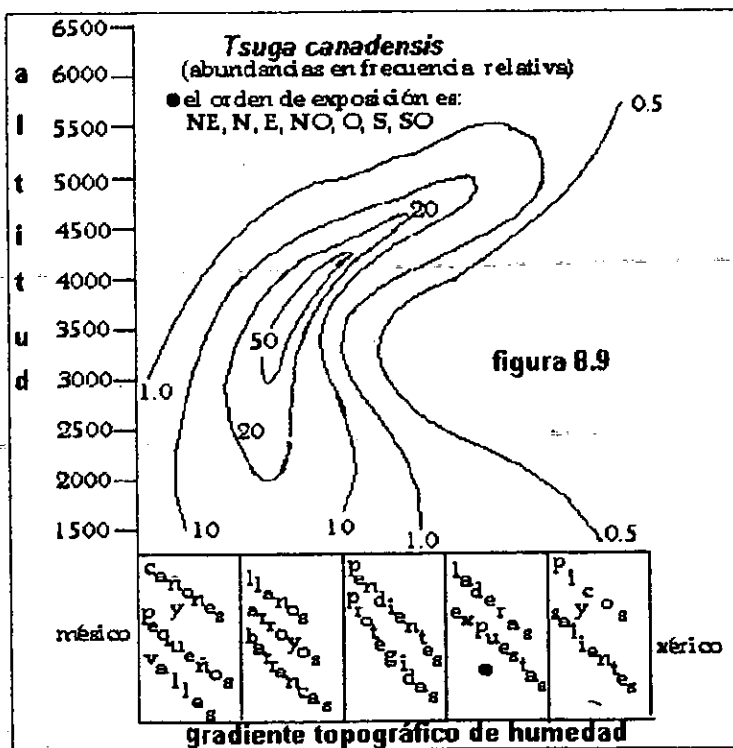
humedad general, por así decir, de toda la serranía Gran Smoky, para esa banda de elevación. Recuérdese que ODPP genera sitios compuestos, promedios (en términos de abundancia de especies) de localidades dispersas en toda la zona de estudio, pero con estrechas afinidades ambientales. A modo de ilustración, imagínese que obtenemos las abundancias medias de dos parajes, uno con exposición poniente a los 3700 pies sobre el monte X, y el otro con esa misma orientación pero a los 4200 pies de la montaña Y, que está a 10 millas del X. Por eso, la abscisa de la figura 8.8 está dividida en 12 estaciones, equivalentes a tales sitios compuestos.



Whittaker también utilizó ODPP para construir continuos con base en gradientes altitudinales, correspondientes a distintos estadios del trayecto topográfico de humedad. De nueva cuenta despuntaron curvas de respuesta campaniformes, algunas asimétricas, otras cuantas bimodales, etcétera. Con ambas trayectorias, dispuestas a modo de ejes perpendiculares, elaboró nomogramas (así los denominó), donde se plasma el porcentaje de presencia de una especie x tal que se atisba su superficie de respuesta. La figura 8.9 muestra un ejemplo -el de *Tsuga canadensis*- de los ochenta que aparecen en el artículo.

Las gráficas y nomogramas constituyeron los soportes expositivos de Whittaker para poner de relieve que las distribuciones de las especies exhiben cambios graduales y progresivos, tanto en la importancia relativa de una sola

como en la composición florística general, de un extremo a otro del eje o plano ambiental. Apuntan pues a descartar la idea de la vegetación como un ensamble de asociaciones discretas, ya que si fuera el caso, las gráficas mostrarían interrupciones marcadas. Sin embargo, Whittaker no desdeñó el uso de grupos abstractos. Formuló la cuestión de este modo: las clasificaciones son arbitrarias, pero aún así pueden ofrecer información ecológica relevante. Clasificar es un ejercicio subjetivo, sin embargo, el fitosociólogo debe tomar en cuenta cómo se distribuyen las especies en el paisaje y, por tanto, es menester que sus categorías gocen de cierta aserción empírica. La gama de posibilidades que tiene es amplia y el esquema de agrupación que él determina bien puede evidenciar relaciones entre organismos, y en ese sentido ser "natural". Pero es sólo una de las muchas posibilidades, igualmente justificadas por el comportamiento de las plantas. De este modo, su clasificación es arbitraria. Entre más variada es la vegetación y mayor el solapamiento de las distribuciones, más difícil es vislumbrar grupos nítidamente separados; luego entonces, más caprichosos son los diseños clasificatorios.



Planteada la advertencia, el autor sugiere agrupamientos en función de los centros de máxima densidad poblacional que alcanzan los taxa a lo largo de un gradiente. Propone, además, cuatro escenarios hipotéticos:

- 1) Las curvas de abundancia exhiben cúmulos claramente separados. Supóngase un eje medido en una escala de 1 a 10; si acaso un grupo de especies tiene sus óptimos en derredor del valor 2, y las de otro conjunto gravitan en torno a 8, se perfilan dos ensambles florísticos bien distintos.
- 2) Existe cierta tendencia a la formación de paquetes, aunque hay dispersión de los centros óptimos y algunas especies figuran como intermedias entre un conglomerado y otro. La secuencia de posiciones modales, 1.3, 1.6, 2.0, 2.3, 3.5, 6.0, 7.2, 8.1, 9.0, constituye un buen ejemplo de esta situación.
- 3) Las curvas se distribuyen de manera irregular a lo largo del gradiente y la separación entre sus puntos óptimos está regida por el azar, o se aproxima a él.
- 4) La separación es regular, con espacios equidistantes entre los picos de las respuestas.

Los primeros dos escenarios se prestan a una clasificación menos sesgada, mientras que en los dos últimos el criterio estaría mucho más cargado por las nociones del investigador que por la distribución de las especies. Por otro lado, la tendencia a formar grupos aumenta si el ecólogo dirige su atención a sólo unos cuantos taxa sobresalientes. Whittaker señaló que sus resultados fueron coherentes con la tercera posibilidad.

El autor dedicó varias páginas a la interpretación de las superficies de respuesta. Corresponden a funciones de probabilidad de supervivencia de una población respecto a uno o dos gradientes ambientales, en una zona geográfica determinada. Existe un rango óptimo para el crecimiento de una especie, expresado en un segmento del gradiente o región del plano, y mientras la distribución se aleja de ese rango, la combinación de factores bióticos y abióticos inhibe la germinación de semillas o favorece de manera creciente la mortalidad de plántulas. Según Whittaker, si se considera sólo una dimensión ambiental, la forma ideal de tal función de probabilidad es una curva de Gauss. Sin embargo, sus resultados no se comportaron de manera estrictamente gaussiana, pues

Las respuestas bi o plurimodales, propias de poblaciones heterogéneas, figuran en los nomogramas que Whittaker plasmó en su apéndice. Por ejemplo, en el diagrama de *Quercus alba* aparecen dos ecotipos que se diferencian el uno del otro en relación al gradiente altitudinal (ver figura 8.10). Aquí, la superficie de respuesta es claramente bimodal, pero otras especies muestran patrones más complejos, en los cuales las diversas subpoblaciones se encuentran imbricadas; en lugar de dos "domos", las superficies describen "cúpulas" torcidas en una dirección del plano ambiental (así sucede con *Tsuga canadensis*, ver figura 8.9). Al respecto, Whittaker hizo una distinción entre clina y ecotipo: la primera designa tendencias genéticas en una población, el segundo a subpoblaciones más o menos distintivas, cada una con su domo o pico adaptativo particular. Los ecotipos constituyen partes sobresalientes de clinas segmentadas. El autor planteó varias combinaciones plausibles: ecotipos sin aparente relación con el gradiente, debido a procesos como la deriva génica; clinas al interior de un ecotipo; ecotipos al interior de ecotipos; o bien, ecotipos que forman clinas.

Algunas de las figuras del apéndice sugieren hibridaciones introgresivas. El autor dio varios ejemplos de esto, entre ellos el de *Quercus velutina*, cuyos contornos se ubican por debajo de los 3000 pies de altura, en sitios relativamente méxicos. Sin embargo, existe una proyección que se extiende hacia los 5000 pies y ocupa lugares más secos, justo donde hay concentraciones máximas de *Q. borealis*. Semejante prolongación, explica Whittaker, puede ser resultado de la introgresión de genes de la segunda especie en la primera, lo cual permite a *Q. velutina* ampliar su rango de distribución.

Ciertos patrones parecen ser influidos por la poliploidía. Al comparar los gráficos de la diploide *Acer spicatum* y la poliploide *Acer rubrum*, la primera acusa una distribución restringida, mientras que la segunda observa un esparcimiento amplio. Si bien el ejemplo sugiere que la multiplicidad cromosómica otorga más posibilidades, no hay razón para que una especie diploide con variación ecotípica no goce de una amplitud mayor que la poliploide derivada de ella.

En fin, existe una estrecha interrelación entre el patrón genético y la distribución de un taxón, de tal suerte que la segunda expresa el primero. La selección natural opera en dos sentidos: restringiendo la diversidad de biotipos, lo cual puede resultar en confinar o reducir el área de distribución; o bien, la selección diferencial, en diversos ambientes, puede favorecer la diferenciación de dichas subpoblaciones.

Whittaker también consideró las limitaciones debidas a la competencia, locución vaga según él, pero gracias a su vaguedad sirve para englobar una amplia gama de interacciones específicas restrictivas. De ahí que el pico óptimo resulta ser menor a lo que podría llegar la especie en una situación ideal, en monocultivo. La competencia puede distorsionar la forma gaussiana de la distribución, haciéndola asimétrica, incluso convirtiéndola en "meseta" -siendo ésta la parte del gradiente donde la especie en cuestión vive en condiciones óptimas- que luego cae de manera brusca. Así, el autor sugiere dos fuerzas contrarias que moldean la respuesta poblacional: la profusión genotípica ensancha la curva, y la competencia limita su amplitud o altura.

El texto "*Vegetation of the Great Smoky Mountains*" introduce el término de diversidad beta, concepto que luego ocuparía un lugar destacado en las investigaciones en torno al ordenamiento de comunidades. La modificación continua de la composición florística, en resonancia con variaciones progresivas de factores ambientales, manifiesta una dirección y una tasa de recambio de especies, dicha tasa es la diversidad beta. Whittaker la concibió de la siguiente manera: luego de obtener una gradación de localidades, se mide el porcentaje de similitud entre la estación inicial y las siguientes, hasta llegar a un punto donde la semejanza entre la primera y la de ese punto es del 50%. El autor le dio el nombre de "cambio medio" a ese segmento del gradiente. En cuanto a la expresión de similitud entre un sitio y otro, empleó la fórmula:

$$\text{sim}(s_k, s_h) = \frac{200 \sum_{j=1}^n \min[a_{kj}, a_{hj}]}{\sum_{j=1}^n a_{kj} + \sum_{j=1}^n a_{hj}}$$

donde: s_k y s_h se refiere a los parajes (en el trabajo de Whittaker, a los parajes compuestos) k y h ; $\text{sim}(s_k, s_h)$ es la similitud entre ambos censos; a_{kj} y a_{hj} indican la abundancia del taxón j en los sitios k y h , respectivamente; y $\min[a_{kj}, a_{hj}]$ es el valor menor de las dos cantidades. Como puede verse, es el complemento opuesto del porcentaje de disimilitud que se reseñó en el capítulo 2, sección 2.1.

Bien, la estación que se ubica a un cambio medio de la primera constituye un nuevo referente para comparar las siguientes hasta llegar otra vez a un valor de 50% de similitud. Así, el grado de remplazo de especies se indica con el

número de cambios medios que figuran en la progresión de localidades. Whittaker destacó analogías entre este índice de diversidad y la vida media de un isótopo o un fármaco, aunque, claro, señalando las diferencias. La distancia ecológica entre un cambio medio y otro, es decir, el tamaño de los tramos correspondientes del gradiente, no es constante; tampoco existe una función única entre el número de cambios medios y el número de estaciones ordenadas que conforman al eje ambiental. Considérese las dos gráficas de la figura 8.11; ambas se construyen con 20 localidades, pero la de arriba acusa una diversidad beta mas alta que la inferior.

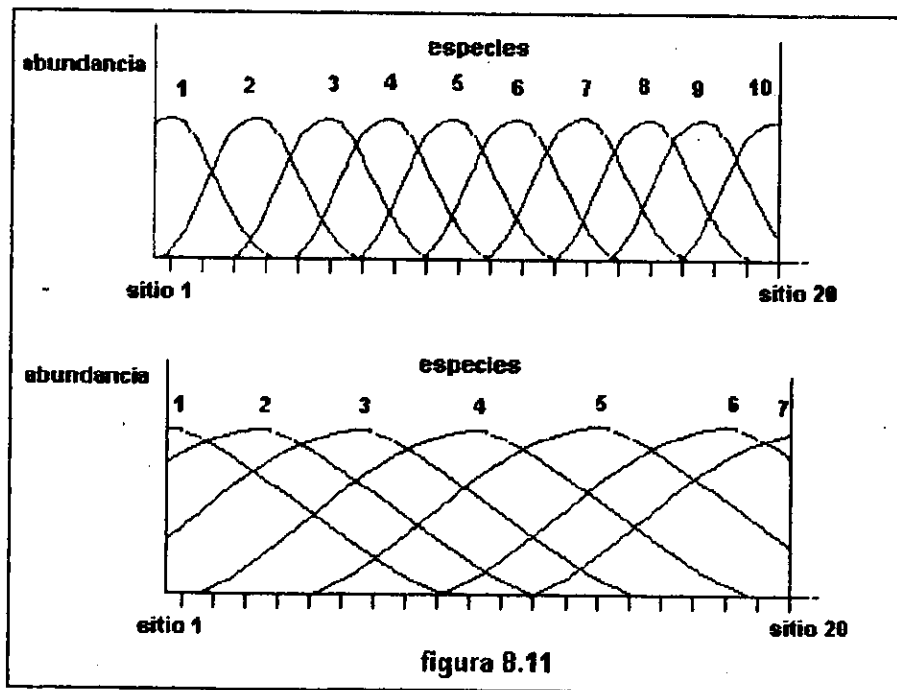


figura 8.11

En las Gran Smoky de Tennesse, el gradiente topográfico de humedad relativo a las franjas altitudinales de 1,500-2,500, 2,500-3,500 y 3,500-4,500 pies sobre el nivel del mar reporta una diversidad beta de 7, 6.5 y 9 cambios medios respectivamente.

8.5. El continuo vegetacional y el tiempo

Los diagramas de continuo que hemos reproducido o ejemplificado hasta ahora manifiestan una estructura sincrónica (esto es, para un momento dado) de relación entre ambiente y plantas en una zona dada. Cabe preguntar ¿cuánto

tiempo persiste esa estructura? Si algún investigador visita las montañas Gran Smoky en 1999 y aplica la metodología de Whittaker, ¿acaso observará que *Tilia heterophylla*, *Halesia monticola*, *Tsuga canadensis*, *Quercus alba* y *Pinus pungens* se comportan de la misma forma -para el mismo gradiente y la misma altitud- como lo hacen en la figura 8.8? Huston (1994) plantea que las trayectorias ambientales no son estáticas, cambian continuamente como consecuencia del equilibrio dinámico entre la sucesión y el disturbio. Si tomamos la afirmación de Huston en un sentido fuerte, diríamos que las representaciones como la figura 8.8 son algo semejante a fotografías. El gradiente topográfico de humedad, relativo a la franja 3,500-4,500 pies sobre el nivel del mar, en las montañas Gran Smoky, tal como se presenta en esa ilustración, solo vale para el momento en que Whittaker realizó su estudio. Hoy tendrá un aspecto distinto. No obstante, el siguiente pasaje de "*The Vegetation of the Great Smoky Mountains*" parece apuntar a otro lado:

Si se acepta que los sitios en todos los puntos a lo largo del gradiente se autoregulan y, en ese sentido, son de fase clímax, entonces el continuo mismo debe ser considerado el clímax. En lugar de un sólo clímax climático o de un conjunto de policlímax, la vegetación clímax de los Smokies comprende todo el patrón de vegetación...⁹

Con estas palabras Whittaker asienta sus diferencias con toda la tradición anglosajona respecto a la formación clímax (ver capítulo 7). Pero además de eso, le otorga cierta estabilidad temporal a sus gradaciones, si se deja a un lado la posibilidad de grandes catástrofes. Podemos vislumbrar por lo menos dos modelos de cambio en el continuo vegetacional respecto al tiempo, como se muestran en la figura 8.12:

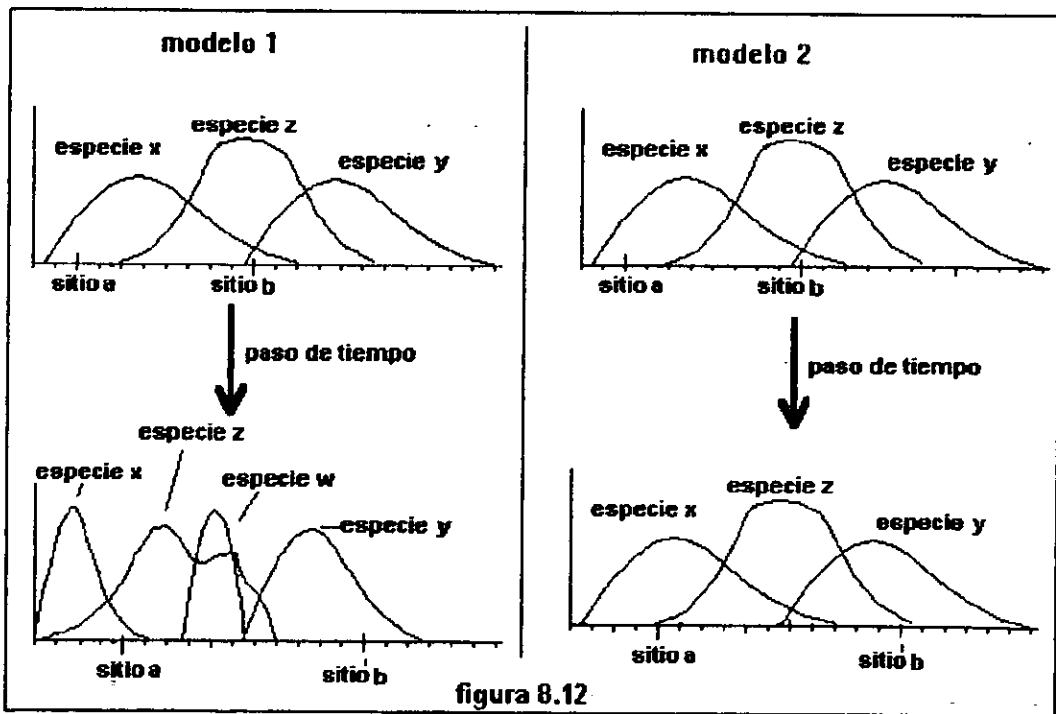
⁹ Whittaker (1956), p. 38. En inglés reza así:

If stands at all points along the gradient are accepted as self-maintaining, and therefore climax in this sense, the continuum itself should be regarded as the climax. Rather than a single climatic climax or set of polyclimaxes, climax vegetation in the Smokies comprises a whole vegetation pattern...

1) se altera el gradiente, las curvas de respuesta, incluso las especies más destacadas de la zona (sea por invasiones o extinciones locales), de modo que se genera otro continuo con una estructura completamente distinta;

2) las localidades cambian de posición en la abscisa, debido a mortandad, disturbio y otras alteraciones del medio; sin embargo, permanece el gradiente y las curvas poblacionales sin grandes modificaciones.

Pero, ¿de qué escala temporal estamos hablando? La respuesta no es precisa, pues depende de las plantas que privilegia el investigador: el estrato arbóreo de un bosque templado tiene una dinámica más lenta, por así decir, que una vegetación herbácea en la cual destacan anuales. Por otra parte, descartamos periodos geológicos, ya que todo -clima, suelo, vegetación- sería por completo distinto en el antes y el después. Llamemos la escala "tiempo ecológico", reconociendo la vaguedad del término, y ubiquémosla en años, décadas, quizá también centurias; su extensión depende de la cubierta vegetal a considerar.



Intentemos ahora situar los autores mencionados en este capítulo en relación a los escenarios de la figura 8.12. No es una tarea fácil, pues ninguno de ellos abunda en el tema. No obstante, hay evidencias para suponer que se

inclinarian por el modelo 2. Cuando Whittaker señala que todo el continuo es la fase clímax, dice que es una fase estable, autoregulada. Los sitios podrán ser perturbados, sus ensambles quizá se alteran -pues habrá plantas que mueran y otras que germinen-, en fin, sus coordenadas cambian, pero la estructura general del continuo se mantiene. También es posible que luego de un fuerte disturbio, una localidad determinada sea excluida de esa trayectoria particular; ya no tiene una posición allí, dado que deja de presentar el complemento de especies en el cual se fincó el ordenamiento original. Aún así, la morfología del continuo se mantiene. No obstante, hay pasajes de la monografía donde se atisba algo parecido al prototipo 1. Whittaker señala que entre 1925 a 1930, la mayoría de los árboles de castaño (*Castanea dentata*) fueron afectados por la roya, y para 1940 la población había disminuido sensiblemente. Por tanto, podemos imaginar gradientes topográficos de humedad o altitudinales correspondientes a, digamos, 1920, donde la curva de respuesta del castaño fuera más robusta que la registrada para esas mismas trayectorias en 1950. El modelo 2 también parece ser la idea de Curtis y McIntosh cuando propusieron una serie de estudios futuros a realizar, en el marco del continuo vegetacional del suroeste de Wisconsin. No se les ocurriría una sugerencia de esa naturaleza si pensaran que dicha representación fuera válida sólo por un periodo corto. De cualquier manera, entre los años cincuenta y noventa, la temporalidad del continuo ha sido un tema poco estudiado.

CAPÍTULO 9

DEBATES Y PROPUESTAS DURANTE LOS AÑOS SESENTA

Para 1959, la sinecología contaba con los cuatro métodos ordenadores reseñados en el capítulo anterior. Ante semejante pluralidad, era casi obligado discutir cuál de ellos brinda mejores resultados, qué complicaciones había para instrumentarlos, qué modificaciones convenía llevar a cabo y si acaso no era menester introducir nuevos algoritmos, ya como diseños originales o importaciones de otros campos. Tales consideraciones incidían en asuntos relativos a modalidades de representación espacial, criterios para decidir cuán eficaz es una ordenación y cómo contrastar los resultados de dos procedimientos distintos. En fin, la década de los sesenta puso el acento en cuestiones técnicas; las de índole teórica -por ejemplo, la naturaleza del continuo vegetacional y/o la respuesta poblacional a gradientes ambientales- fueron menos debatidas, aunque estaban presentes, si bien de manera secundaria, en las controversias de carácter operativo. Por supuesto, hubo excepciones a esto último: un ejemplo de ello es el trabajo de Whittaker (1967) que privilegia el concepto de continuo vegetacional y le agrega nuevos elementos, como es su vínculo con la teoría del nicho ecológico.

9.1. Espacios abstractos y vegetación

Como ya se ha visto en el capítulo anterior, Goodall (1954) propuso un modelo geométrico denominado espacio vegetacional. No obstante, el autor consideró que era menester profundizar más en él, y le dedicó un largo artículo (Goodall, 1963) donde extiende la idea original a abstracciones más complejas.

Habíamos dicho que los censos pueden representarse en un espacio abstracto, de modo que sus coordenadas corresponden a los valores cuantitativos que acusa cada especie. Por consiguiente, forman una nube o bien pueden conformar varios cúmulos y los intersticios entre ellos albergar sólo unos cuantos parajes dispersos. Mientras más parecidas sean las unidades de muestreo, más "apretados" serán los conglomerados de puntos; pero si acaso la vegetación está sujeta a fluctuaciones al azar, serán más difusos. Si no existen correlaciones interespecíficas, los puntos guardarán simetría respecto a los ejes -incluso

perfilarán una hiperesfera si acaso todos los taxa tienen la misma abundancia máxima. Pero si tales correlaciones existen, el núcleo se verá extendido en dirección oblicua a las líneas de coordenadas.

En el artículo de 1963, Goodall ahonda la discusión en torno a las formas que adoptan las constelaciones y la significancia biológica de tales figuras. Por ejemplo, si exhiben una curvatura, entonces las abundancias de algunas especies aumentan hasta un máximo y luego decrecen (véase la figura 9.1, más adelante).

Cabe la posibilidad de jugar con varias representaciones alternativas: por ejemplo, se pueden dibujar vectores entre el origen del sistema de coordenadas y las localidades. Si varios de ellos se agrupan en un plano, estos tuplos manifiestan grupos de especies concurrentes -grupos ecológicos, según Goodall-, debido a su interdependencia o requerimientos similares. Por otro lado, el espacio vegetacional puede invertirse: los sitios constituir ejes de coordenadas y los taxos puntos. Tal imagen equivale al espacio hilera de una matriz de datos como la siguiente:

		TABLA DE DATOS			
		ESPECIES			
		esp 1	esp 2	...	esp n
CENSOS	sitio 1	a_{11}	a_{12}	...	a_{1n}
	sitio 2	a_{21}	a_{22}	...	a_{2n}

	sitio m	a_{m1}	a_{m2}	...	a_{mn}

En este caso, los cúmulos también ponen de relieve los grupos ecológicos recién mencionados.

El autor examinó otro modelo geométrico que bautizó con el nombre de espacio ecotópico. Se caracteriza por el hecho de que los ejes corresponden a factores del medio físico -por ejemplo, uno a pH, otro a temperatura ambiental media, etcétera-, los puntos siguen siendo sitios y las coordenadas de cualquier unidad de muestreo refieren a las distintas medidas de estas variables. De ahí, Goodall ofreció un tercer modelo: el espacio vegetacional-ecotópico, donde un conjunto de dimensiones corresponde a las especies y otro a los factores del medio. Cabe hacer notar que tanto el espacio vegetacional como el ecotópico son

proyecciones del espacio vegetacional-ecotópico, y todos son de naturaleza euclídea.

Según dice el australiano, es muy posible que un sitio ofrezca condiciones físicas óptimas para el establecimiento de una planta y, sin embargo, no perdure el individuo debido a la competencia, herbivoría, etcétera, de parte de otros seres allí existentes. De este modo, es admisible que las constelaciones en los marcos vegetacional y ecotópico no coincidan: los factores físicos no *determinan* la presencia de especies en un sitio particular. Al comparar las configuraciones producidas en ambos, puede ocurrir lo siguiente:

1. Un grupo de sitios forma un cúmulo en los dos. Aquí, la confluencia de taxa está fuertemente influida por la conjunción de presiones abióticas allí presentes.
2. Ciertas unidades de muestreo forman una nube más o menos compacta en el espacio ecotópico, pero no en el vegetacional.
3. Algunas localidades forman una densa aglomeración en el espacio vegetacional, pero no en el ecotópico. En tal caso, las fuerzas cohesivas son las mismas relaciones entre organismos; las variables físicas influyen poco. Por supuesto, cabe el hecho de que no se midieron algunos indicadores claves que hubieran facilitado el apelotonamiento en el modelo ecotópico. Pero si ésta no es la situación, la dispersión de lugares, según su composición florística, no refleja sus constitución con base en el medio inanimado.

Para Goodall, el tercer esquema evidencia lo que él denominó comunidad integrada: un ensamble de plantas que persiste gracias a las relaciones mutualistas o facilitadoras entre ellas. El autor ubica el individuo como la unidad básica de vegetación; su desarrollo depende del entorno inmediato - de su "autoambiente", el cual puede ser modificado por otros seres vivos. Sin embargo, la respuesta a tal situación está genéticamente determinada y no es independiente de factores históricos: es producto de la evolución que sufrieron los ancestros de esa planta en relación a otros organismos. Puesto que el contexto histórico en el cual evolucionó la especie incluye otros taxa vegetales, es plausible que, para un ensamble florístico de un lugar determinado, las preferencias ambientales de los integrantes -dictadas por sus constitución genética- estén vinculadas ente sí. Dichas especies se asocian pues cada una

responde al habitat que modifican las otras, y no solamente a agentes físicos. La comunidad integrada es un concepto antagónico a la hipótesis de Gleason, tal como interpretaron ésta Whittaker y los investigadores de Wisconsin; se contrapone a la idea de que, a lo largo de una gama de condiciones ecológicas, los puntos óptimos de las especies son independientes entre sí y se distribuyen al azar. Al suponer historias evolutivas eslabonadas y el hecho de que unos taxa facilitan el establecimiento y desarrollo de otros, la entidad de Goodall implica óptimos concurrentes.

No obstante, aún si varias especies coinciden de manera regular en un grupo de sitios, el autor recomendó precaución antes de afirmar la existencia de una comunidad integrada. La permanencia de plantas invasoras poco tiene que ver con una historia evolutiva compartida con las demás; figuran allí porque tienen requerimientos similares. Una vez establecida, la inmigrante puede alterar el perfil de la congregación, al introducir un nuevo contexto de relaciones competitivas. Por eso, el escenario 1 de arriba -el conjunto de localidades que forman un cúmulo tanto en el espacio ecotópico como en el vegetacional- no da evidencias suficientes para suponer una comunidad integrada.

Si bien los modelos geométricos son fáciles de entender, resultan imposibles de vislumbrar dada la gran cantidad de dimensiones que presentan. Éste fue el problema que se pretendió resolver con la ordenación: reducir las constelaciones de puntos a estructuras más simples y perceptibles, sin distorsionarlas demasiado. Ahora bien, hay muchas formas de reducir el espacio madre -sea ecotópico, vegetacional o la yuxtaposición de ambos- conservando las relaciones entre los puntos de la nube. Así, los criterios relativos a cuál es la "mejor" representación dependen del tipo de conexiones que se quieren preservar. Se abre, pues, un abanico de teorizaciones referentes a cómo convertir espacios "grandes" en espacios "más pequeños". Buena parte de la diversidad de métodos ordenadores se debe a esto último. Orloci (1966) planteó el problema en los siguientes términos:

La ordenación implica resumir la información de una matriz cuyos elementos, sean estas distancias o ángulos, definen las relaciones espaciales entre entidades ecológicas. Tales entidades pueden representar ya sea especies, sitios, factores ambientales o hábitats. Las entidades que se someten a una ordenación, llamadas individuos, se pueden visualizar como puntos en un espacio, en el cual sus

coordenadas son los valores numéricos de sus atributos. El resumen se obtiene al proyectar estos puntos a un espacio cuya dimensionalidad es menor que la del original...¹

La cita es pertinente para cualquiera de los modelos geométricos mencionados arriba. Pero también se puede extender a otros que no había previsto Goodall y que no destaca Orloci. Van der Maarel (1969) propuso un espacio estructural cuyos ejes constituyen atributos del tipo "porcentaje de suelo descubierto", "biomasa vegetal total", "porcentaje de cobertura del estrato herbáceo", "porcentaje de cobertura de rosetas", etcétera. Los individuos siguen siendo los sitios, pero descritos por formas de vida allí presentes, productividad y otras características estructurales. El autor señaló que la conjugación de dimensiones especie, habitat y estructurales resulta en un "espacio ecosistémico".

Gower (1966) ofreció una imagen distinta. Supóngase un número k de objetos y , además, una medida de asociación entre uno y otro, de tal suerte que se puede construir una matriz cuadrada (k filas y k columnas) P

$$P = \begin{bmatrix} p_{11} & p_{12} & \dots & p_{1k} \\ p_{21} & p_{22} & \dots & p_{2k} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ p_{k1} & p_{k2} & \dots & p_{kk} \end{bmatrix},$$

donde p_{ij} equivale a la proximidad entre el par de entes i y j ; además $p_{ij} = p_{ji}$. El modelo propuesto es uno donde las coordenadas del primer eje son las cercanías del cuerpo 1 con todos los demás -incluida la que guarda consigo mismo; igual ocurre con el segundo eje y la entidad 2, y así sucesivamente. Podemos sustituir la voz "objetos" por sitios, especies, factores ambientales, formas de vida, etcétera, y operar con la misma lógica. De este modo, si privilegiamos localidades, tanto ejes como puntos se remiten a ellas.

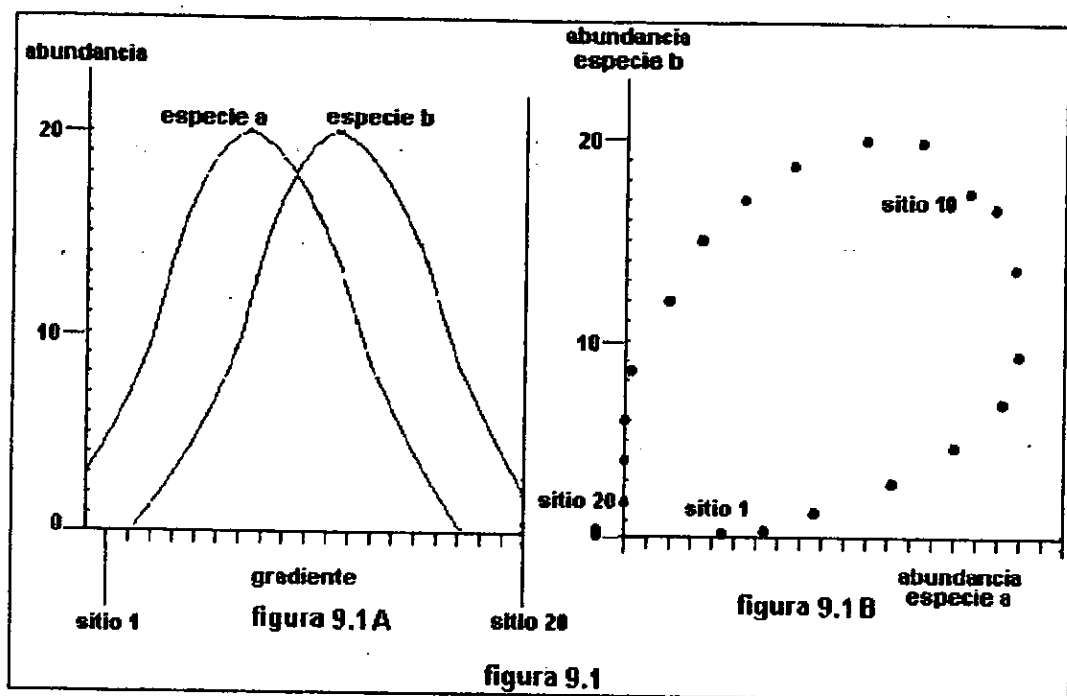
¹ Orloci (1966) p. 193. La cita en el inglés original es:

Ordinations imply a summerization of the information content of a matrix whose elements, distances or angles, define the spatial relationships between ecological entities. These entities may represent either species, stands, environmental factors or habitats. The entities to be ordinated, called individuals, are visualized as points in space with their attribute scores as co-ordinates. Summerization is achieved by projection of the points into a space which has less dimensions than the original...

Ahora bien, el espacio vegetacional de Goodall, así como los otros que hemos mencionado y que están inspirados en él, no son iguales al continuo multidimensional descrito en el capítulo anterior. Whittaker (1956), con sus nomogramas, o Bray y Curtis (1957), con sus dispersiones atmosféricas, pensaban en m gradientes y un eje adicional correspondiente a abundancias. Incluan en dicho volumen (hiper)superficies abovadas, indicativas de respuestas poblacionales. Se antoja pensar que añadiendo una barra de números al espacio vegetacional -de modo que en ella se marcan las importancias de los taxa- e incorporando las respuestas de dichos organismos, resulta algo parecido al prototipo de estos tres autores norteamericanos. Al fin y al cabo, cualquier eje j del espacio vegetacional se puede interpretar como un gradiente ecológico expresado en incrementos progresivos de la especie j . Sin embargo, el cuerpo generado mostraría taxa describiendo hiperplanos en lugar de hiperdomos. De hecho, la relación entre la imagen de Goodall y el continuo multidimensional a la Bray y Curtis o a la Whittaker es compleja. La figura 9.1 nos ilustra por qué (ver abajo).

A la izquierda tenemos un continuo compuesto de 20 sitios y dos especies, a la derecha estan representadas esas mismas localidades y taxa, pero en términos del esquema de Goodall. Si al diagrama 9.1B le incrustamos un tercer eje z , de modo que z es una escala que abarca las abundancias de ambas especies (imagínese que z es perpendicular al papel), y obtenemos las superficies de respuestas de los organismos, nos quedan dos planos, inclinados en sentidos opuestos, que se interceptan. Para convertir la gráfica 9.1B a 9.1A, tendríamos que coger el arco de puntos por sus extremos (sitio 1 y 20 en 9.1B) y estirarlo hasta transformarlo en una recta. En conclusión, la nube del espacio vegetacional es el gradiente ambiental de 9.1A, pero retorcido. Una simple proyección -como decía Orloci (1966)- de la constelación en 9.1B a cualquier línea que surque ese sistema de coordenadas jamás reproduce la abcisa del diagrama a la izquierda. Quizá, en 1966, Orloci pensaba en un arreglo continuista distinto al de Bray, Curtis y Whittaker -por ejemplo, uno con base en respuestas lineales², o usó la palabra proyección en un sentido diferente al que tiene en cualquier libro de geometría, o bien -y esto es lo más probable- no se percató de sutilezas como las que se exponen en el ejemplo de la figura 9.1.

² Para la década de los ochenta, Orloci claramente se inclinaba por un continuo con base en respuestas gaussianas; véase Kenkel y Orloci, 1986, ver también el capítulo 11.



Durante los sesenta, la disparidad entre modelos espaciales no fue cabalmente entendida por todos los ecólogos que se entusiasmaron con el enfoque ordenador. Sin embargo, van Groenewoud (1965) es una clara excepción. Fue el segundo investigador en aplicar componentes principales a datos florísticos -más de diez años después de Goodall. Aún así, suponía que la vegetación acusaba tendencias como las de la figura 9.1A, pero aclaró que el método era adecuado para segmentos como el que hay entre los sitios 6 y 11 de dicha ilustración. En esa porción, el comportamiento de los taxa *a* y *b* se puede aproximar a respuestas lineales. Si construimos un espacio vegetacional con sólo esas localidades, la proyección de éste, vía el método de componentes, reproduce ese segmento de la abscisa en 9.1A.

9.2. Discusiones en torno al índice de proximidad florística

Entre 1960 y 1969, los índices de proximidad (similitud, disimilitud, distancia, etcétera) entre sitios o especies fueron motivo de discusión por varias razones. En primer término, hubo una cuestión de preferencia tocante a los métodos de ordenación presentados en la década anterior: si acaso OEDP u ODPP (ver capítulo 5), que no ponen en operación dichos coeficientes, hubieran

generado un consenso en derredor suyo como los procedimientos más idóneos, entonces el asunto de las proximidades no sería tan destacado en la literatura de la época. Pero la comunidad de científicos interesados en el ordenamiento se inclinó hacia componentes principales y el método Bray-Curtis, los cuales definen correlaciones y desemejanzas entre los objetos de estudio. ¿Por qué la predilección? En buena medida por la representación multidimensional que ambas ofrecen. Es cierto que ODPP brinda esquemas bidimensionales, incluso de tres ejes (Whittaker, 1960), pero no va más allá. Además, CP y BC sirven para descubrir tendencias ambientales, allí donde éstas no son evidentes; ODPP no compete en tal situación, pues su operación requiere definir las *a priori*. OEDP sí cuenta con la virtud de revelar gradientes florísticos que luego pueden ser traducidos a ambientales, pero en sólo una dimensión.

Cuadro 9.1
Coefficientes de proximidad

Aclaración: Puesto que los índices a continuación se pueden utilizar como expresiones de proximidad entre especies o sitios, utilizaremos los rótulos generales "objetos" y "atributos". Si las localidades son los objetos entonces las especies son los atributos y viceversa.

Notación: p_h = número de atributos presentes en el objeto h ; p_k = número de atributos presentes en el objeto k ; p_{hk} = número de atributos comunes a los objetos h y k ; a_{kj} = la abundancia del atributo j en el objeto k ; a_{hj} = la abundancia del atributo j en el objeto h ; r = total de atributos.

Coefficientes con base en la sola presencia de atributos.	Coefficientes de asociación entre objetos con base en abundancia de atributos.
$\frac{r p_{hk} - p_h p_k}{\sqrt{p_h p_k (r - p_h)(r - p_k)}}$ <p>correlación de punto. Rango -1 (máxima desemejanza entre h y k) a +1 (máxima similitud entre h y k).</p>	$\frac{\sum_{j=1}^r \left(a_{hj} - \frac{1}{r} \sum_{j=1}^r a_{hj} \right) \left(a_{kj} - \frac{1}{r} \sum_{j=1}^r a_{kj} \right)}{\sqrt{\sum_{j=1}^r \left(a_{hj} - \frac{1}{r} \sum_{j=1}^r a_{hj} \right)^2 \sum_{j=1}^r \left(a_{kj} - \frac{1}{r} \sum_{j=1}^r a_{kj} \right)^2}}$ <p>coeficiente de correlación de Pearson. Varía entre -1 y 1.</p>
$\frac{r (r p_{hk} - p_h p_k)^2}{p_h p_k (r - p_h)(r - p_k)}$ <p>coeficiente chi-cuadrada. Valor mínimo 0. Intervalo de variación no es fijo, pues depende de r.</p>	$\frac{\frac{1}{2} \sum_{j(h,k)} (a_{hj} + a_{kj})}{\sum_{j(h)} a_{hj} + \sum_{j(k)} a_{kj} + \frac{1}{2} \sum_{j(h,k)} (a_{hj} + a_{kj})}$ <p>coeficiente de Ellenberg. $j(h,k)$ denota los atributos comunes a los objetos h y k; $j(h)$ los que están presentes en h y $j(k)$ los atributos de k. No es fijo el intervalo de variación.</p>

Cuadro 9.1 cont.

Coeficientes con base en la sola presencia de atributos.	Coeficientes de asociación entre objetos con base en abundancia de atributos.
$\frac{4(r p_{hk} - p_h p_k)}{(2p_{hk} + r - p_h - p_k)^2 + (2r - p_h - p_k)^2}$ <p>índice de Michael. Valor mínimo 0. Intervalo de variación no es fijo:</p>	$\sqrt{\sum_{j=1}^r (a_{hj} - a_{kj})^2}$ <p>distancia euclídea. No es fijo el intervalo de variación.</p>
$\frac{r p_{hk}}{p_h p_k}$ <p>coeficiente de Forbes. Intervalo de variación: 0 a $\frac{r}{p_h}$ o bien 0 a $\frac{r}{p_k}$, según si $p_h > p_k$ o viceversa.</p>	$\frac{2 \sum_{j=1}^r \min(a_{hj}, a_{kj})}{\sum_{j=1}^r a_{hj} + \sum_{j=1}^r a_{kj}}$ <p>índice de Czekanowski. También conocido como porcentaje de similitud, si se multiplica por 100. Mide semejanza. Varía entre 0 y 1. Para convertirlo a disimilitud: 1 - índice.</p>
$\frac{p_{hk}}{p_h + p_k - p_{hk}}$ <p>coeficiente de concurrencia. También llamado coeficiente de comunidad e índice de Jaccard. Mide similitud. Rango: 0 a 1. Se puede convertir a disimilitud mediante: $1 - \frac{p_{hk}}{p_h + p_k - p_{hk}}$</p>	$\arcsen \sqrt{\frac{2 \sum_{j=1}^r \min(a_{hj}, a_{kj})}{\sum_{j=1}^r a_{hj} + \sum_{j=1}^r a_{kj}}}$ <p>Porcentaje de similitud de Loucks. Varía entre 0 y 90. Para convertirlo a disimilitud: $\arcsen \sqrt{1 - \frac{2 \sum_{j=1}^r \min(a_{hj}, a_{kj})}{\sum_{j=1}^r a_{hj} + \sum_{j=1}^r a_{kj}}}$</p>
$\frac{p_{hk}}{p_h + p_k - 2p_{hk}}$ <p>coeficiente de Kulczynski. Es igual a cero si los objetos no tiene ningún atributo en común. No está definido si los objetos son idénticos.</p>	$\frac{4 \sum_{j=1}^r \min(a_{hj}, a_{kj})}{\sum_{j=1}^r a_{hj} + \sum_{j=1}^r a_{kj}} - 1$ <p>similitud de van der Maarel. Varía entre -1 y 1.</p>
$\frac{r p_{hk} - p_h p_k}{x}$ <p>asociación de Cole. El denominador varía según las circunstancias, a saber: $x = p_k (r - p_h)$, si $r p_{hk} - p_h p_k \geq 0$; $x = (r - p_h)(r - p_k)$, si $r p_{hk} - p_h p_k \leq 0$ y $p_k + p_h \geq r$; $x = p_h p_k$, si $r p_{hk} - p_h p_k \leq 0$ y $p_k + p_h \leq r$. Rango: -1 a 1.</p>	$\frac{1}{2} \left(\frac{1}{\sum_{j=1}^r a_{hj}} + \frac{1}{\sum_{j=1}^r a_{kj}} \right) \sum_{j=1}^m \min(a_{hj}, a_{kj})$ <p>índice de similitud atribuido a Kulczynski. Rango: 0 a 1. Conversión a disimilitud: 1 - índice</p>

Cuadro 9.1 cont.	
Coefficientes con base en la sola presencia de atributos.	Coefficientes de asociación entre objetos con base en abundancia de atributos.
$\frac{2P_{hk}}{P_h + P_k}$ <p>índice de Sörensen. Mide similitud y varía entre 0 y 1. Para convertirlo en disimilitud:</p> $1 - \frac{2P_{hk}}{P_h + P_k}$	$\frac{100 \sum_{j=1}^r a_{hj} - a_{kj} }{\sum_{j=1}^r (a_{hj} + a_{kj})}$ <p>Porcentaje de diferencia de Odum. Expresa la disimilitud entre dos objetos. Intervalo de variación no determinado.</p>
$\frac{1}{2} \left(\frac{P_{hk}}{P_h} + \frac{P_{hk}}{P_k} \right)$ <p>coeficiente de similitud atribuido a Kulczynski. Varía entre 0 y 1. Para convertirlo en disimilitud: $1 - \frac{1}{2} \left(\frac{P_{hk}}{P_h} + \frac{P_{hk}}{P_k} \right)$.</p>	$(1 + M^2)^{-1} y e^{-M^2}$ <p>coeficientes de van Groenewoud (1965). Son dos medidas de separación distintas; M es la distancia de Mahalanobis:</p> $M = \sqrt{\begin{bmatrix} (a_{h1} - a_{k1}) \\ (a_{h2} - a_{k2}) \\ \dots \\ (a_{hn} - a_{kn}) \end{bmatrix}^T \times (\Omega)^{-1} \times \begin{bmatrix} (a_{h1} - a_{k1}) \\ (a_{h2} - a_{k2}) \\ \dots \\ (a_{hn} - a_{kn}) \end{bmatrix}}$ <p>donde Ω es la matriz de varianza-covarianza de atributos.</p>
$\frac{P_{hk}}{\sqrt{P_h P_k}}$ <p>índice de Ochai. Mide similitud. Varía de 0 a 1. Para convertirlo en disimilitud: $1 - \frac{P_{hk}}{\sqrt{P_h P_k}}$.</p>	

De hecho, todos los algoritmos importados o diseñados en los sesenta tenían como referente sea CP o BC y, por consiguiente, todos funcionan con base en proximidades. El acicate de polémicas fue precisamente el concepto de cercanía (o lejanía) florística, si bien había acuerdo en que era importante. Orloci (1967) ubicó el problema en el tipo de modelo multidimensional para representar la vegetación: si el espacio es métrico, entonces la medida de asociación entre entidades también debe ser métrica. Otros investigadores hicieron hincapié en cuestiones pragmáticas tales como facilidad de cálculo, utilidad con datos de ausencia/presencia en lugar de abundancia, incluso si la ordenación producida era más clara con tal o cual índice. Antes de pormenorizar los criterios en disputa, conviene presentar un cuadro de las medidas de vecindad y alejamiento que se

manejaban en ese entonces (ver cuadro 9.1; varios índices ya se mencionaron en los capítulos 2 a 5, pero igual los repetimos).³

Una de las discusiones más interesantes en torno a los coeficientes de proximidad se fincó en las virtudes del índice de Czekanowski y su inserción en el método Bray-Curtis (ver capítulo 2). Loucks (1962), integrante de la escuela Wisconsin, experimentó con una transformación angular (ver cuadro 9.1). El motivo de ello fue obtener ejes donde las coordenadas de los sitios estuvieran mejor separadas, especialmente si los censos son muy parecidos entre sí. Al respecto, el autor dice:

...la naturaleza del índice [de Czekanowski] sugiere la necesidad de su transformación, sobre todo para el intervalo de valores más pequeños...⁴

Imagínese que tenemos tres pares de locaciones, (a, b), (a, c) y (b, c), cuyas disimilitudes con el coeficiente de Czekanowski son respectivamente 1, 0.001 y 0.995; si las multiplicamos por cien tenemos 100%, 0.1% y 99.5%. La pareja (a, b) constituye los referenciales del eje que se pretende confeccionar y, al aplicar la fórmula de BC para ubicar la coordenada de c, nos queda:

$$\text{coordenada de } c = \frac{\text{dis}(a,b)^2 + \text{dis}(a,c)^2 - \text{dis}(b,c)^2}{2\text{dis}(a,b)} = \frac{100^2 + 0.1^2 - 99.5^2}{200} = 0.4988 \approx 0.5.$$

La posición de c es muy cercana al polo a (puesto que estamos trabajando con porcentajes de disimilitud, la coordenada de a sería 0 y la de b sería 100). En cambio, al emplear el índice de Loucks, las disimilitudes de cada pareja son 90, 1.81 y 85.94, respectivamente. En consecuencia,

$$\text{coordenada de } c = \frac{\text{dis}(a,b)^2 + \text{dis}(a,c)^2 - \text{dis}(b,c)^2}{2\text{dis}(a,b)} = \frac{90^2 + 1.81^2 - 85.94^2}{180} = 3.99 \approx 4,$$

³ La gran mayoría de los coeficientes del cuadro 9.1 ya se conocían a principios de los sesenta; Dagnelie (1960) los pormenoriza en su largo artículo sobre la aplicación del análisis factorial al estudio de vegetación. Sin embargo, también hemos incluido otros índices que se desarrollaron a lo largo de la década.

⁴ Loucks (1962), p. 142. Textualmente dice:

...the nature of the index suggests a need for transformation, especially for the values in the low range of the index....

lo cual brinda una espaciación más elegante de localidades.

Austin y Orloci (1966) plantearon substituir la disimilitud de Czekanowski por la distancia euclidiana. Argumentaron que si finalmente el diagrama de ordenación generado con la técnica Bray-Curtis es un espacio euclídeo, conviene construirlo con una medida de proximidad concordante. Primero pusieron de relieve que los dos índices no son proporcionales, es decir, demostraron que:

$$\frac{\text{desemejanza de Czekanowski}}{\text{distancia euclídea}} \neq \text{constante,}$$

por ende, el numerador no es una estandarización del denominador. Para ello, tomaron 33 sitios de una vegetación costera, obtuvieron 528 pares, y para cada uno calcularon la razón recién expuesta. Encontraron que esta última oscilaba entre 1 y 2.6, un rango de más del 230%. Por otro lado, señalaron que si se utiliza el porcentaje de desemejanza se puede dar el caso donde las diferencias entre tres sitios no cumplen la condición de desigualdad triangular. En un espacio métrico, tres puntos (A,B,C) que no son colineales, perfilan los vértices de un triángulo: la suma de dos lados es siempre mayor o igual al tercero. El problema -según los autores- es que cuando se usa el índice de Czekanowski como medida de separación, puede suceder lo siguiente:

$$\text{diferencia AB} + \text{diferencia BC} < \text{diferencia AC.}$$

Esto implica que las líneas entre los puntos A, B y C -los lados del triángulo- no son rectas.

¿Por qué motivo enfatizaron Austin y Orloci que el porcentaje de desemejanza no es una expresión métrica? ¿Qué más da si lo es o no? Al respecto, dicen que Bray y Curtis emplearon dicho porcentaje como si fuera una distancia euclídea y, por consiguiente, había que demostrar si tal manejo era adecuado o no. Pero más significativo es el hecho de que Austin y Orloci parten del espacio vegetacional que propuso Goodall (1954, 1963). No lo dicen en esas palabras, pero está implícito en la fórmula de distancia que emplearon, pues opera bajo el principio de que la especie j constituye un eje, sobre el cual están proyectados los sitios k y h , y dichas proyecciones equivalen a la cantidad de esa especie en esos lugares. Obligaron a que BC se acomodara al espacio

vegetacional, y a que la ordenación resultante fuera un plano o hiperplano de él. No tomaron en cuenta la posibilidad de que el procedimiento en cuestión prefiriera otro modelo geométrico.⁵

Bannister (1968) también reflexionó sobre el asunto y señaló algunas deficiencias de la distancia euclídea. En ocasiones, la que existe entre dos censos que no tienen ninguna especie en común es inferior a la de dos unidades de muestreo que presentan las mismas especies, pero en distintas cantidades. Esto lo ilustró con un ejemplo hipotético, reproducido en el cuadro 9.2. La distancia entre el sitio 1 y el 2 es de 63.3, y la que existe entre los sitios 3 y 4 es de 70.7 unidades; pero como puede verse, el primer par no tiene especie alguna en común, en cambio los terrenos 3 y 4 comparten todas. Los porcentajes de disimilitud (con base en el coeficiente de Czekanowski) son 100.0 y 50.0, respectivamente, para las dos parejas de localidades. Si bien la distancia euclídea tiene una interpretación geométrica clara, a veces no corresponde a una idea intuitiva de separación ecológica.

Cuadro 9.2

Especies	Sitios			
	1	2	3	4
A	20	0	0	0
B	20	0	0	0
C	20	0	0	0
D	20	0	60	10
E	20	0	10	10
F	0	20	10	10
G	0	20	10	10
H	0	20	10	60
I	0	20	0	0
J	0	20	0	0

9.3. Surgimiento de nuevos métodos ordenadores y nuevos enfoques de aplicación.

⁵ Beals (1973) sugirió que BC implica un "espacio delta vegetacional", donde los ejes son gradientes complejos, de modo que las distribuciones poblacionales semejan curvas en relación a ellos, y los sitios se representan como puntos.

Dagnelie (1960) publicó un largo artículo sobre las virtudes del análisis factorial (AF) para el estudio de vegetación. No incluimos dicho procedimiento en los capítulos 1 a 5, por tres motivos fundamentales: 1) en realidad se trata de varias técnicas, bastante complicadas, cuya ascendencia se remonta a la década de los veinte, a un trabajo de Spearman destinado a definir y medir la inteligencia; 2) una de tales soluciones es de tipo componentes principales; y 3) por eso mismo, la literatura tocante a ecología de comunidades vegetales privilegia CP en lugar de AF. De cualquier manera, no está de más hacerle justicia a Dagnelie y mencionar los principios generales del análisis factorial, haciendo énfasis en las diferencias respecto a CP.

Supóngase la matriz de datos transformados D^* (sitios = hileras versus especies = columnas):

$$D^* = \begin{bmatrix} a^*_{11} & a^*_{12} & \dots & a^*_{1n} \\ a^*_{21} & a^*_{22} & \dots & a^*_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a^*_{m1} & a^*_{m2} & \dots & a^*_{mn} \end{bmatrix}, \text{ de modo que } a^*_{ij} = \frac{a_{ij} - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m a_{ij}}{\sqrt{\sum_{i=1}^m \left(a_{ij} - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m a_{ij} \right)^2}}$$

Es decir, las abundancias se estandarizan para que la media de cada columna sea 0 y la longitud del vector sea 1. La versión R de componentes principales genera una matriz de correlación entre especies:

$$D^{*T} D^* = \begin{bmatrix} \sum_{i=1}^m (a^*_{i1})^2 & \sum_{i=1}^m a^*_{i1} a^*_{i2} & \dots & \sum_{i=1}^m a^*_{i1} a^*_{in} \\ \sum_{i=1}^m a^*_{i2} a^*_{i1} & \sum_{i=1}^m (a^*_{i2})^2 & \dots & \sum_{i=1}^m a^*_{i2} a^*_{in} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \sum_{i=1}^m a^*_{in} a^*_{i1} & \sum_{i=1}^m a^*_{in} a^*_{i2} & \dots & \sum_{i=1}^m (a^*_{in})^2 \end{bmatrix}$$

y ésta se factoriza a sus eigenvalores y vectores. El análisis factorial se distingue de lo dicho hasta aquí, pues opera sobre una matriz C cuya forma es:

$$C = \begin{bmatrix} h_1^2 & \sum_{i=1}^m a_{i1}^* a_{i2}^* & \dots & \sum_{i=1}^m a_{i1}^* a_{in}^* \\ \sum_{i=1}^m a_{i2}^* a_{i1}^* & h_2^2 & \dots & \sum_{i=1}^m a_{i2}^* a_{in}^* \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \sum_{i=1}^m a_{in}^* a_{i1}^* & \sum_{i=1}^m a_{in}^* a_{i2}^* & \dots & h_n^2 \end{bmatrix},$$

donde $h_1^2, h_2^2, \dots, h_n^2$ se denominan *comunalidades* y son valores menores a 1. C es una matriz de correlación reducida, de modo que $D^*TD^* - C$ es un arreglo diagonal cuyos elementos distintos a cero se designan *unicidades*. La razón de ello pone de realce una diferencia conceptual más profunda entre el análisis de componentes y el factorial. Este último supone un modelo geométrico muy interesante: imagínese una hiperesfera $(n + k)$ -dimensional con radio de 1, de su centro surgen n vectores -representativos de las n especies consideradas- que llegan a la superficie. A la vez, todos los taxa tienen posiciones distintas de cero en los primeros k ejes, así como en alguno de los n restantes. Pero en este segundo conjunto, allí donde la ubicación del taxón j es distinta a cero, la de los demás es cero. Tal disposición corresponde al espacio hilera de una matriz U , la cual se puede representar así:

$$U = \begin{bmatrix} u_{11} & u_{12} & \dots & u_{1n} \\ u_{21} & u_{22} & \dots & u_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ u_{k1} & u_{k2} & \dots & u_{kn} \\ u_{(k+1)1} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & u_{(k+2)2} & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & u_{(n+k)n} \end{bmatrix},$$

de modo que u_{ij} es la coordenada de j en el eje i . La idea es que el comportamiento de las especies está gobernado por k factores comunes y, además, por uno que es único a cada una de ellas. Por ejemplo, todas gozan de dispositivos para adecuarse a fluctuaciones de temperatura ambiente, precipitación, régimen de luz, etcétera, con mayor o menor éxito. Por su parte, las singularidades pueden incluir rasgos muy particulares del ciclo de vida de cada

taxón, así como elementos externos, a saber: eventos fortuitos en la dispersión de propágulos y errores de muestreo cometidos por el investigador. El análisis factorial privilegia los agentes de variación común; por tanto su finalidad es representar los objetos en esas k dimensiones. La premultiplicación de U por su transpuesta da:

$$U^T U = \begin{bmatrix} u_{11} & u_{21} & \dots & u_{k1} & u_{(k+1)1} & 0 & \dots & 0 \\ u_{12} & u_{22} & \dots & u_{k2} & 0 & u_{(k+2)2} & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ u_{1n} & u_{2n} & \dots & u_{kn} & 0 & 0 & \dots & u_{(n+k)n} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} u_{11} & u_{12} & \dots & u_{1n} \\ u_{21} & u_{22} & \dots & u_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ u_{k1} & u_{k2} & \dots & u_{kn} \\ u_{(k+1)1} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & u_{(k+2)2} & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & u_{(n+k)n} \end{bmatrix} =$$

$$\begin{bmatrix} \sum_{i=1}^k u_{i1}^2 + u_{(k+1)1}^2 & \sum_{i=1}^k u_{i1}u_{i2} & \dots & \sum_{i=1}^k u_{i1}u_{in} \\ \sum_{i=1}^k u_{i1}u_{i2} & \sum_{i=1}^k u_{i2}^2 + u_{(k+2)2}^2 & \dots & \sum_{i=1}^k u_{i2}u_{in} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \sum_{i=1}^k u_{i1}u_{in} & \sum_{i=1}^k u_{i2}u_{in} & \dots & \sum_{i=1}^k u_{in}^2 + u_{(n+k)n}^2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sum_{i=1}^k u_{i1}^2 & \sum_{i=1}^k u_{i1}u_{i2} & \dots & \sum_{i=1}^k u_{i1}u_{in} \\ \sum_{i=1}^k u_{i1}u_{i2} & \sum_{i=1}^k u_{i2}^2 & \dots & \sum_{i=1}^k u_{i2}u_{in} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \sum_{i=1}^k u_{i1}u_{in} & \sum_{i=1}^k u_{i2}u_{in} & \dots & \sum_{i=1}^k u_{in}^2 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} u_{(k+1)1}^2 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & u_{(k+2)2}^2 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & u_{(n+k)n}^2 \end{bmatrix}$$

Resumamos la notación a $U^T U = Y + \Psi$. Los valores en las celdillas de $U^T U$ son los cosenos de los ángulos entre los vectores-especie, pues para cualesquiera dos tuplos x, z que consten del mismo número de elementos, se establece:

$$\text{coseno del ángulo entre } x \text{ y } z = \frac{x^T z}{(\text{longitud de } x)(\text{longitud de } z)}$$

También es el caso de las casillas en la matriz $D^* T D^*$: son cosenos entre vectores-taxa, pues hemos convenido que cada columna de D tiene media 0 y longitud 1. Por tanto, $U^T U$ y $D^* T D^*$ son equivalentes y

$$\sum_{i=1}^m a^*_{ih} a^*_{ij} = \sum_{i=1}^k u_{ih} u_{ij}$$

En otras palabras, UTU y D^*TD^* corresponden a la misma matriz de correlación entre especies, lo que nos lleva al siguiente resultado: Y pone de relieve los vínculos entre organismos con base en los k factores comunes, pero además Y es igual al arreglo C mencionado antes, de modo que:

$$h_j^2 = \sum_{i=1}^k u_{ij}^2.$$

A partir de este punto, uno supondría que la solución del análisis factorial - es decir, la obtención de coordenadas u_{1j} , u_{2j} , ..., u_{kj} para toda especie j - estriba en la factorización de C . Sin embargo, el usuario desconoce los elementos de la diagonal principal de dicha matriz -las comunalidades- y, por ende, el cálculo directo de eigenvalores y vectores no es factible. Hay diversas propuestas para llevar a cabo la descomposición, entre ellas: el análisis factorial mediante funciones de máxima verosimilitud, el método de centroide (éste fue el que utilizó Dagnelie, pero hoy, con los avances en computación, es una pieza de museo), la solución estilo componentes principales y una modificación a esta última, denominada factores principales.⁶ Los resultados con cada vía no necesariamente son iguales, pero sí parecidos.

Puesto que CP se basa en factorizar la matriz completa de correlación, Dagnelie supuso que los errores de muestreo y otras fluctuaciones aleatorias se cristalizan en los ejes de ordenación así generados. En cambio, si se parte de la matriz de correlación reducida, sólo se está considerando la parte de variación sistemática en los factores comunes, pues todo lo que sea ruido en la distribución de especies se remite a las unicidades. Por eso, sugirió emplear el análisis factorial en lugar de CP.⁷

Además de la propuesta de Dagnelie, entre 1960 y 1969 la literatura destacó seis nuevos métodos, a saber: la ordenación simple (OS), el método de Swan, Dix y Wehrhan (SDW), ejes principales (EP), vectores posicionales (VP), coordenadas principales (CoP) y la reiteración de índice (RI). Los tres primeros conforman, junto con BC, lo que en el capítulo 2 denominamos la familia de ordenaciones polares. Fueron varias las consideraciones que llevaron a tal

⁶ Anderson (1984) y Johnson y Whichern (1992) dan cuenta de tales alternativas del análisis factorial.

⁷ Años después Gauch (1982) señaló que CP remite todo lo que sea ruido a los últimos ejes generados, mientras que los primeros incorporan la variación sistemática.

proliferación de técnicas; quizá la de mayor peso fue elaborar un algoritmo que brindara una buena representación espacial al menor costo computacional. Así lo indicó Orlci (1966) cuando presentó sus propuestas OS y VP; también fue él quien subrayara la posibilidad de llevar a cabo el análisis de componentes principales en la modalidad Q, si acaso había menos sitios que especies en la matriz de datos. Esto último igualmente iba dirigido a reducir el tiempo invertido en cálculos numéricos. Por su parte, van der Maarel (1969) introdujo EP como puente entre componentes principales y el procedimiento Bray-Curtis. El primero de estos dos, decía, es más sofisticado -es mejor-; el segundo es sólo una aproximación cruda de aquél, sobre todo porque no genera ejes ortogonales y éstos no surcan las direcciones de máxima variación en la nube de puntos. Sin embargo el problema de componentes principales es justamente su sofisticación, sólo se puede emplear si el investigador tiene acceso a una computadora. Siendo europeo, van der Maarel quiso dar respuesta a una necesidad de sus colegas continentales, la mayoría de los cuales no contaban con dicha herramienta. Así, concibió su EP de modo que se pudiera ejecutar con una calculadora de escritorio y, a la vez, superara la "crudeza" de la receta Bray-Curtis. SDW también es una "pasarela" entre CP y BC; de hecho, es el que ofrece la solución más cercana a la de componentes principales de todas las técnicas polares. Pero dista de ser ahorradora de cuentas, dada la cantidad de ejes que exige construir (uno para cada par de sitios, ver capítulo 2). De cualquier manera, las técnicas con base en sitios referenciales ofrecen una ventaja al biólogo con pocas inclinaciones matemáticas: son fáciles de entender y no requieren conocimientos de álgebra lineal.

Cabe señalar que ya en 1964 Ihm y van Groenewoud diseñaron un programa de cómputo para ejecutar CP, aunque estaba dirigido a científicos sociales, en particular antropólogos (van Groenewoud, 1965). La existencia de programas semejantes, durante los sesenta, seguramente sirvió de catalizador para que la técnica se difundiera entre ecólogos.

Gower (1966) introdujo el análisis de coordenadas principales, instrumento que rescata todos los atributos deseables de CP y, a la vez, tiene menos limitaciones. El análisis de componentes opera a partir de una matriz de productos cruzados, por lo regular de varianza-covarianza o su estandarización a una matriz de correlación. En el capítulo 3 incluimos más posibilidades, pero éstas las señaló Noy-Meir (1973) en años posteriores a la década que nos interesa aquí. Sin embargo, el cuadro 9.1 deja muy en claro que hasta los años

sesenta, la ecología había desarrollado muchas otras medidas de proximidad. Gower se preocupó por confeccionar un algoritmo eigenvectorial que les diera cabida, que pudiera operar con diversos coeficientes de asociación. La única restricción que les imponía es que conservaran el siguiente principio de distancia:

$$d^2(s_i, s_j) \propto as(s_i, s_i) - as(s_j, s_j) + 2as(s_i, s_j),$$

donde $d^2(s_i, s_j)$ es la distancia eculídea cuadrada entre los objetos s_i y s_j ; $as(s_i, s_j)$ es el índice de proximidad seleccionado y \propto es un símbolo que indica proporcionalidad (ver capítulo 3). La mayoría de las fórmulas expuestas en el cuadro 9.1 respetan la regla.

Goff y Cottam (1967) plantearon un método que bautizaron reiteración de índice (*index iteration*) y lo vislumbraron como una extensión de OEDP -el *modus operandi* de Curtis y McIntosh (1951)- y la técnica de Bray y Curtis (1957). Vale decir que sus motivos para diseñar un nuevo algoritmo no contemplaban la economía numérica; al contrario, declararon que su propuesta es complicada y requiere el uso de una computadora. Sus razones, por tanto, fueron más de índole teórica que pragmática. Partieron del supuesto que las especies son indicadores ambientales: la presencia del taxón j en el sitio i se debe a cierto éxito de j en ese lugar y, por tanto, su abundancia ahí le brinda al investigador información en cuanto al ambiente local. Por supuesto, la medida de profusión utilizada pone de relieve sólo algunos aspectos del papel ecológico de j en i : por ejemplo, el área basal destaca qué tan eficaz es para asimilar recursos; la cobertura manifiesta sus proclividades para interceptar luz, etcétera. De cualquier manera, dado un índice de abundancia, se puede postular para cada especie un valor de desempeño, en relación a los demás taxa considerados en el estudio. ¿Qué nos dice esto? Si a j se le asigna un número x , a otro taxón h se le confiere una cuota z , y la diferencia entre x y z es grande, las condiciones donde j es exuberante difieren notoriamente de aquellas donde destaca h . Con tal información se puede asignar una coordenada a cualquier localidad i mediante la fórmula:

$$\sum_{j=1}^n (\text{abundancia de } j \text{ en el sitio } i) (\text{desempeño de } j \text{ en relación a las demás especies}),$$

donde n es número total de categorías botánicas consideradas en el estudio. De hecho, la cifra del segundo paréntesis corresponde a la coordenada de j en una ordenación de especies. Podemos relativizar la ecuación mediante algún cociente, sin alterar la idea general. Este es el cimiento sobre el cual descansa la reiteración de índice (y, como vimos en el capítulo 5, también reposa OEDP), pero Goff y Cottam introdujeron un mecanismo innovador: ordenar las especies via un proceso reiterativo, donde la posición de cada una se calibra en relación a la de las demás. Una vez que estas calificaciones se hayan estabilizado, entonces calcular los valores correspondientes a los sitios. El algoritmo comienza perfilando un eje con base en tasas referenciales, pero a lo largo de las reiteraciones estos pueden cambiar de ubicación. Para los autores, el ordenamiento es más rico, más informativo, si la calificación final de cada organismo está en función de las que se asignan a todos los otros, en lugar de depender de los polos, como sería el caso con un procedimiento del tipo Bray-Curtis.

El diseño de nuevas técnicas no fue el único aspecto novedoso de los sesentas, también se experimentó con las entidades a ordenar y la escala de la zona de estudio. Al respecto, merece la pena mencionar dos trabajos de Beals (1965 a y b), discípulo de la escuela Wisconsin. En el capítulo anterior vimos que las unidades de muestreo consistían de terrenos poblados de plantas vasculares y, por lo general, el conjunto de ellos abarcaban grandes áreas: el suroeste de Wisconsin y las montañas Gran Smoky. Es cierto que Goodall trabajó una zona más reducida - alrededor de seis kilómetros cuadrados-, pero de igual manera sus sitios eran superficies de suelo cubiertas de fanerógamas. Pues bien, en Beals (1965a) las localidades se circunscriben a córtizas de árbol (de bosques de Wisconsin) y los organismos privilegiados son líquenes, musgos y hongos; las abundancias correspondientes fueron sometidas a una ordenación Bray-Curtis. En otro estudio del mismo año (Beals, 1965b), el autor produce diagramas - también con BC-, donde los puntos corresponden a taxa tomados de un área que sólo comprende media hectárea de un matorral libanés. Gittins (1965a) - investigador adscrito a la Universidad de Gales y, por tanto, no formado en el medio intelectual de la escuela Wisconsin- publicó un artículo que redundaba en la misma extensión (salvo que sus ordenaciones son tanto de especies como sitios); su objeto de análisis fue un pastizal sobre suelos calizos, en un terreno de dos hectáreas, donde colocó 45 cuadrantes de 10 x 10 metros. Lo interesante del

escrito es que el autor hace explícito por qué seleccionó una superficie tan reducida:

El objetivo ecológico principal [del artículo] era describir la composición y estructura de la comunidad y, en lo posible, relacionarlas con la variación ambiental. En términos metodológicos, se desaba descubrir hasta qué grado es adecuada la técnica de Bray y Curtis para estudiar variaciones o patrones intracomunitarios⁸

Por cierto, en ese texto Gittins hizo una aseveración muy sugestiva referente a cómo interpretar ordenaciones de especies: los gradientes que revelan no son ambientales sino que manifiestan tendencias de respuesta fisiológica al medio.

El cambio de escala, de grandes extensiones a pequeños terruños, quizá no parezca un evento demasiado importante en la historia del ordenamiento. Al fin y al cabo, cuando un grupo de científicos asimila las bondades de un nuevo enfoque, es de esperarse que lo van a aplicar a todo tipo de problemas pertinentes, con el fin de evaluar sus alcances. Semejante evolución es lo que Kuhn (1970) denominó "ciencia normal". En lo tocante al programa ordenación, sería de esperar que dicho análisis se dirigiera hacia otros tipos de vegetación, aparte de bosques templados (en los cuales se centraron, Curtis, McIntosh y Whittaker) o matorrales esclerófilos de clima tipo mediterráneo (el *mallee* de Goodall). De hecho, durante los sesenta se realizaron esfuerzos en esa dirección. Brezales (Anderson, 1963), pastizales (Gittins, 1965a y b; Austin, 1968), taiga (van Groenewoud), bosques húmedos templados del Pacífico noroccidental (Whittaker, 1960), dunas costeras inglesas (Austin y Orloci, 1966) y selvas tropicales (Austin y Greig-Smith, 1968) fueron sometidas a ordenaciones. Pero el cambio de escala y de formas de vida parece un paso más radical. Puesto que las técnicas de secuenciación sirven para revelar gradientes ambientales y continuos florísticos, los trabajos de Beals y Gittins, mencionados arriba, sugieren algo muy cercano al sentido matemático de continuo. Uno puede disponer de una

⁸ Gittins (1965a), p. 385. El artículo dice textualmente:

The principal object ecologically was to describe the composition and structure of the community and, as far as possible, to relate these to environmental variation. Methodologically, it was desired to discover to what extent the technique of Bray & Curtis is suitable for the study of within community variation or pattern.

colección de parajes y ordenarla de modo que se manifieste una trayectoria de habitats; pero si tomamos una sola de esas localidades y la fraccionamos, también podemos disponer las particiones en una gradación ambiental, y la división la podemos extender todavía más. Por ejemplo, los bosques de Wisconsin forman un continuo de comunidades, los ensambles de criptógamas que crecen sobre los árboles de esos bosques constituyen otro continuo y seguramente es válido decir lo mismo acerca de los conjuntos de microorganismos que viven en las superficies de las criptógamas.

9.4. Características deseables de un gradiente ambiental informativo: implicaciones teóricas y prácticas

Para formular un gradiente ambiental basta proponer cualquier variable física, química o biológica, plausible en un entorno natural, e imaginar que sus valores crecen o disminuyen a lo largo de una progresión de lugares. Planteado así, el asunto es tan general que deja de ser interesante. Por supuesto, los investigadores involucrados en el tema exigían algo con un sentido ecológico más profundo, por ejemplo, que la trayectoria sea compleja, no univariada, que sea de tal modo que los organismos responden a ella de cierta forma, indicativa de sus tolerancias al medio, etcétera. En fin, el objetivo es buscar tendencias comunitarias y de hábitat significativas. Esto plantea discutir también los criterios de eficacia en torno a los resultados de una ordenación, a preguntarse ¿por qué tiene sentido biológico el diagrama y cuáles son los indicadores para sustentar tal afirmación? Enseguida, revisaremos los juicios desarrollados durante los sesenta al respecto.

Whittaker (1960) sugirió que entre más eficiente sea el arreglo en un eje: 1) más regular será la curva de distribución (de abundancia) de cualquier especie a lo largo de él; y 2) menor será la dispersión de dicho trazo. Bray (1961) postuló criterios similares y desarrolló un procedimiento para calcular la informatividad de un gradiente vegetacional. La eficacia -razonó- estriba en que las abundancias de los taxa mantienen un orden entre un segmento y otro de la trayectoria: pueden aumentar a un máximo, disminuir a un mínimo, o bien incrementar y después menguar. Sin embargo, si crecen y decrecen varias veces, existe una pérdida de información. Conviene ilustrar esto con un ejemplo que da Bray: supóngase una especie *x* que se comporta como sigue, en relación a un determinado gradiente dividido en intervalos:

	intervalo 1	intervalo 2	intervalo 3	intervalo 4	intervalo 5
especie x	90	80	50	10	0

Hay una reducción progresiva a lo largo de la serie, por lo cual se cumple con el supuesto de orden antes mencionado. Igual se respeta si x experimenta la siguiente distribución:

	intervalo 1	intervalo 2	intervalo 3	intervalo 4	intervalo 5
especie x	0	30	60	30	0

Pero si acaso sus valores son:

	intervalo 1	intervalo 2	intervalo 3	intervalo 4	intervalo 5
especie x	80	60	20	0	15

la regla no se verifica y, en consecuencia, hay cierta pérdida de información. Bray planteó el problema en estos términos: una ordenación reveladora es aquella donde la predominancia de la especie x se restringe a una porción del eje; en cambio, una secuencia poco informativa es aquella donde las especies tienen la misma predominancia en todo el recorrido. Definió las categorías "orden", "desorden" e "información" como sigue:

1. Orden es la diferencia entre el valor máximo y el mínimo, o bien la suma de diferencias entre un máximo y dos mínimos, si estos últimos están a ambos lados del primero.
2. Desorden es la cantidad que es menester agregar o restar a la abundancia en los intervalos necesarios, para que ésta muestre una tendencia consistente de descenso, aumento o aumento y luego descenso.
3. Información es igual al orden menos el desorden.

Por tanto, si tres especies, x , y , z , se comportan como en el cuadro a continuación:

	intervalo 1	intervalo 2	intervalo 3	intervalo 4	intervalo 5
especie x	90	80	50	10	0
especie y	0	30	60	30	0
especie z	80	60	20	0	15

a x le corresponde un orden de 90, un desorden de 0 y un contenido de información igual a 90; para y estos valores son 120, 0 y 120. En el caso de z hay que agregar 15 al intervalo 4, o bien restar esta cantidad al 5, para así mantener una tendencia descendiente. Por ende, a z se le asigna un orden de 80, un desorden de 15 y un contenido informático de 65. La información total del ordenamiento con base en estos tres taxa es 275.

Los juicios de Whittaker y -sobre todo- los de Bray delatan un continuo vegetacional con base en respuestas unimodales, aunque también cabe uno donde las distribuciones específicas son monotónicas (ascendentes y/o descendentes; esto incluye respuestas lineales). Según el razonamiento, existe pérdida de información si algunas especies dibujan curvas plurimodales.

Loucks (1962) realizó un trabajo verdaderamente extraordinario. Propuso una categoría que él denominó "escalar ambiental"; de hecho se trata de un gradiente complejo en el sentido de Whittaker. Sin embargo, a diferencia de este último autor, Loucks construyó las trayectorias *a posteriori*, una vez que hubiera reunido datos florísticos y ambientales de un conjunto de unidades de muestreo (recuérdese que el método de Whittaker parte de formular una gradación hábitat *a priori*). La intención de Loucks era comparar ejes de cambio florístico con los escalares ambientales para ver si podía resaltar algún patrón. A grandes rasgos, su *modus operandi* fue éste: ordenar los sitios de acuerdo a su composición específica, haciendo uso de la técnica BC; en un segundo momento, alinearlos de acuerdo a ciertas combinaciones de factores abióticos presentes en ellos; y luego construir gráficas bidimensionales, donde un eje se toma de la ordenación composicional y el otro del ordenamiento ambiental. Finalmente, inspeccionar las ilustraciones y detectar tendencias sobresalientes.

El artículo pormenoriza tres trayectorias abióticas complejas, expone las variables constituyentes de cada una y el modo en que éstas se combinan. El esfuerzo es muy llamativo, pues ofrece al lector una "morfología" de la entidad que hemos venido denominando gradiente ambiental. Aquí vale una aclaración: las confecciones de Loucks son pertinentes exclusivamente a la vegetación que

él estudió; sin embargo, el modo de concebirlas insinúa una respuesta general a la pregunta ¿qué es una gradación compleja de ambientes?

La zona de estudio se ubicó en una comarca boscosa de Nueva Brunswick, Canada, prácticamente libre de perturbación antropogénica (hecha por el hombre) reciente. Allí, el autor demarcó 63 sitios cuya superficie promedio era de 0.1 acres; agrupó las variables consideradas en tres grandes conjuntos: humedad, nutrientes y clima. Ajustó las medidas tomadas en el campo a determinadas escalas; luego combinó las variables de una misma clase, y el resultado lo sometió a otra escalación. Así, produjo un factor complejo para cada grupo, a modo de un eje de coordenadas, y luego construyó un espacio hábitat tridimensional. Estos son los trazos más gruesos del procedimiento de Loucks; pero cabe subrayar que no propuso una fórmula general para tales escalares ambientales, válido para cualquier tipo de cubierta vegetal. Las funciones dependen de la zona a estudiar, los factores más sobresalientes en ella, y el "buen olfato" del investigador.

Quizá un ejemplo sirva para aclarar lo anterior. En lo tocante a la categoría humedad, Loucks consideró las siguientes variables: profundidad del manto freático, fluctuación del nivel superior de éste, capacidad del suelo para retener agua, pendiente del terreno y posición del sitio en relación a la topografía (es decir si se encontraba al pie de un monte, en una cima, etcétera). Combinó la profundidad del manto freático y el alcance del movimiento capilar en un índice denominado "el manto freático prevaleciente" (MFP). Para ello fue necesario confeccionar perfiles de suelo en todas las unidades de muestreo. La colección de localidades estudiadas incluía desde terrenos inundables, con niveles de agua prácticamente en la superficie, hasta áreas bien drenadas, donde la línea hídrica estaba a una profundidad de siete pies o más; por tanto, elaboró una escala de 0 a 7. En cuanto al movimiento capilar del agua, fijó el límite superior con base en las manchas de humedad más cercanas a la superficie del perfil correspondiente. Calculó la media entre altura capilar y profundidad del manto freático, y ésta fue la coordenada MFP de cada sitio. Pero Loucks también razonó que, en suelos someros, la diferencia de una unidad MFP afecta la vegetación en mayor medida que la misma diferencia en suelos profundos. Por eso operó una transformación logarítmica (base 10), a saber: $\log(1 + \text{MFP del sitio } x)$. La adición de 1 en el paréntesis es para asegurar que el logaritmo esté definido, si acaso x se corresponde con un lugar inundado, donde MFP es igual a cero. A continuación, evaluó la pertinencia biológica de la serie trazando las abundancias de las

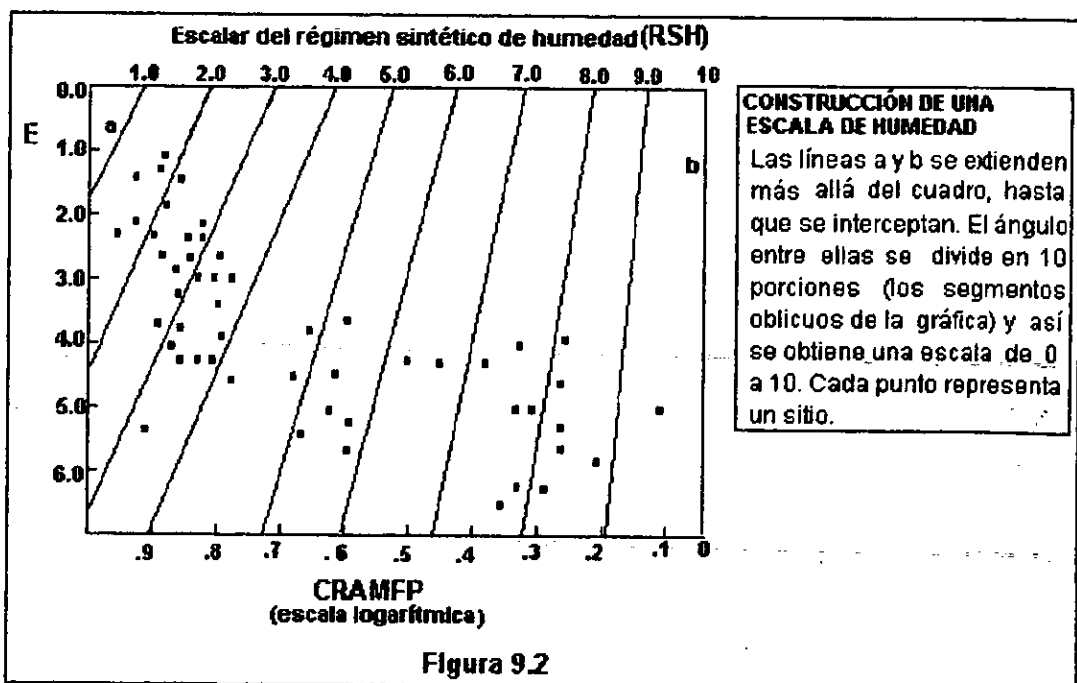
especies arbóreas más importantes en relación a ella. En efecto, tales curvas de respuesta mostraban diferenciaciones: por ejemplo, en el caso de localidades dominadas por coníferas, los óptimos de *Picea mariana* y *Thuja occidentalis* correspondieron a los valores más bajos del gradiente (suelos someros en relación al manto freático), el de *Picea glauca* a valores intermedios y el de *Abies balsamea* despuntó sobre la sección de coordenadas más altas (suelos donde el manto freático no llega a la zona radicular).

Luego consideró la capacidad de retención de agua (CRA): supuso que sólo era importante para aquellos sitios donde el nivel hídrico estuviera a una profundidad mayor a los 7 pies. En consecuencia, reconfiguró la gradación anterior. Si acaso un censo ψ reportaba un MFP mayor a 7, pero acusaba una capacidad de retención de 120%, Loucks le otorgaba una posición de $\log(1 + x)$, siendo x mayor a 6 y menor a 6.5. Es decir, lo ubicaba en el mismo vecindario de aquellas localidades con MFP igual a 6. Con este nuevo arreglo, designado CRAMFP, volvió a graficar abundancias respecto a gradiente.

Otros factores considerados en la clase de humedad fueron la pendiente del sitio y la topografía en derredor a éste. Ambas influyen en la cantidad de agua que absorbe el suelo y el volumen que escurre. El razonamiento es el siguiente: una cuesta pronunciada acusa un mayor escurrimiento y, por tanto, hay una pérdida del líquido; pero si la unidad de muestreo se encuentra a media montaña recibirá descargas provenientes de la cima. Si acusa una cierta inclinación, perderá agua, pero si el declive es menor al del tramo adyacente superior, el sitio experimentará una ganancia neta. Basándose en lo dicho por otros investigadores, Loucks relacionó la proporción de agua retenida después de una tormenta con la posición del sitio (cima, cresta, ladera superior, cuesta inferior, fondo de valle), su pendiente y la suma de pendientes adyacentes superiores. Es menester señalar que el vínculo establecido fue hipotético: en la cima plana de un cerro, la proporción de agua retenida es de 1, pues a falta de declive no hay escurrimientos. En cambio, la retención en el fondo de un valle es de 1.2, pues recibe descargas de laderas circundantes. Dependiendo de la posición -entre estos dos extremos- la pendiente del censo y la suma de inclinaciones desde la cima, se puede calcular un índice de escurrimiento (E) para esa locación, que combina el flujo recibido y la cantidad que escapa cuesta-abajo. Desgraciadamente, Loucks no reprodujo la función a modo de fórmula matemática, pero si mostró la escala resultante: está acotada por los valores 0 y 5.5; entre 0 y 3.5, la localidad sufre una pérdida neta de agua, y de 3.5 a 5.5 goza

una ganancia. Confeccionó un diagrama de continuo en el cual E figuraba como abscisa.

Hasta aquí, el autor contaba con dos gradientes complejos, E y CRAMFP; el paso siguiente fue fundirlos en un sólo ente, llamado "escalar del régimen sintético de humedad" (RSH). Para ello, plasmó los censos en un plano, definido por E y CRAMFP a modo de ejes ortogonales. Subdividió la nube de puntos en diez porciones y así obtuvo un escala sintética de humedad, cuyo rango iba de 0 a 10. Pero merece comentar en más detalle cómo fraccionó la constelación. Estipuló que el efecto del escurrimiento en sitios de por sí inundados es nulo; sin embargo, en aquellos bien drenados la influencia de la capacidad de retención de agua es dos veces mayor que la del escurrimiento. Así, en el extremo de la constelación, correspondiente a la máxima profundidad del manto freático, trazó una línea con pendiente $\frac{2E}{\text{CRAMFP}}$ y la prolongó hasta que interceptara otra fijanda en $\text{CRAMFP} = 0$. Loucks subdividió el ángulo entre ellas en 10 porciones, y de esta manera construyó RSH (ver figura 9.2). Elaboró un diagrama de continuo para ver si las distribuciones de especies a lo largo de este eje eran curvas imbricadas, campaniformes y con óptimos diferenciados. Dichas propiedades resultaron ser un poco más nítidas que con el ordenamiento sólo a base del manto freático prevaleciente o con el de escurrimiento.



La obtención de los escalares sintéticos para el régimen de nutrientes y el climático se realizó con otras funciones y otros criterios; aquí no se va entrar en detalles, el lector interesado puede consultar el trabajo original. Lo importante a destacar es el razonamiento general del autor. Antes habíamos dicho que el trabajo de Loucks revela una morfología prototípica del gradiente ambiental complejo, veamos ahora por qué. Si tomamos RSH como modelo, lo podemos simplificar de la siguiente manera:

1) cualquier sitio x se representa por un vector, cuyos elementos son los niveles que observan allí ciertas variables ambientales, privilegiadas por el investigador. Por tanto, $x = [f_{x1} \ f_{x2} \ \dots \ f_{xr}]$, donde f_{xi} es el valor del factor i en esa localidad x ;

2) existe una función $G(x)$ cuyo dominio es el conjunto de sitios-vectores y su codominio es el conjunto de números reales. $G(x)$ combina los elementos de x , y tal combinación puede ser muy compleja, como lo es en el caso de RSH.

3) de hecho, en Loucks, $G(x)$ adopta la forma $G(G_1(x), G_2(x), \dots, G_k(x))$, donde G_1, G_2, \dots, G_k son otras funciones de x . Pero aquí entra en juego un criterio de eficacia: las curvas de respuesta específicas respecto al gradiente construido con:

$$G(G_1(x), G_2(x), \dots, G_k(x)),$$

están mejor diferenciadas que las distribuciones en relación a $G_1(x), G_2(x), \dots$ y $G_k(x)$ por separado.

Finalmente, Loucks puso a prueba los escalares ambientales comparándolos con ordenaciones BC de censos, según sus composiciones florísticas. Pero cabe aclarar que dicha contrastación fue sólo de manera visual; el autor no realizó regresiones de ningún tipo. Tomó un eje de cada arreglo (en total fueron 9 combinaciones: 3 ejes ambientales versus 3 ejes de cambio florístico) y con cada par confeccionó una gráfica. Los puntos dibujaron estelas alargadas, acotadas y con direcciones bien definidas: por ejemplo, en RSH versus el primer eje del arreglo BC, la configuración parece indicar una relación lineal.

Hacia finales de la década, Whittaker (1967) publica un artículo muy influyente, donde recapitula sobre lo que ya había escrito con anterioridad (ver

capítulo 8), pero introduce algunos elementos importantes. Uno de ellos es el vocablo *coenoclina* para referir un gradiente de comunidades a lo largo de una trayectoria ambiental compleja. El artículo pone de relieve tres acepciones del término: 1) como un gradiente de curvas poblacionales, y en este sentido es sinónimo del continuo vegetacional de Curtis y McIntosh (1951); 2) como una gradación de características comunitarias, a saber: productividad, riqueza de especies, cobertura de distintas formas de vida, etcétera; y 3) la coenoclina a modo de una secuencia de tipos comunitarios (recuérdese que este último concepto se refiere a una categoría artificial que abarca todas aquellas comunidades similares); esta tercera posibilidad se asemeja a la *serie ecológica* de Cajander (ver capítulo 7).

Loucks, como hemos visto, consideró que un gradiente ambiental es informativo si las respuestas específicas en relación a él muestran óptimos diferenciados; Whittaker (1967) ofrece una explicación, en términos evolutivos, de por qué es así. Al respecto dice:

La posición de la especie en la comunidad, su forma particular de relacionarse con otras especies, el ambiente, el espacio disponible y los periodos diurnos y estacionales, constituye su nicho. Si se supone que las características del nicho están interrelacionadas a lo largo de gradientes, entonces estos últimos definen los ejes de un hiperespacio nicho. El principio de Gause afirma que no hay dos especies en una comunidad estable que ocupen el mismo nicho, que compitan por los mismos recursos ambientales, en el mismo espacio intracomunitario y al mismo tiempo. En consecuencia las especies evolucionan en el sentido de evitar la competencia mediante la diferenciación de nichos...

...Las especies también pueden evitar la competencia al ocupar hábitats distintos; esto es, diferentes porciones de gradientes ambientales en un hiperespacio ambiental... una extensión del principio de Gause implica que deben evolucionar hacia la dispersión de sus centros de distribución en el hiperespacio ambiental. Puesto que las especies que ocurren juntas también presentan nichos diferenciados, sus poblaciones no forman fronteras de exclusión mutua, sino que se solapan libremente. La estructura del gradiente composicional -distribuciones

poblacionales ampliamente traslapadas, en la mayoría de los casos binomiales, con centros óptimos espaciados a lo largo del gradiente ambiental- es, por ende, consecuencia de la evolución hacia la diversificación de nichos y de hábitats.⁹

A partir de la cita, se pueden extraer conclusiones interesantes respecto a las diversidades *alfa* y *beta*. Tenemos dos tendencias diferenciadoras en operación: la de nichos permite que más especies ocupen un mismo espacio de la comunidad, y la de hábitats redundante en mayor número de taxa a lo largo de un gradiente ambiental. Conviene detenernos en cómo Whittaker maneja la diferencia entre las dos categorías -ambiente y nicho-, pues es sutil. La primera constituye un conjunto de factores bióticos y abióticos que afectan a las plantas de la comunidad; la segunda es un conjunto de relaciones que una especie determinada tiene con el medio.

Lo dicho hasta aquí redundante en modos de evaluar una ordenación de sitios, tomando como criterio principal el comportamiento de las especies respecto al arreglo producido. Austin y Orloci (1966) propusieron otro mecanismo: determinar la porción de variabilidad total de los datos contenida en el diagrama del ordenamiento. En suma, calcular eigenvalores. Esto no tiene problema alguno si se emplea el análisis de componentes o coordenadas principales, pues tales métodos los generan de manera automática. Sin embargo, con otros

⁹ Whittaker (1967), p. 228-229. La cita original dice así:

The position of the species in the community, its particular way of relating to other species, environment and space within the community, and seasonal and diurnal time, is its niche. If niche characteristics are assumed to be related to one another along gradients, then these gradients as axes define a niche hyperspace. The principle of Gause states that no two species in a stable community can occupy the same niche, competing for the same environmental resources in the same part of intracommunity space at the same time. Species consequently evolve toward avoidance of competition by differentiation of niche...

...Species can avoid competition also by occupying different habitats; that is different positions along environmental gradients and in environmental hyperspace... an extension of the principle of Gause implies that species should evolve toward dispersion of their distributional centres in environmental hyperspace. Since the species which occur together are also niche-differentiated, their populations do not form boundaries of mutual exclusion but overlap freely. The structure of compositional gradients -broadly overlapping population distributions mostly of binominal form, with centres scattered along the environmental gradient- is thus a consequence of species evolution toward both niche and habitat diversification.

procedimientos no es así. Austin y Orloci propusieron el siguiente índice a modo de sustituto:

$$\frac{\sum_{k \neq h} \sum_{j=1}^l (\hat{h}_{kj} - \hat{h}_{hj})^2}{\sum_{k \neq h} \sum_{j=1}^n (a_{kj} - a_{hj})^2}$$

donde a_{kj} y a_{hj} se refieren a las abundancias de la especie j en las localidades k y h ; \hat{h}_{kj} y \hat{h}_{hj} son las coordenadas de los sitios k y h en el j -ésimo eje de la ordenación. La fórmula señala que hay m censos, n taxa y l dimensiones del diagrama, y es de suponer que $l < n$. En fin, se trata de una razón entre dos sumas de distancias euclídeas cuadradas; mientras más grande sea el cociente, más informativa es la configuración. Como puede verse, el criterio es bien distinto al que esgrimieron Bray (1961), Loucks (1962) y Whittaker (1960), pues ya no entra en juego la dispersión de respuestas poblacionales. Por supuesto, sólo tiene sentido recurrir al índice de Austin y Orloci si la ordenación se confeccionó a partir de las abundancias.

9.5 Comparación de técnicas

Si todas las técnicas ordenadoras resultaran en las mismas constelaciones, la discusión en torno a cuál de ellas utilizar no tendría mucho fondo, quizá sólo se basaría en la facilidad de manejo que tiene una respecto a otra. Su historia estaría centrada en una cronología de aplicaciones: cuáles fueron los primeros tipos de vegetación que se analizaron con estas técnicas, qué extensiones hubo posteriormente, etcétera. Pero surge un problema si los diagramas producidos difieren de manera sustancial. Tal situación conduce por lo menos a dos interrogantes: ¿cuál es la óptima? y ¿qué criterios utilizo para decir: la técnica fulana es la mejor?

Whittaker (1960) comparó tres métodos distintos, que presuponian la identificación *a priori* de un gradiente ambiental, con datos obtenidos en las montañas Siskiyou de California y Oregón. La primera serie consistía en una

secuencia de localidades de una determinada franja altitudinal,¹⁰ ordenada según sus exposiciones de ladera. En total fueron 10 agrupaciones, puestas en una secuencia, desde barrancos profundos por los cuales corría un arroyo hasta pendientes abiertas con exposiciones sur, surponiente y sur-surponiente (ver cuadro 5.3, capítulo 5). Al interior de cada clase, se colapsaron los sitios en uno sólo -en un sitio compuesto-, promediando los valores de importancia de cada especie. Esto redundó en un ordenamiento, con rango de 1 a 10. La segunda serie se generó sometiendo esas mismas locaciones al método ODPP (ver capítulo 5), y la tercera aplicándoles una técnica polar *sui generis*. Esta última es parecida -cuando menos en lógica- a la Bray-Curtis, pero existen diferencias notables. En lugar de ubicar dos polos, el autor consideró tres. Por otro lado, ninguno de ellos constituía un paraje real, sino uno compuesto, a saber: 1) la composición específica promedia de las áreas ubicadas en barrancas profundas; 2) la media de aquellas con pedientes expuestas al oriente; y 3) la de aquellas con exposiciones sur, surponiente y sur-surponiente. Los tres referentes expresaban diferentes porciones del gradiente topográfico de humedad -muy humedo, intermedio y seco, respectivamente. Luego Whittaker calculó el porcentaje de similitud que cada sitio tenía con estos tres polos y multiplicó las proximidades por 1, 2 o 3, según si se trataba del primer referente, el segundo o el tercero. Sumó los productos y dividió el resultado por la suma de similitudes. Esto dió una secuencia que, de nueva cuenta, se subdividió en 10 intervalos para generar los censos compuestos.

Bien, hasta aquí Whittaker contaba con tres ordenamientos; sin embargo, era menester plantear criterios para decidir cuál de los tres era óptimo. Arriba indicamos que el autor postuló dos requisitos para un gradiente informativo: 1) curvas poblacionales con dispersiones reducidas; y 2) regularidad de tales distribuciones. Consideró un conjunto de taxa que tuvieran una representación adecuada; es decir, con presencia en varios, pero no todos los diez segmentos de cada ordenación. En cuanto al primer juicio, el número de tramos en los cuales figuraba una especie se tomó como su grado de dispersión; se promediaron estas medidas para cada ordenamiento. En lo que respecta a la segunda máxima, se sumaron las diferencias absolutas de la abundancia de toda especie entre un

¹⁰Whittaker determinó los sitios de la siguiente manera: recorrió una línea altitudinal y tomó muestras en aquellos lugares poco perturbados que tuvieran distintas exposiciones de ladera, o bien se ubicaran en barrancas u hondonadas. Dispuso una cinta metálica de 50 metros de largo perpendicular a la línea de contorno, y estableció una franja de diez metros a cada lado de la cinta; de este modo, cada unidad de muestreo comprendía una décima de hectárea.

intervalo y otro, y estas sumas se promediaron para cada secuencia de sitios. Así, a todas las ordenaciones les correspondían dos valores, uno referente al esparcimiento y el otro a la regularidad; la serie que acusara los índices más bajos resultaba ser la más efectiva, y ésta fue la generada con ODP.

Siete fueron los diagramas que comparó y evaluó Bray (1961): dos de ellos producidos con base en la composición florística de los censos, y cinco a partir de medidas ambientales. Todos eran secuencias unidimensionales y, a modo de control, el autor incluyó una adicional de números aleatorios. Su cometido era dilucidar la cantidad de información en cada ordenamiento, contenido cuyo nivel inferior estaba dado por el conjunto de valores al azar. El área de estudio fue una pradera de Wisconsin, que presentaba una ligera pendiente; en ella despuntaban dos árboles de *Quercus macrocarpa* con coronas entrelazadas y troncos separados por una distancia de 2 metros. Resultaba obvio un gradiente de luminosidad desde la base de los árboles hasta la pradera abierta. Fijando los troncos como punto de partida, se dispusieron 4 transectos, cada uno alineado a una dirección cardinal (N, E, S, O). Se dividieron en cuadrantes contiguos de 1x1 metros; las franjas con dirección norte y oeste contenían 30 cuadros, y las que surcaban las direcciones este y sur, 20. Bray estipuló que un sitio consistía de cinco cuadriláteros consecutivos promediados, y para toda área determinó la intensidad lumínica, capacidad del suelo para retener agua, y peso seco de un volumen constante de tierra. Además, midió dos variables de localización: distancia promedio a la base de los encinos y elevación del sitio en relación a esta base.

Luego estableció cinco gradientes, uno para cada variable mencionada en el párrafo anterior. Cabe mencionar que tales ordenaciones pueden considerarse como directas, pero de un sólo factor; en este sentido difieren del enfoque de Whittaker, pues no constituyen combinatorias complejas de fuerzas ambientales. Los dos métodos indirectos que se ensayaron fueron OEDP y BC; para ambos, los datos de entrada fueron las frecuencias relativas que acusaban las especies en cada sitio.

Bray empleó la prueba de informatividad, reseñada en la sección anterior, con los siete ordenamientos: los resultados se resumen en el cuadro 9.5. Allí puede apreciarse que los dos métodos indirectos resultaron ser los más eficaces, según el criterio de "informatividad".

Cuadro 9.5			
ordenación	orden	desorden	información
ØEDP	3,336	368	2,968
técnica Bray-Curtis	3,209	244	2,965
elevación	3,499	599	2,900
intensidad de luz	3,783	956	2,827
capacidad de retención de agua	3,133	763	2,370
distancia a los árboles	2,810	470	2,340
peso seco del suelo	3,130	1,110	2,020
secuencia de números aleatorios	2,767	813	1,954

Orloci (1966) y Austin y Orloci (1966) pusieron a prueba cuatro algoritmos: el de Bray y Curtis, la ordenación simple, componentes principales y vectores posicionales. Cabe señalar que el tercer procedimiento -componentes principales- se realizó bajo la modalidad Q (ver capítulo 3). El experimento se llevó a cabo con datos provenientes de una vegetación de dunas costeras de Newborough Warren, Anglesey, Inglaterra. En total se consideraron 100 cuadrantes y 101 especies (aquí sitios y cuadrantes se refieren a lo mismo); los valores de abundancia que se emplearon fueron la frecuencia por unidad de muestreo, una transformación arco seno de ella y la presencia o ausencia de las especies en los sitios. A modo de cuadro, los tratamientos fueron:

Cuadro 9.6			
	datos utilizados		
	frecuencia por cuadrante	arco seno de la frecuencia	presencia o ausencia
técnicas			
Bray-Curtis	x	x	x
Ordenación simple	x	x	x
Componentes principales	x	x	x
Vectores de posición	x	x	x

De acuerdo a Austin y Orloci, las transformaciones de los datos no afectaron sensiblemente los resultados; las diferencias más destacadas surgieron de los métodos de ordenación.

Todos los diagramas producidos fueron de tres dimensiones y, como era de esperarse, las nubes de puntos (representativos de cuadrantes) divergían. La configuración producida con vectores de posición mostró cierta similitud a la que resultó con el análisis de componentes principales; pero fue menester rotar los ejes de la primera en contra de las manecillas del reloj para poder comparar ambas. Las discrepancias más acentuadas se observaron entre componentes principales y las dos técnicas polares (Bray-Curtis y ordenación simple). En el esquema de CP figuraron algunas concentraciones aisladas de puntos; esta tendencia no fue evidente en los diagramas de los otros dos algoritmos, que daban la impresión de mayor uniformidad en la vegetación.

Para evaluar el desempeño de cada ordenación, los autores basaron sus criterios en la cantidad de variación explicada por los ejes. Obtuvieron lo siguiente: el diagrama generado con el análisis de componentes explicaba 55% de la variabilidad, vectores posicionales 45%, la ordenación simple 16% y BC sólo 0.08% de la variación.

Los resultados pusieron en jaque la validez de la propuesta original de Bray y Curtis, pues, en el caso específico de la vegetación costera estudiada, este método era 687.5 veces menos eficiente que componentes principales. Los ejes de BC -decían Austin y Orloci- no surcan las direcciones de máxima variación de la nube de puntos, en consecuencia, la utilización de sitios referenciales es prácticamente inservible. Aún si se corrigen ciertos defectos, como son el coeficiente de asociación no métrico (porcentaje de Czekanowski) y la oblicuidad de ejes, el procedimiento sigue dando resultados pobres: la ordenación simple, que emplea distancias euclídeas y garantiza la ortogonalidad de ejes, apenas resumía el 16% de la variación total. Tales afirmaciones sobre la superioridad de componentes principales y la pobreza de BC hizo eco entre otros investigadores: Gittins (1969) señaló que el primero es el procedimiento ordenador más provechoso que se conoce; Anderson (1971) sugirió relegar BC al archivo de propuestas superadas; Swan et al. (1969) y Van der Maarel (1969), como ya se ha visto, intentaron acercar el procedimiento de Wisconsin más a la lógica de componentes principales. Pero como se verá en los capítulos siguientes, la técnica de Bray y Curtis sería reivindicada en años posteriores, puesto que cambiarían los criterios de evaluación.

Austin y Orloci enjuiciaron los procedimientos con base en el porcentaje de variación explicada; sus dictámenes poco tuvieron que ver con cuestiones teóricas acerca del comportamiento de seres vivos a lo largo de un gradiente florístico, ambiental complejo u otro concepto relacionado. De hecho, presentaron una serie de figuras donde se plasman las abundancias de ciertas especies en los ordenamientos de sitios, y es notoria la similitud de tendencias entre la solución Bray-Curtis y la de componentes principales. Uno esperaría patrones por completo distintos si la segunda fuese 687.5 veces más eficaz que la primera.

Aquí merece la pena tocar el artículo de Bannister (1968) pues es una continuación -y en parte una refutación- de los trabajos de Austin y Orloci. Bannister se propuso comparar el rendimiento de la ordenación simple y la técnica Bray-Curtis, pero discriminando los efectos de las medidas de separación y los del procedimiento para construir ejes. Realizó sus ensayos con cuatro conjuntos de datos distintos, todos referentes a la vegetación del Reino Unido.¹¹ Generó seis ordenamientos para cada grupo: tres con BC y tres con OS. El hecho de que fueron dos series de tres se explica porque Bannister empleó una medida de separación diferente en cada repetición, a saber: la distancia euclídea, el coeficiente de Czekanowski -expresado como disimilitud-, y este mismo pero tomando en cuenta el error de muestreo:

$$\text{dis}(s_k, s_h) = S_{\max} \frac{2 \sum_{j=1}^n \min[a_{kj}, a_{hj}]}{\sum_{j=1}^n a_{kj} + \sum_{j=1}^n a_{hj}}$$

S_{\max} es la máxima similitud registrada de un sitio consigo mismo -que no es igual a 1 debido a dicho error- y se determina tomando muestras repetidas de una misma área, calculando las similitudes entre todos los pares de repeticiones y luego promediando los resultados. Si se revisa de nueva cuenta el capítulo 2 se verá que ésta fue la expresión de proximidad utilizada por Bray y Curtis (1957).

¹¹ El primer conjunto consistió de 48 sitios representativos de la vegetación de riscos en Orkney; el segundo de 16 sitios sobre suelos calizos en Burren, Co. Clare; el tercero de doce grupos de dominancia provenientes de vegetaciones de riscos en Orkney y la Isla de Man; y el cuarto conjunto estaba representado por 15 sitios de vegetación herbácea de los bosques de la Isla de Inchacailloch, en Escocia.

En total, Bannister produjo 24 ordenaciones y sólo consideró los primeros dos ejes en cada una. Evaluó sus resultados con el mismo criterio de eficacia propuesto por Austin y Orloci -el porcentaje de variabilidad explicada por el ordenamiento- y plasmó los desempeños en una tabla, misma que se reproduce en el cuadro 9.5. El método Bray-Curtis se portó ligeramente mejor que la ordenación simple; pero las diferencias notorias no estriban en el modo de construir ejes, sino en la medida de separación que se utiliza. Las configuraciones con base en la distancia euclídea explicaron una mayor proporción de la variabilidad en los datos, salvo el caso del tercer conjunto, donde la ventaja recae en el coeficiente de Czekanowski que incorpora error de muestreo.

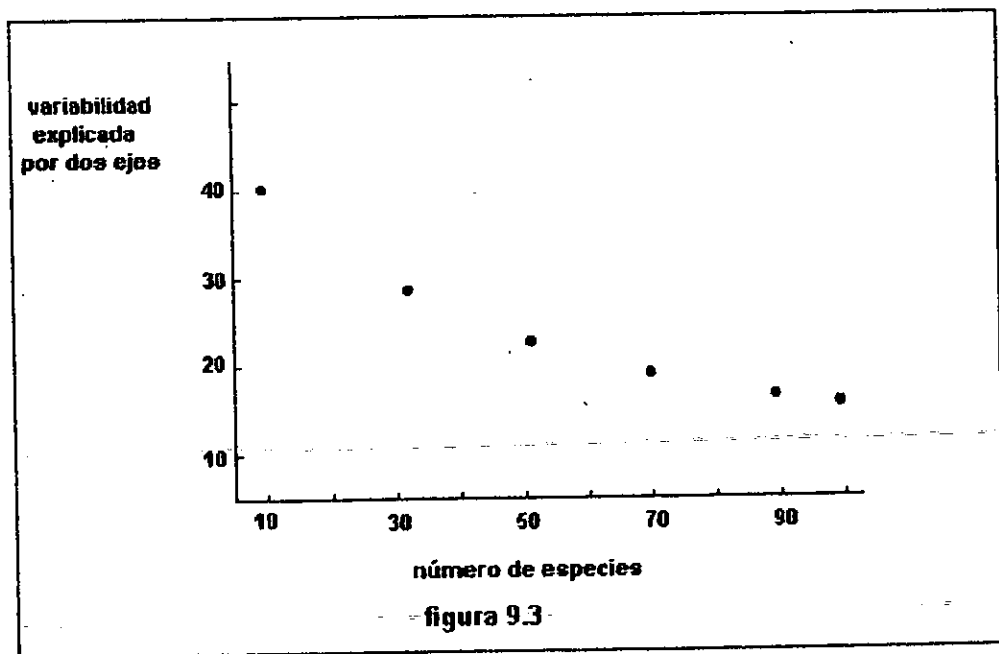
Cuadro 9.7					
conjunto de datos	estimadores de proximidad y % de variabilidad contenida en la ordenación correspondiente.				ordenación
	disimilitud	disimilitud con error	distancia euclídea	media	
1	58.7	63.0	80.5	67.4	ordenación simple
	70.0	59.0	84.9	71.3	Bray y Curtis
2	67.7	66.5	80.9	71.7	ordenación simple
	74.2	69.2	78.7	74.0	Bray y Curtis
3	54.6	65.4	55.6	58.5	ordenación simple
	68.1	71.9	66.2	68.7	Bray y Curtis
4	58.5	64.3	87.0	70.2	ordenación simple
	65.9	67.2	83.0	72.0	Bray y Curtis

Este trabajo parece contradecir el de Austin y Orloci, en lo tocante al desempeño de ambos métodos -los segundos argumentaron un mejor arreglo con la ordenación simple-, pero coincide en la cuestión sobre cuál debe ser la medida de separación entre un sitio y otro. Sin embargo, como ya se expuso en la sección 9.2, Bannister expresó reservas acerca de la distancia euclídea como indicador de diferencia ecológica.

Austin y Greig-Smith (1968) también cotejaron ordenaciones, pero en lugar de confrontar diagramas surgidos de técnicas distintas, examinaron

resultados de un sólo procedimiento -componentes principales¹²- con datos de entrada diferentes entre un ensayo y otro. El trabajo fue uno de los primeros en utilizar valores simulados y, desde el punto de vista histórico, el hecho es importante puesto que a partir de 1970 la generación de datos artificiales para evaluar ordenamientos se volvió una práctica común y generalizada.

Austin y Greig-Smith se proponían responder a las siguientes interrogantes: 1) ¿cuántas especies hay que considerar para que una ordenación arroje resultados interpretables? (la pregunta es pertinente si el ecólogo está analizando un vegetación muy diversa; por ejemplo, un bosque tropical húmedo); 2) ¿qué efecto tienen las distintas expresiones de abundancia (densidad, frecuencia, área basal, etcétera)?; y 3) ¿cómo influye la estandarización de datos?



La configuración que resulta de un ordenamiento tiene una cierta estructura, pero ¿hasta qué punto es estable si se añade más información a la matriz de observaciones? Los autores tomaron registros de las selvas de Borneo: el área estudiada comprendía 1.8 hectáreas de bosque tropical, que fue

¹² La modalidad que emplearon fue el análisis Q con datos centrados por especie:

$$a^*_{ij} = a_{ij} - \sum_{i=1}^m a_{ij};$$

como siempre, el primer subíndice (*i*) se refiere a sitio y el segundo (*j*) a especie.

subdividida en 50 cuadrantes de 20 m²; en total existían 1215 individuos pertenecientes a 198 especies arbóreas con diámetro a la altura del pecho mayor o igual a 30 cm. Ensayaron ordenaciones con las 10, 15, ..., 50, 75 y 100 especies más frecuentes. Además, consideraron los efectos de diversas medidas de abundancia, a saber: presencia/ausencia, densidad y área basal. Todos los diagramas producidos fueron bidimensionales. En el caso del ordenamiento con base en la presencia o ausencia, a partir de las 25 especies la nube de puntos sitio adquirió una forma estable, que permaneció aún si se aumentaba el número de taxa en la matriz de datos. Austin y Greig-Smith graficaron la variabilidad (ordenada) contra el número de especies utilizado en cada ensayo (abcisa); la curva resultante fue una exponencial en declive, con asíntota en 20 (ver figura 9.3). Es decir, al incrementar la cantidad de taxa, disminuía la porción de información total contenida en los dos primeros componentes: con sólo 10, la variación explicada fue de 40 por ciento; al tomar en cuenta 100, el porcentaje disminuyó a 20 por ciento. Pero a partir de 40 o 50 especies, la pendiente se redujo sensiblemente hasta aproximar una línea horizontal. Por consiguiente, los autores concluyeron que con menos del 25 por ciento de todas las especies en el área, se podía construir una ordenación eficiente.

De nueva cuenta observaron configuraciones estables con registros cuantitativos de abundancia, a partir de un cierto umbral de especies. Sin embargo, se dieron cuenta que las más abundantes determinaban la constelación del diagrama. Es decir, la secuencia de localidades a lo largo del primer eje era una progresión en la cual la importancia del taxón más profuso aumentaba desde el origen hasta el máximo valor positivo de dicho eje. Austin y Greig-Smith razonaron que si esa especie servía de indicador para ciertos factores del medio, entonces la ordenación perfilaría un gradiente ambiental; pero si su distribución no pareciera tener un vínculo discernible con esos factores, el ordenamiento no daría muchos indicios para descubrir tal graduación. Por lo tanto, pensaron que era menester convertir los datos de abundancia a una nueva escala, en la cual se pone un límite a los valores más altos, de modo que éstos no pesen demasiado en los ejes de la ordenación.

De antemano no sabían a ciencia cierta cuál sería el efecto de una estandarización particular, por eso decidieron ensayar con varias. Y para poder apreciar las consecuencias, optaron por la simulación de datos. De ese modo, fijaron *a priori* las tendencias de los valores, para así facilitar la interpretación de resultados. Su matriz de observaciones consistió en diez sitios (representados

con numerales 1 a 10) y siete especies (designadas con letras A, B, C, D, E, F, G). Así, establecieron que las primeras cuatro unidades de muestreo fuesen muy productivas, la localidad 5 acusara un productividad intermedia y las últimas cinco fuesen improductivas. Además, hicieron el arreglo de tal manera que hubiera una relación entre productividad e importancia de algunos taxa. La especie A se circunscribió a los primeros cinco sitios; B acusó una distribución regular en toda la gama de localidades; C presentaba cierta preferencia por áreas productivas, en cambio D se inclinaba por lugares pobres; E y F se situaron al azar; y la especie G se diseñó de tal suerte que no le favorecían sitios infértiles y, a la vez, no pudiera competir con A (ver cuadro 9.8). Nótese que la intención fue generar censos parcialmente disyuntos en cuanto a composición; el ejercicio no pretendía construir un continuo vegetacional artificial, con respuestas acampanadas y otras características destacadas por Whittaker y los investigadores de Wisconsin.

Cuadro 9.8

Datos simulados de Austin y Greig-Smith

especies

sitios	especies						
	A	B	C	D	E	F	G
1	100	20	30	0	0	0	0
2	90	40	35	40	5	0	0
3	95	30	25	35	0	0	0
4	100	45	35	30	0	0	0
5	45	50	30	30	0	0	10
6	0	45	25	40	0	0	20
7	0	25	30	25	0	0	25
8	0	40	25	40	0	10	20
9	0	35	25	30	0	0	25
10	0	45	0	35	0	0	20

Austin y Greig-Smith experimentaron siete transformaciones de datos, a saber:

- 1) igualar la abundancia máxima de cada especie a 100 y escalar los demás valores que toma con base en este referente;

2) igualar la suma de abundancias en cada sitio a 100. Si a_{ij} es el valor del taxón j en la localidad i , esta transformación se reduce a:

$$100a_{ij} \div (a_{iA} + \dots + a_{iG})$$

3) igualar la abundancia máxima de cada especie a 100 y luego igualar la suma de abundancias en cada sitio a 100;

4) multiplicar cada celdilla por 100 y luego dividir por la longitud del vector fila correspondiente:

$$100a_{ij} \div (a_{iA}^2 + \dots + a_{iG}^2)^{1/2};$$

5) expresar las especies por sus desviaciones estándares;

6) expresarlas con valores binarios indicativos de presencia (1) o ausencia (0);

7) sustituir los datos originales por desviaciones del valor esperado en cada

celdilla, es decir: $a_{ij} - \frac{1}{10} \sum_{i=1}^{10} a_{ij}$.

Se produjeron diagramas bidimensionales mediante el análisis R de CP, con base en la correlación de Pearson, de modo que los puntos representaban sitios. En el caso de la gráfica construida con la matriz de datos original, la proporción entre el primer y segundo eigenvalor fue de 15.69. Todas las transformaciones que supusieron un re-escalamiento de las abundancias, redujeron esta razón de manera considerable. Por ejemplo, la estandarización número 1 la disminuyó a 3.5; la número 5 a 1.86. En general, todas las transformaciones conservaron la estructura disyunta de los datos; es decir, en el espacio de componentes existía un cúmulo de sitios productivos, bien separado de otra concentración formada por lugares pobres. Sin embargo, tal estructura fue menos notoria al expresar los taxa como desviaciones estándar. Ahora bien, los cambios de escala tienen interpretaciones ecológicas, y esto lo quisieron resaltar los autores: cuando se ajustan los valores de las especies a un máximo, se le da más "peso" a aquellas que presentan abundancias muy bajas en el tabulado original. En cambio, cuando se iguala la suma de valores para todas las localidades -como se hace en la prueba número 2- se pierde información tocante a la productividad, pues no hay forma de distinguir cuáles puede albergar más

"biomasa", ya que, una vez ejecutada la transformación, todas presentan la misma. Resulta curioso que aún se mantuviera la estructura disyunta de puntos en el ordenamiento del ensayo 2; esto se debió a las distribuciones de las especies A y G.

Conviene recordar que el análisis R de componentes principales, a partir de la matriz de correlación entre especies, de por sí ya implica una estandarización y un centrado de las abundancias reportadas. Por tanto, los autores estandarizaron los datos, de acuerdo a diversos tratamientos, y luego los volvieron a estandarizar al calcular la matriz de correlación. No se dieron cuenta - o por lo menos no lo subrayan en su texto- que estaban realizando escalamientos secuenciales y, en consecuencia, es factible que el segundo opacara el efecto del primero.

En otro artículo, Austin (1968) planteó la exploración de datos en dos fases: 1) obtener una ordenación de los sitios, según sus composiciones florísticas; y 2) ensayar un ordenamiento de esos parajes, pero con base en variables abióticas. La idea era parecida a la ya tanteada por Loucks (1962), de la cual hemos hablado; pero a diferencia de éste, Austin ejecutó los experimentos con el análisis de componentes principales.

La forma en que contrastó ambas soluciones también difiere del modo en que lo hizo Loucks. Austin jugó con diversas combinaciones para así desentrañar patrones conjuntos de variación florística y ambiental.¹³ Primero sobrepuso las abundancias de cada especie, por separado, en ambos diagramas. Para ello, dividió el espectro de valores de cada taxón en ocho clases, que designó con números del 0 al 7, de modo que en la primera figuraban las abundancias más bajas, y en la última las más elevadas. Al plasmar estas cantidades nominales en la ordenación fitosociológica, resultaron tendencias muy claras: sea un aumento o una disminución a lo largo de la nube de puntos, según el organismo del que se tratase. Pero cuando las sobrepuso al ordenamiento ambiental las tendencias fueron mucho menos nítidas.

Luego, para cada componente generado con los datos del medio físico, tomó las coordenadas de las localidades y las colocó en el diagrama de cambio composicional. Aquí sucedieron cosas interesantes; sólo una de las dimensiones

¹³La vegetación que estudió fue un pastizal inglés sobre suelo calizo, dominado por *Zerna erecta*. Consideró las siguientes variables ambientales: profundidad del suelo, pH, concentraciones de potasio, calcio y fósforo, insolación del sitio, evapotranspiración y ángulo de pendiente.

habitat -que expresaba un factor edáfico- perfiló una trayectoria monotónica, de menor a mayor, en el plano definido por los ejes composicionales 1 y 2. Pero no todos los componentes ambientales acusaron patrones tan limpios en la ordenación florística, y ninguno guardó una relación lineal simple con la abscisa y ordenada de esta última.

CAPÍTULO 10

COENOCLINAS, COENOPLANOS Y COENOSPACIOS

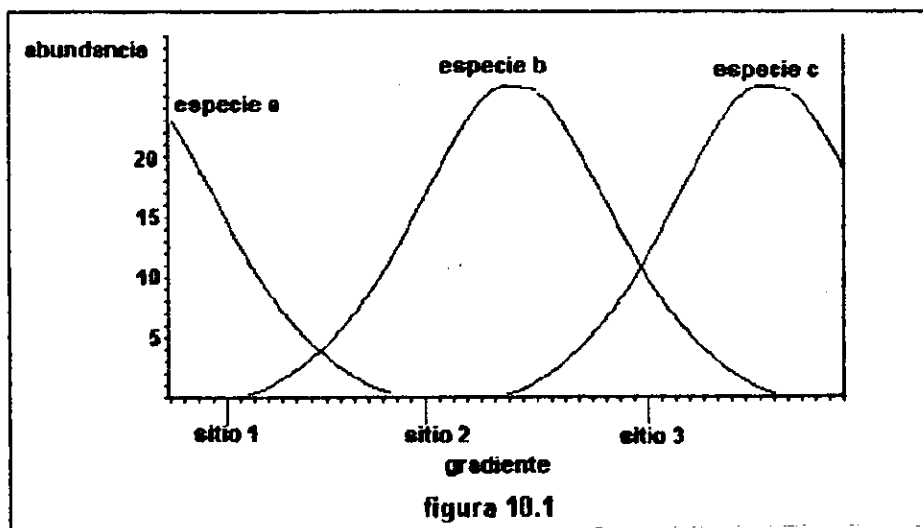
A partir de 1970, buena parte de la investigación dedicada a técnicas de ordenamiento y continuos vegetacionales se fundamentó en la simulación de datos. Ya, como se ha dicho en el capítulo anterior, Austin y Greig-Smith (1968) dieron los primeros pasos por esta vía de indagación. No obstante, su vegetación artificial fue sólo un esbozo muy simple de los complejos "bosques" virtuales que surgirían en los setentas, ochentas y noventas. Además, el arreglo de estos autores sólo suponía dos conjuntos de sitios, unos productivos y otros improductivos; es decir, sólo despuntaba un concepto ecológico importante: productividad. Es al inicio de los setentas (Swan, 1970) que las simulaciones incorporan preceptos básicos del continuo vegetacional -respuestas de campana, diversidad beta, óptimos diferenciados, etcétera- tal como los venían desarrollando en años anteriores la escuela Wisconsin (Curtis y McIntosh, 1951; Bray y Curtis, 1957; Loucks, 1962; Bray, 1963) y, en particular, Whittaker (1956, 1960 y 1967).

Cuando hablamos de simulación, a grandes rasgos estamos refiriéndonos a un experimento donde el control es un artefacto imaginado que suponemos semejante en algún grado a cierta porción de la realidad. Sometemos los elementos de nuestro constructo a diversos tratamientos y observamos los efectos. La simulación es algo muy reciente dentro de la normatividad aceptada -no sólo en lo concerniente a la ecología, sino a la ciencia en general; de hecho, podemos ubicarla como un recurso que surge después de la Segunda Guerra Mundial.¹

Pero circunscribámonos al tema que aquí interesa y demos un ejemplo muy sencillo del tipo de experimento que predominó entre aquellos ecólogos interesados en la ordenación. En la figura 10.1. se ilustra un gradiente ambiental

¹ Para Galison (1996), la simulación por computadora es una forma de hacer ciencia que surgió a finales de los cuarenta y, en sus orígenes, estuvo ligada a la carrera armamentista. Según el autor, este modo de investigar problemas sumamente complejos se caracteriza por lo siguiente: el científico crea una realidad alternativa y experimenta en ella. Tal manera de proceder se ha derramado de la física a una multiplicidad de disciplinas inconexas; en ese sentido puede vislumbrarse como una práctica unificadora de la ciencia. De ser una herramienta para entender la naturaleza, la simulación -dice Galison- se ha convertido en la naturaleza misma.

sobre el que despuntan tres taxa, con sus respectivas curvas de respuesta, y varias unidades de muestreo, de las cuales hemos privilegiado tres, por razones que se expondran más adelante. Se pueden apreciar dos tipos de curvas, una es la campana simétrica, en la parte central del gradiente, y las otras dos dibujan una S, o algo parecido a ella. Esto se debe a que sólo se han tomado muestras de una porción de la trayectoria ambiental, y en consecuencia los trazos de los extremos han quedado truncados. Las condiciones de desarrollo óptimo de las especies *b* y *c* corresponden a su moda, pero en lo referente a la especie *a*, el valor máximo en el eje de abundancia no necesariamente delatan el óptimo, pues éste puede estar fuera de la parte del gradiente que privilegia la figura 10.1.



Bien, tenemos un continuo vegetacional ficticio, y si nos remitimos solamente a los sitios 1, 2 y 3, podemos construir la siguiente tabla de datos:

	especie a	especie b	especie c
sitio 1	15	0	0
sitio 2	0	17	0
sitio 3	0	10	12

Supóngase que la matriz generada se somete a una técnica de ordenamiento, y lo que se pretende es llegar a una configuración de sitios. El diagrama resultante debe ser en una dimensión, donde los parajes forman la secuencia: (sitio 1)-(sitio 2)-(sitio 3), y las distancias entre ellos deben ser proporcionales a las que existen en la figura. Cualquier otro arreglo pone de relieve que el método produjo

distorsiones. Es posible que invierta la secuencia, que comprima o extienda las separaciones entre localidades, o bien que ocasione una combinación de desajustes. Por supuesto, el ejercicio se puede hacer más complejo: cabe incluir varios ejes hábitat, estipular que las respuestas sean superficies multidimensionales en lugar de curvas y someter las abundancias extraídas no a uno sino a toda una gama de algoritmos ordenadores.

En sí, el experimento que acabamos de describir tiene dos fases: 1) construir el continuo artificial y 2) evaluar técnicas de ordenamiento con datos tomados de ese artefacto. La primera parte es la más cargada de teoricidad -por así decir- pues el modelo confeccionado, aun cuando se diga que es simplista, es una fuerte aseveración tocante a la organización y dinámica de comunidades bióticas. Durante los años setenta a noventa hubo un intercambio complejo entre el trabajo de campo y el diseño virtual de espacios ecológicos abstractos -como el de la figura 10.1- que contribuyó a desarrollar y diversificar teorías del continuo vegetacional. De esto hablaremos a lo largo del presente capítulo, en el siguiente nos centramos en los experimentos concretos para evaluar la eficacia de los métodos de ordenación.

10.1. Los programas de simulación de Cornell

La figura 10.1 presenta un modelo continuista que podríamos denominar gaussiano, en el sentido de que las respuestas son curvas de Gauss. Swan (1970) fue el primero en ofrecer una simulación de este tipo, con los siguientes atributos adicionales: 1) la espaciación de sitios a lo largo de la abscisa fue constante, 2) todas las curvas ostentaban el mismo valor modal (es decir, $f(x)$ cuando x es la posición de gradiente que corresponde a la moda de la curva), 3) la separación entre modas vecinas también se mantuvo constante; y 4) todas las respuestas acusaban la misma dispersión. Noy-Meir y Austin (1971) jugaron con algo parecido, pero estipulando un plano surcado por dos trayectorias ambientales, donde se colocaron diversos censos -sea como retícula regular o aglomerados al azar-, y sobre el cual las distribuciones poblacionales tomaban la forma de superficies gaussianas. Estos dos trabajos fueron los antecedentes inmediatos de los programas de simulación de Cornell, diseñados por Gauch y Whittaker (1972a, 1976) cuando laboraban en esa universidad.

El primero de tales soportes lógicos recibió el nombre de CEP-1 y su cometido era recrear coenoclinas o continuos de un solo gradiente, dándole al

usuario mucha flexibilidad en cuanto a los tamaños y dispersiones de las curvas. A pesar de dicha elasticidad, el programa estaba fundamentado en un conjunto de supuestos, todos ellos resultado de investigaciones donde se aplicó el método ODPP (ver capítulo 5) a vegetaciones reales (Whittaker, 1956, 1960; Nehring y Whittaker, 1965). Estas premisas son:

1) Los valores de importancia de una especie, a lo largo de una coenoclina, forman una curva, aproximadamente gaussiana. Son tres los parámetros que la describen: la moda, el valor modal y la desviación estándar. Si x representa la posición a lo largo del gradiente, y $a_j(x)$ el valor de importancia de la especie j allí, entonces la ecuación normal adopta la siguiente forma:

$$a_j(x) = A_j e^{-\frac{(x-\mu_j)^2}{2\sigma_j^2}}$$

Donde A_j es la abundancia modal, μ_j es la moda y σ_j la desviación estándar de ese taxón.

2) A lo largo de la coenoclina, las modas de las especies menores están dispersas al azar, pero las de especies más importantes están distribuidas de manera uniforme. Además, no hay dos que compartan el mismo punto óptimo, pues la evolución apunta hacia la diferenciación de sus respuestas en relación al ambiente.

3) La distribución de los valores modales es log-normal o bien log-aleatoria. ¿Qué quiere decir esto? Gauch y Whittaker plantearon esta regla luego de analizar coenoclinas correspondientes a bosques deciduos de la costa este de Estados Unidos, bosques húmedos del Pacífico noroccidental y floras xerófitas de las montañas Santa Catalina en Arizona (resultados que obtuvieron Whittaker, 1956; Whittaker, 1960; y Whittaker y Niering, 1965 con la ordenación por gradiente directo - ODPP). Para cada serie, transformaron los valores modales a una escala logarítmica, con base 2, los agruparon en las siguientes clases: $x = 0$, $0 < x \leq 1$, $1 < x \leq 2$, $2 < x \leq 3$, $3 < x \leq 4$, etcétera, y observaron cuántas especies correspondían a cada agrupación. Para algunas coenoclinas, el número de taxa era más o menos el mismo en cada clase. Esta situación equivale a una

distribución log-aleatoria. Sin embargo, en el caso de coenoclinas desérticas, el número acusaba una distribución gaussiana, o sea log-normal. Por eso, en su programa incluyeron ambas posibilidades.

- 4) Las desviaciones estándar de las curvas siguen una distribución normal.
- 5) No existen correlaciones significativas entre modas, valores modales y dispersiones. Los autores examinaron si había correlación entre los tres parámetros; detectaron cierta correlación débil entre σ y A , pero ésta se podía deber a algún artificio en la recolección de datos. Por otro lado, la altura y la desviación estándar de una curva tampoco parecía depender de su posición modal en el gradiente.
- 6) Las distribuciones poblacionales se pueden ver afectadas por la competencia interespecífica. Gauch y Whittaker ofrecieron una opción para expresar lo anterior: estipularon que en cada punto de la abscisa, la suma de abundancias está limitada por una capacidad de carga ambiental, Σa_j . Los autores sugirieron fijar Σa_j para así relativizar los datos; las abundancias de todas las especies en esos puntos aumentan o disminuyen proporcionalmente hasta que su suma sea igual a este valor máximo. En otras palabras: primero se simula una coenoclina con base en curvas normales, luego se plantea una capacidad de carga igual en todo punto de la trayectoria, y se transforman los valores en consecuencia. Este dispositivo puede generar cierta deformación en las respuestas poblacionales.
- 7) La simulación debe contemplar que -como sucede con datos reales- las colas de las curvas normales se corten en un punto, más allá del cual la especie es muy poco frecuente para encontrarse con regularidad dentro de la muestra de sitios.
- 8) La simulación debe barajar diversos niveles de diversidad alfa, beta y gama (esta última es la riqueza de especies en la unión de todas las localidades de la coenoclina). El programa expresaba la segunda diversidad en unidades Z , tal que:

$$1Z = \frac{\ell}{\frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \sigma_j},$$

donde ℓ es la longitud del gradiente (por *default* se estableció que $\ell = 100$ unidades arbitrarias, aunque el usuario podía estipular un valor mayor), σ_j es la desviación estandard de la j -ésima especie y hay un total de n taxas. En el capítulo 8 describimos la diversidad en términos de cambios medios (CM); Gauch y Whittaker plantearon la siguiente conversión:

$$1\text{CM} = 1.349 Z,$$

siempre y cuando el cambio medio haya sido calculado con el porcentaje de disimilitud de Czekanowski (ver cuadro 9.1).

9) La simulación debe contemplar la inclusión de errores de muestreo -como ocurren en el campo-, y éstos deben ser realistas en términos estadísticos y fitosociológicos. A propósito, Gauch y Whittaker propusieron una medida F que merece comentario. Definieron el error como ya era corriente en la literatura, esto es, el grado de discrepancia entre la composición florística de un sitio h con réplicas de sí mismo. Ahora bien, todas las abundancias en CEP-1 están en una escala de 0 a 100, por tanto -razonaron los autores- $a_j(x)$ se puede considerar como una probabilidad expresada en porcentaje. Supóngase que se tiene la localidad h , representada por la posición x del gradiente, y h se subdivide en N número de cuadrantes. Visto así, $a_j(x)$ no sólo es la abundancia de j en h , también es la probabilidad de que j esté presente en algún cuadrante y de h . Gauch y Whittaker conjeturaron que las combinaciones de ausencia y presencia seguían una distribución binomial. Por tanto, la desviación estándar de una especie j en alguna posición x del gradiente es:

$$\sigma_j(x) = \frac{\sqrt{N \times a_j(x)(100 - a_j(x))}}{100} = \frac{\sqrt{N}}{100} \sqrt{a_j(x)(100 - a_j(x))} = F \sqrt{a_j(x)(100 - a_j(x))}.$$

El usuario de CEP-1 establece el valor de F como mejor le convenga, luego le asigna a j una nueva expresión, $a_j^*(x)$, de modo que:

$$a^*_j(x) = a_j(x) + \sigma_j(x), \text{ o bien: } a^*_j(x) = |a_j(x) - \sigma_j(x)|.$$

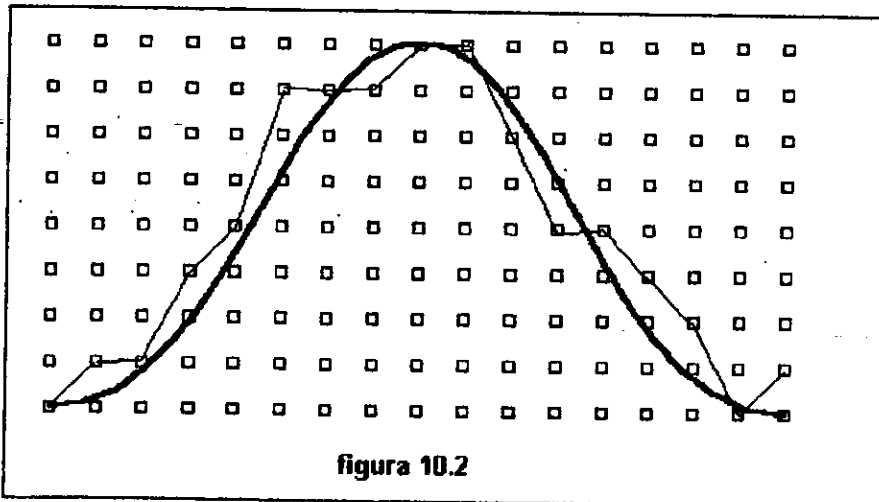
Gauch y Whittaker concibieron a F como un factor de ruido: al aumentar se eleva el error de muestreo. Si se incluye en una simulación, las curvas poblacionales se distorsionan y pierden su carácter liso. En la figura 10.2 se ilustra por qué. Cada cuadrado representa un valor posible de abundancia para la especie j ; la curva con trazo grueso corresponde a la fórmula:

$$a_j(x) = A_j e^{-\frac{(x-\mu_j)^2}{2\sigma_j^2}}$$

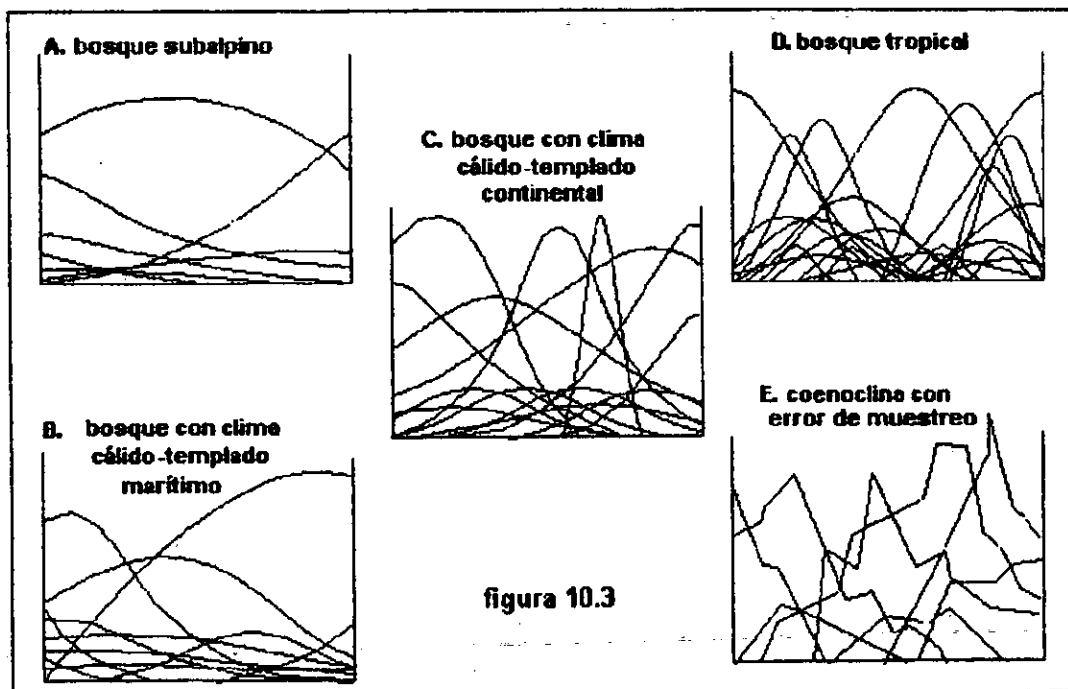
Esta ecuación es propia de un caso ideal, sin ruido; la línea delgada resulta al incorporar un cierto nivel de error. En términos del porcentaje de similitud Czekanowski entre un sitio y su réplica, Gauch y Whittaker (1972 a y b) ofrecieron una serie de equivalencias para el factor F , a saber:

F	Porcentaje de similitud
0.00	100
0.25	70
0.50	55

Por supuesto, las conversiones cambian si en lugar de la similitud se utiliza otra medida de proximidad, pero aún así, la tendencia se mantiene.



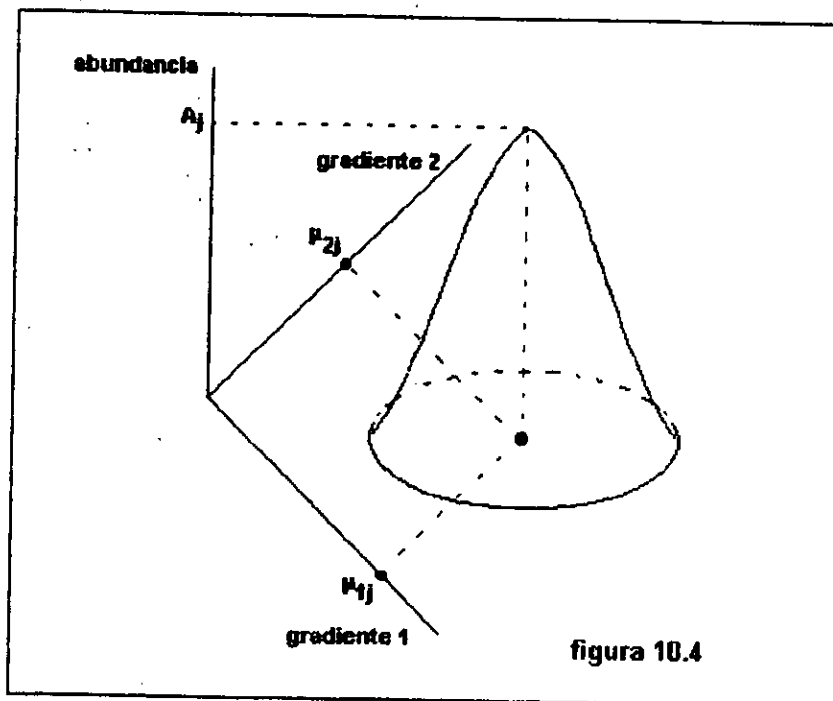
En la figura 10.3. aparecen cinco modelos, todos ellos construidos con CEP-1, representativos -según dicen los autores- de distintos tipos de vegetación. El primero, A, describe el comportamiento de un bosque subalpino (*subalpine forest*) siguiendo una trayectoria ambiental; el gráfico B equivale a un bosque de clima cálido-templado marítimo; el C a un bosque de clima cálido-templado continental; el cuadro D lo plantearon como una coenoclima de selva tropical; y E ejemplifica un continuo vegetacional confeccionado con datos ruidosos.



Cuatro años más tarde, Gauch y Whittaker (1976) desarrollaron un programa para simular coenoplanos, bautizado CEP-21. Sus supuestos eran muy parecidos a la condición de un sólo gradiente, pero agregaron algunas especificidades dignas de comentario. Siguieron defendiendo el modelo gaussiano, pero en el caso de dos trayectorias ambientales, la respuesta de cualquier especie la ajustaron a la fórmula siguiente:

$$a_j = A_j e^{-\frac{1}{2} \left[\left(\frac{\mu_{1j} - x_1}{\sigma_{1j}} \right)^2 + \left(\frac{\mu_{2j} - x_2}{\sigma_{2j}} \right)^2 \right]}$$

aquí a_j describe una superficie gaussiana cuya moda es el punto (μ_{1j}, μ_{2j}) y la abundancia en ese punto es A_j ; σ_{1j} es la desviación estandar de la especie en relación al primer gradiente y σ_{2j} es la desviación respecto al segundo; (x_1, x_2) es una posición cualquiera en el plano descrito por estas dos líneas y representa una localidad. En la figura 10.4 se ilustra la distribución de una especie hipotética, pero es menester tomar en cuenta que sobre el coenoplano pueden cohabitar n respuestas semejantes. Ahora bien, la base de la superficie puede ser circular ($\sigma_{1j} = \sigma_{2j}$) o elíptica ($\sigma_{1j} \neq \sigma_{2j}$), y en este último caso el ángulo θ entre el eje mayor de dicha base y la abscisa del plano no necesariamente es cero. Pero esto presenta un problema: si un investigador va a simular un coenoplano con n taxa, ¿cuáles deberán ser los valores de los θ ? No todos tienen que ser de la misma magnitud, por tanto es probable que acusen algún tipo de distribución.



Los autores indicaron que no existe una respuesta teórica precisa para plantear una función de probabilidad de tales ángulos. Mencionaron diversos antecedentes al respecto, en particular el trabajo de Whittaker (1956) en las montañas Gran Smoky de Tennessee. Ahí se reportaron 44 especies arbóreas -de un total de 80- que acusaban valores θ en derredor a 30° , respecto a la trayectoria

"topográfica de humedad"²; para los 36 taxa restantes, los ángulos se destrubían normalmente en relación a la media de 30°. El motivo de tal comportamiento se debió a que los dos gradientes ambientales que Whittaker seleccionó estaban correlacionados en cierta medida. Si hubiera escogido otros, quizá el grado y distribución de oblicuidades serían muy distintos. Por tanto, no se puede hablar de una regla general. Debido a ello, Gauch y Whittaker incluyeron tres posibilidades en lo tocante a los θ : o bien son igual a cero, o bien acusan distribuciones al azar o normal.

Otra cuestión innovadora concierne a la diversidad beta. Puesto que ahora son dos los ejes a considerar, dicha medida puede diferir entre uno y otro. Visto en términos de tal diversidad, el coenoplano presenta dos posibilidades; o es cuadrado (la diversidad beta es la misma para cada eje), o es rectangular.

En cuanto a la disposición de localidades, CEP-21 ofrece las siguientes posibilidades: 1) los censos se ubican al azar sobre el coenoplano; 2) forman una retícula uniforme de k por p sitios; o bien 3) dibujan patrones más complejos, tales como conglomerados irregulares o incluso cúmulos disyuntos.

Respecto a las distribuciones de modas, valores máximos, desviaciones estándares -según si se trata de especies dominantes o taxas menores-, así como efectos de la competencia interespecífica y correlaciones entre parámetros, las consideraciones que hicieron Gauch y Whittaker en el ámbito de la coenoclina siguieron vigentes en el contexto del coenoplano.

Como puede verse, los supuestos, sean en una o dos dimensiones, son en verdad teorizaciones muy complejas acerca de comunidades vegetales, nichos, repartición de gradientes, etcétera.

10.2. El ecotopo

La relación entre nicho y cambio ambiental fue explorada más a fondo por Whittaker, Levin y Root (1973), trabajo donde sugieren un concepto, denominado ecotopo, que engloba ambas ideas y guarda una relación muy fuerte con las premisas de CEP-1 y CEP-21, aunque el artículo no trata sobre simulaciones. Los autores hicieron una revisión histórica del concepto nicho y encontraron tres raíces fundamentales de la locución. Por lo visto, fue Grinnell en 1917 quién utilizó

² En el capítulo 8 mencionamos y dimos ejemplos de los nomogramas de Whittaker (ver figura 8.9); todos ellos se remiten al mismo coenoplano cuyos ejes son el gradiente topográfico de humedad y el de altitud.

la palabra por primera vez en un contexto ecológico, para significar una cuestión dual: la posición o papel de una especie dentro de la comunidad, y su distribución en una gama de habitats y comunidades -algo que guarda semejanza con el concepto de continuo. En 1927, Elton desarrolló el concepto nicho, pero sólo en atención a la primera parte de la definición anterior, es decir, el desempeño intracomunitario del taxón. A mediados de los treinta, Gause extendió la idea de Elton y formuló la hipótesis de exclusión competitiva. Hacia finales de los cincuenta, Hutchinson propuso una noción de nicho que se volvió paradigmática: las n variables ambientales que afectan el crecimiento y reproducción de una especie pueden ser consideradas como un sistema de n coordenadas. La especie en cuestión tolera un rango delimitado de cada variable y, en consecuencia, a ese organismo le corresponde un particular hipervolumen n -dimensional. Éste es su "nicho fundamental", pero dadas la competencia y otras interacciones, quizá no pueda "llenar" por completo el volumen y, en consecuencia, resulta una reducción de éste a un "nicho realizado".

Cabe decir que todos los autores mencionados eran zoólogos, lo cual tiene consecuencias. Por ejemplo, Odum (1971) interpreta la categoría de Elton como un "nicho trófico". Whittaker y colaboradores vieron en esto una limitación, pues en lo tocante a plantas los requerimientos nutricionales son básicamente los mismos, de modo que el componente trófico poco sirve para diferenciar espacios o volúmenes propios de los taxa. Por tanto, argumentaron, se requería de conceptos más amplios que dieran cupo a todas las formas de vida. Exploraron la posibilidad de combinar lo dicho por Grinnell acerca de distribuciones poblacionales a lo largo de una secuencia de habitats, y la multidimensionalidad de Hutchinson.

Con el afán de no complicar las cosas ofreciendo una nueva definición, Whittaker, Levin y Root decidieron plantear una serie de condiciones respecto a la terminología. Para ellos, nicho debe ser aplicado sólo al papel de la especie en el contexto intracomunitario. En cambio, propusieron la locución "ecotopo" para denotar su relación con el rango completo de variables ambientales y bióticas que la afectan; por tanto, abarca lo intra e inter comunitario o, dicho de otro modo, tanto nicho como hábitat están incluidos en el ecotopo. Por supuesto, la noción tiene una representación espacial, compuesta por tres clases de ejes, a saber:

1. La clase de variables de hábitat. Dicen los autores que por lo regular se entiende los componentes físico-químicos del ambiente en el cual se desenvuelve

la especie; sin embargo no se limitan a esto. Para ellos se tratan de componentes espaciales extensivos, por ejemplo: elevación, exposición de pendiente, humedad del suelo desde fondos de valles hasta cimas de montañas, etcétera. Además, ciertos elementos biológicos pueden ser vistos como variables de hábitat, tales como los tipos de vegetación en los que vive una especie de ave, o comunidades de microorganismos del suelo asociadas a cierto taxón botánico.

2. La clase de variables de nicho. En ella se incluyen factores locales intensivos como son altura sobre el suelo, tiempo estacional o diurno, control por herbivoría o predación, competencia, interacciones aleloquímicas, etcétera.

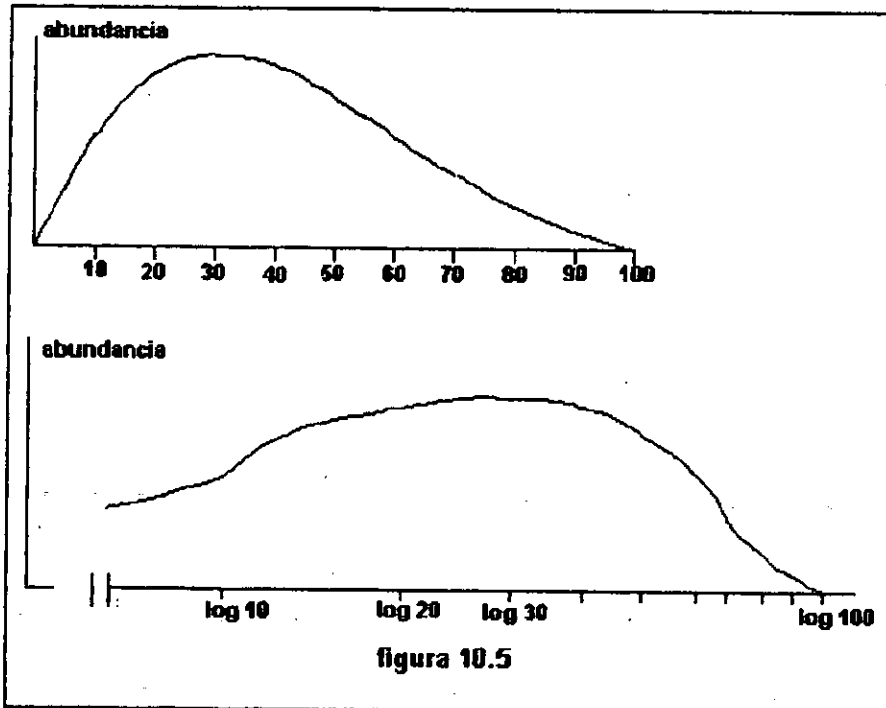
3. La clase de variables poblacionales. Aquí se incluye densidad, cobertura, adecuación, éxito reproductivo, etcétera.

Aunque las tres categorías se presentan como grupos diferenciados, los autores señalaron que no son discontinuas entre sí. Por ejemplo, un gradiente de elevación y humedad decrecientes puede estar ocupado por una gama de comunidades conexas. Éstas lo modifican o, más bien, añaden otras variables ambientales como son materia orgánica del suelo, sombra, etcétera, que afectan las respuestas de diversos organismos, alterando sus espacios de nicho o el rango de ambientes que pueden ocupar.

10.3. Continuos vegetacionales no gaussianos.

Entre 1976 y 1989, Austin desarrolló una serie de propuestas alternativas a la "escuela Cornell". Señaló que no existe razón evidente por la cual las poblacionales deban acusar curvas de Gauss respecto a un gradiente ambiental; más aun, no tiene mucho sentido ecológico que tales respuestas sean simétricas. Austin (1976) analizó el tipo de curvas reportadas en la literatura concerniente al análisis de gradiente directo -aplicaciones del método ODPP-, e incluso ahí no encontró evidencias irrefutables que indicaran la universalidad de la respuesta gaussiana. Por ejemplo, el trabajo de Whittaker en las montañas Great Smoky reporta 8 curvas simétricas, con aparente distribución normal, 6 curvas acampanadas pero asimétricas, 10 respuestas a modo de cresta u hombro, 2 curvas que asemejan una meseta y 9 curvas bimodales. En resumen, las primeras -aquellas que en las cuales se basa la simulación de coenoclinas-

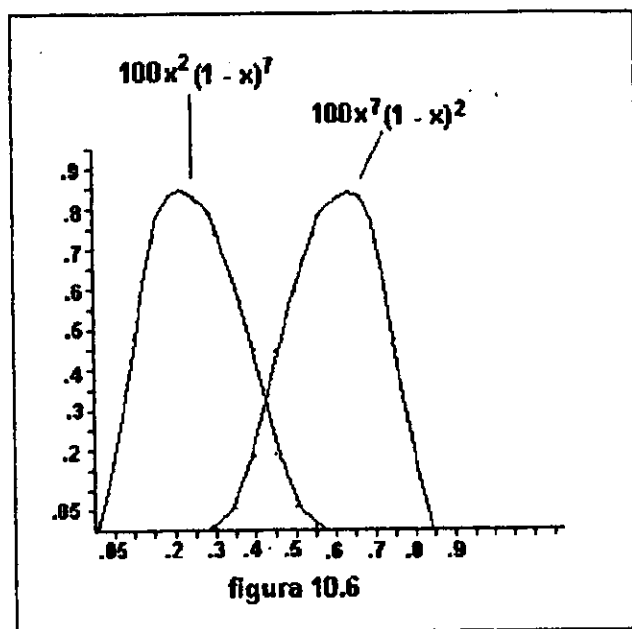
resultaron ser minoritarias. Por otra parte, Austin señaló que en experimentos donde se construye un gradiente de recursos minerales, a base de series de macetas en la cual se aumenta sistemáticamente la concentración de nutrientes, las respuestas de los taxa examinados, cuando éstos crecen en monocultivo, tienden a ser curvas asimétricas. El autor describió tales respuestas con el rótulo de fisiológicas, pues el arreglo experimental excluye interacciones con otras especies vegetales. En la naturaleza, la distribución de una especie en atención a una dirección ambiental puede verse desplazada de su óptimo fisiológico, debido a efectos de la competencia, herbivoría, etcétera. Pero tampoco en este caso - dice Austin- hay por qué suponer curvas simétricas a ambos lados de la moda; las que diagramó Whittaker, como ya se ha visto, indican que la simetría es más una excepción que una regla. Y además de todos estos antecedentes, es menester considerar la influencia que puede tener la escala en la cual se expresa el gradiente hábitat, sobre las formas que adoptan las superficies de respuesta. La figura 10.5 muestra el cambio que sufre una distribución hipotética si la abscisa se expresa en logaritmos y la escala de abundancia se mantiene igual.



A modo de conjetura, el autor propuso dos modelos alternativos de respuesta poblacional. El primero corresponde a funciones polinomiales beta (no confundir con diversidad beta), cuya fórmula general es como sigue:

$$f(x) = Kx^\alpha(1-x)^\gamma,$$

donde K es una constante. La ventaja de este prototipo es que permite una mayor gama de curvas, siendo la simétrica un caso especial cuando los parámetros α y γ son iguales. La figura 10.6 reproduce dos polinomios de este tipo, según diferentes valores de dichos exponentes.



Sin embargo, Austin advirtió que las funciones beta no dan cabida a distribuciones bimodales. Aquí vale hacer un paréntesis en lo concerniente a tales respuestas, pues la interpretación que da Austin difiere de la que ofreció Whittaker (1956). Este último, como ya se ha visto en el capítulo 8, postuló que si una especie acusaba una curva bimodal a lo largo de una coenocлина, el hecho expresaba dos subpoblaciones o ecotipos. Por su parte, Austin percibía el fenómeno como producto de la competencia: un taxón muestra dos crestas, pues en el interín despunta otra especie que reduce las posibilidades de supervivencia de la primera, en ese segmento del gradiente ambiental. De hecho, las curvas bimodales constituyeron elementos clave de su segunda propuesta, que denominó "modelo de competencia de composición florística" (*competition model of vegetation composition*). Como lo indica su nombre, se trata de un esquema que resalta efectos competitivos interespecíficos en coenoclinas simuladas. Así, la abundancia de cualquier especie j se estipuló como sigue:

$$a_j(G) = \pm b_{0j} - b_{1j}(G) + b_{2j}\sqrt{(G)} - \sum_{i=1}^n c_{ij}a^*_j(G),$$

donde: b_{0j} , b_{1j} y b_{2j} son coeficientes arbitrarios, pero exclusivos para j ; $a_j(G)$ es la abundancia de j en una determinada posición G del gradiente; c_{ij} es un índice de competencia entre j y cualquier otro taxón i , tal que $c_{ij} = 0$ y $c_{ij} \neq c_{ji}$; $a^*_j(G)$ es la respuesta fisiológica de j en el punto G , es decir, la abundancia que acusa en las condiciones de G cuando crece en monocultivo, de modo que:

$$a^*_j(G) = \pm b_{0j} - b_{1j}(G) + b_{2j}\sqrt{(G)}.$$

Además, para cada locación G en el gradiente se impone una restricción, a saber:

$$A(G) = \sum_{j=1}^n a_j(G) = b_3(G) - b_4(G)^2 \pm b_5.$$

En otras palabras, la abundancia total en cada punto de la trayectoria es una función parabólica de esa posición; de nueva cuenta, b_3 , b_4 y b_5 son arbitrarios. En resumen, las distribuciones de especies en este escenario son curvas asimétricas, algunas de ellas plurimodales; pero Austin dispuso que tal característica no fuera exagerada. La figura 10.7 reproduce el ejemplo del continuo simulado que publicó el investigador en su trabajo de 1976.

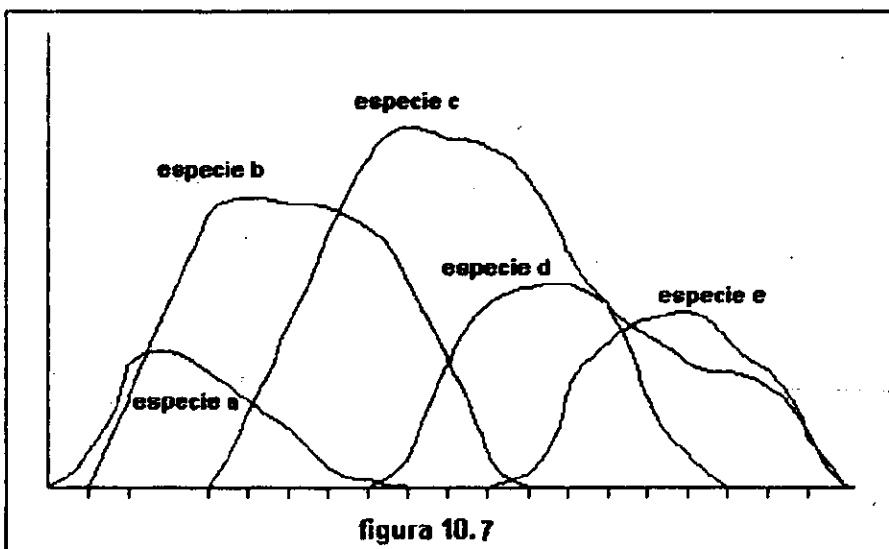


figura 10.7

Cuatro años más tarde, Austin (1980) planteó dos cuestiones de método importantes, a saber: 1) el modo de investigar respuestas ecológicas; y 2) una tipología de trayectorias ambientales. En lo tocante al primer punto, sugirió dos vías: el análisis directo y el diseño experimental de gradientes. De hecho, privilegió la segunda estrategia, ya que es el escenario donde el investigador tiene más control sobre sus observaciones. Semejante idea ya la había ensayado en su trabajo de 1976, pero en el de 1980 incluye algunas innovaciones dignas de comentario. Asignó soluciones de nutrientes, de distintas concentraciones, a un conjunto de macetas, para así formar una serie de menor a mayor concentración. El experimento se realizó con diversas especies de pastos y contempló dos tipos de ensayo: secuencias de monocultivos y series de cultivos mixtos. La idea era obtener la curva de respuesta fisiológica de una especie, cuando ésta crece sola, y luego dilucidar su comportamiento en macetas sembradas con varios taxa. La comparación de ambas curvas revela cómo se ve afectado el óptimo fisiológico en un contexto de competencia. Cabe decir que los resultados no dieron mucho soporte al modelo gaussiano; al contrario, los trazos -tanto en mono como policultivos- eran asimétricos, y varios eran bimodales.

Pero además, Austin indicó que la respuesta ecológica depende también de la naturaleza particular del gradiente ambiental en cuestión. A pesar de ser la misma especie, su curva poblacional será distinta si la gradación es de nutrientes, pH, elevación, etcétera. Una idea parecida ya estaba implícita en los modelos de simulación de Gauch y Whittaker (1976) para coenoplanos; pero la diferencia se expresaba sólo en las desviaciones estándar de las superficies, en una y otra dirección ambiental. Para Austin, las diferencias podían ser aún más profundas; por ejemplo, campanas en relación a una gradación, distribuciones bimodales respecto a otra. De hecho, el autor construyó una tipología de trayectorias ambientales, a saber:

1) gradientes indirectos, donde el factor que se utiliza para ordenar los datos no tiene, por sí mismo, un efecto directo en el metabolismo de la planta. Un ejemplo es la altitud sobre el nivel del mar; por supuesto el desarrollo del organismo se ve afectado a distintas elevaciones, pero no por la altura en sí, sino por una gama de condiciones hábitat que cambian con ella.

2) gradientes directos, en los cuales la variable que se emplea para ordenar una secuencia de sitios sí tiene un efecto fisiológico directo en el crecimiento de las

plantas, pero no es un recurso que se "consume". En esta segunda categoría cabe, por ejemplo, un gradiente de pH edáfico o de temperatura media del aire.

3) gradientes de recursos, donde el factor que se mide es, por ejemplo, un nutriente esencial, agua, etcétera.

Para Austin, mucha de la confusión acerca de respuestas ecológicas estriba en que no se le ha dado la atención merecida a los tipos distintivos de gradaciones ambientales.

Otro aspecto interesante que toca el autor es el comportamiento de la capacidad de carga del medio respecto a un recorrido ambiental. Aquí el problema es como medir tal capacidad; Austin lo resolvió tomando la biomasa total producida en cada maceta de su diseño experimental. Al graficar los valores de esta variable contra la concentración de nutrientes (expresada en escala logarítmica) resultó una curva de campana con una kurtosis sumamente elevada, y cortada en el extremo superior del gradiente, pero la forma sufre modificaciones si en lugar de nutrientes, la abscisa expresa, por ejemplo, profundidad del manto freático. De cualquier manera, el comportamiento de la capacidad de carga, según Austin, influye en las respuestas ecológicas de las especies.

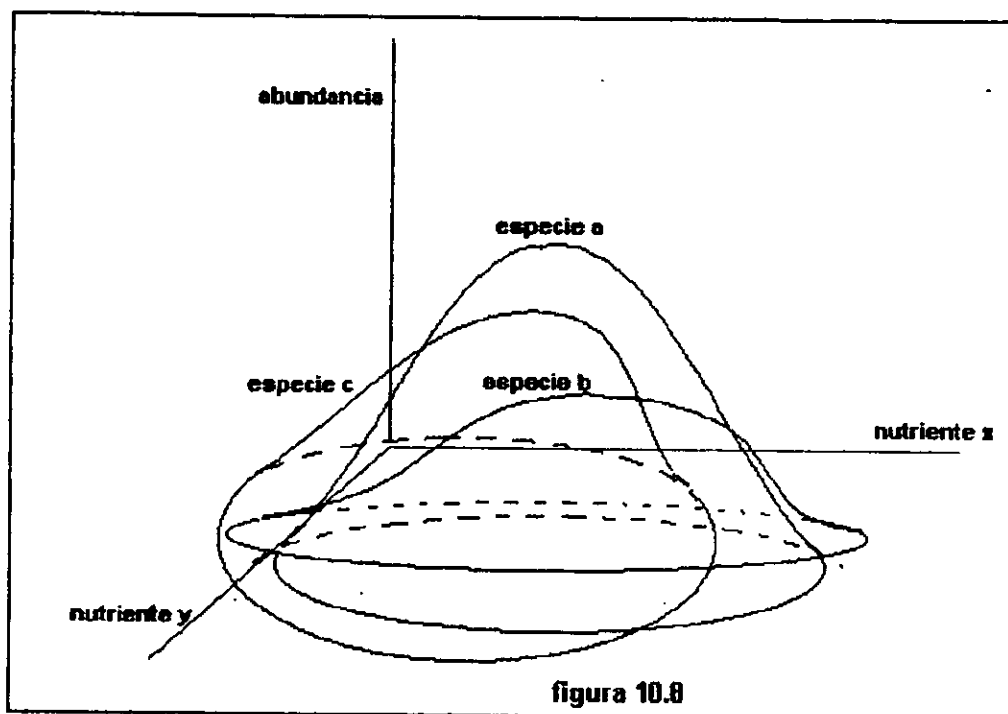
Hacia finales de la década de los ochenta, Austin (1987) decidió contrastar los supuestos de Gauch y Whittaker contra datos reales obtenidos en bosques esclerófilos (la mayoría de las especies arbóreas eran eucaliptos) del sureste de New South Wales, Australia. El número total de sitios fue de 6080, pero luego de ciertas restricciones que impuso el autor, se redujo a 1286. Estas restricciones tenían que ver con la naturaleza de los gradientes ambientales examinados. Austin consideró dos: temperatura media anual y precipitación media anual. Sólo tomó en cuenta aquellos sitios que se ubicaban en los rangos de 800 a 1400 mm y 6 a 17°C. Además, las localidades seleccionadas no presentaban disturbios notorios, el índice de radiación en ellas oscilaba entre 0.90 y 1.05, todas presentaban pendientes mayores a 7°, pero ninguna correspondía a un risco o barranca. Así, el diseño de muestreo se hizo con el fin de evaluar las curvas de respuesta específicas, sin interferencia de otras variables. La dirección ecológica privilegiada fue la de temperatura: el rango de 6 - 17°C se subdividió en unidades de 0.5 °C; los sitios correspondientes a cada celdilla se colapsaron en uno compuesto, promediando las abundancias de las especies que figuraban en ellos.

Los resultados obtenidos mostraron notorias diferencias con los supuestos de Gauch y Whittaker (1972; 1976). La mayoría de las curvas poblacionales fueron asimétricas; en el caso de los árboles del dosel, la tendencia era hacia la asimetría positiva ($\text{moda} < \text{media}$). La distribución de las modas a lo largo del gradiente -en el caso de las especies más importantes- no fue ni regular ni uniforme. La riqueza de especies mostró estar en función de la temperatura: mientras más aumentaba ésta, mayor era la diversidad alfa. La abundancia y posición modal, así como el rango de distribución de los taxa (Austin señaló que no se pudo hablar de desviación estándar, pues las curvas no son gaussianas) presentaban correlaciones significativas entre sí, al contrario de lo postulado por Gauch y Whittaker.

Por supuesto, la vegetación de New South Wales es un caso concreto y particular; en esto Austin hace hincapié. No obstante, los resultados obtenidos cuestionaron el modelo de continuo que desde 1972 se venía utilizando para simular datos. Austin y Smith (1989) propusieron una nueva teoría de la continuidad vegetacional, en la cual retomaron la discusión anterior sobre las formas no gaussianas de las respuestas y los tipos diferenciales de gradientes, pero además incluyeron aspectos relativos al comportamiento de ciertos parámetros comunitarios -diversidad alfa, biomasa total, porcentaje de dominancia. Su esquema consta de siete postulados, a saber:

- 1) Los gradientes que se pueden subsumir bajo una teoría de continuo vegetacional son los de recursos y los de efecto fisiológico directo. Ambos constan de tres porciones o segmentos básicos: un tramo inicial donde el factor es deficiente para el desarrollo de muchas especies, seguido por uno donde es óptimo y, finalmente, una porción extrema, tóxica para buena parte de los organismos estudiados.
- 2) En el caso de gradientes de recursos, las curvas fisiológicas de varias especies pueden acusar un efecto de "anidamiento"; es decir, abarcar el mismo rango e incluso tener la misma moda (véase figura 10.8).
- 3) En el caso de gradientes fisiológicos directos, las respuestas en condiciones de monocultivo podrán estar sobrelapadas, pero ningunas dos tienen la misma moda.

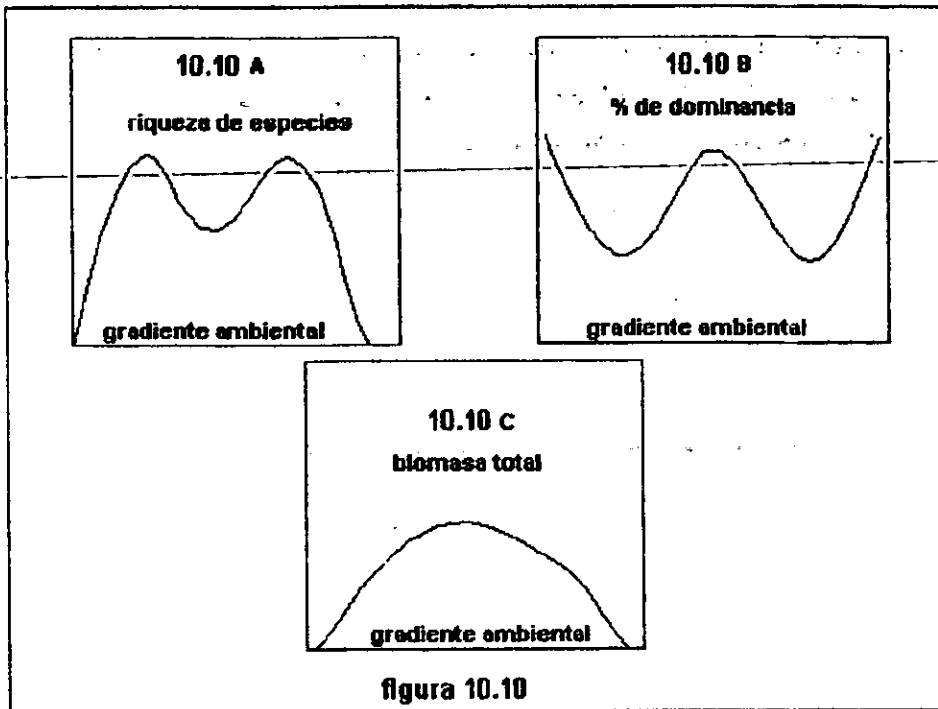
4) En un espacio formado por varios gradientes de recursos, habrá una porción de éste donde un taxón aventaje a los demás, es decir, acuse una mayor abundancia que los otros (ver figura 10. 8).



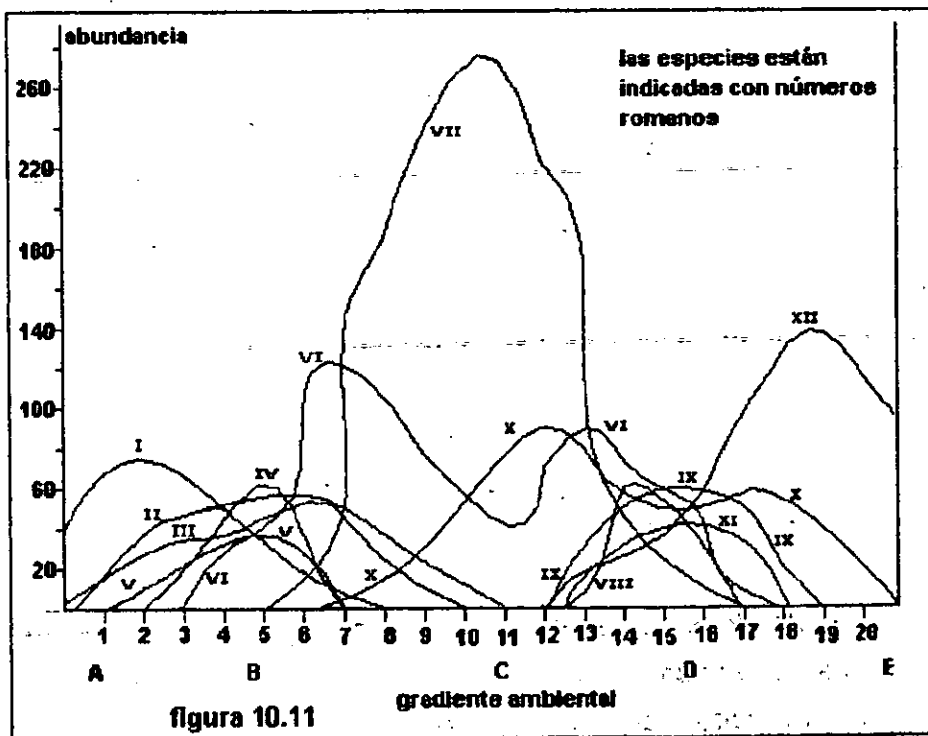
5) La respuesta ecológica de una especie (es decir, en un contexto comunitario) se puede determinar a partir de su respuesta en condiciones de monocultivo, siempre y cuando se conozcan todas las respuestas fisiológicas de los taxa presentes en la zona de estudio. En consecuencia, el desempeño ecológico está en función de todas las demás plantas y puede adoptar formas muy complejas; es decir, no existe un prototipo de curva poblacional.

6) Tanto en trayectorias directas como de recursos, la riqueza de especies por sitio presentará dos máximos, que estarán entre los valores extremos del gradiente (ver figura 10.10 A).

7) El porcentaje de dominancia, entendido como la proporción máxima de la biomasa total respresentada por una sola especie, reporta tres picos: dos en los extremos del gradiente, donde las condiciones de estrés permiten la superviviencia de sólo unos cuantos taxa, y uno en la parte central, donde la competencia determina la composición de sitios (ver figura 10.10 B).



8) La biomasa total en cada sitio observa una curva de campana en relación al gradiente ambiental (ver figura 10.10 C).



Es curioso que el modelo no contempla las trayectorias que había vislumbrado Whittaker, aquellas que Austin (1980) denominó "indirectas". La razón de ello, según Austin y Smith, obedece a que tales ejes no arrojan resultados que se puedan extrapolar más allá de la zona de estudio particular. Esto es así porque un mismo tipo de secuencia hábitat -supóngase altitud- estará correlacionado con distintos factores limitantes -sean recursos y/o agentes con efectos metabólicos directos- en regiones disímboles.

Los autores no ofrecieron un ejemplo gráfico de una coenocline con las ocho características recién expuestas. Sin embargo, hemos confeccionado uno hipotético -de 20 sitios versus 12 taxa- que se ilustra en la figura 10.11. Allí, se pueden apreciar dos segmentos -marcados con las letras B y D- donde la diversidad por paraje es mayor. En ninguna de estas dos porciones destaca algún taxón notoriamente dominante; pero en los tramos A, C, y E sí sucede esto.

10.4. Recapitulación sobre simulaciones y continuo

Gracias a la simulación por computadora, a partir de los años setenta se exploró una amplia gama de modalidades del continuo vegetacional. Si bien el objetivo era generar datos complejos y con ellos evaluar la eficacia de los métodos ordenadores, el ejercicio desencadenó eventos interesantes que retroalimentaron las concepciones en derredor a gradientes, respuestas poblacionales, etcétera. Con la finalidad de crear un programa sencillo y accesible para crear datos artificiales, Gauch y Whittaker (1972 y 1976) hicieron algo más: axiomatizaron una teoría del continuo vegetal, basada en curvas gaussianas. Todos los arreglos que se pueden obtener con CEP-1 y CEP-21 son modelos de esa teoría. Pero además, los trabajos de Gauch y Whittaker produjeron detractores, entre ellos Austin merece un lugar especial, pues él asentó los axiomas de otra entidad teórica relativa al continuo vegetacional.

Entre los programas de Cornell y los postulados de Austin y Smith (1989) despuntan una serie de cuestiones metodológicas que conviene subrayar. Como ya se ha dicho, CEP-1 y CEP-21 son el fruto de experiencias previas en las cuales ODPP fue el instrumento principal para estudiar la flora. En cambio, la propuesta de Austin y Smith se finca sobre todo en trabajo de laboratorio (secuencias de macetas) y en ciertas experiencias de campo (Austin, 1987) donde se ejecutaron ordenaciones ambientales directas, distintas a ODPP, pues no incluyeron la calibración con base en valores de gradiente asignados a las

especies, dispositivo característico del método de Whittaker. En última instancia, la disputa entre estos dos continuos gira en torno a la inducción. Desde 1976, Austin le venía reclamando a los de Cornell sus generalizaciones sustentadas en un soporte endeble: ODPP aplicado en tres contextos distintos (Whittaker, 1956, 1960; Nerhing y Whittaker, 1965), con las mismas trayectorias hábitat -exposición y altitud- no daba pie a postular que todo gradiente ambiental estimula comportamientos comunitarios semejantes o que exista una respuesta poblacional típica para toda dirección de cambio ecológico.

CAPÍTULO 11

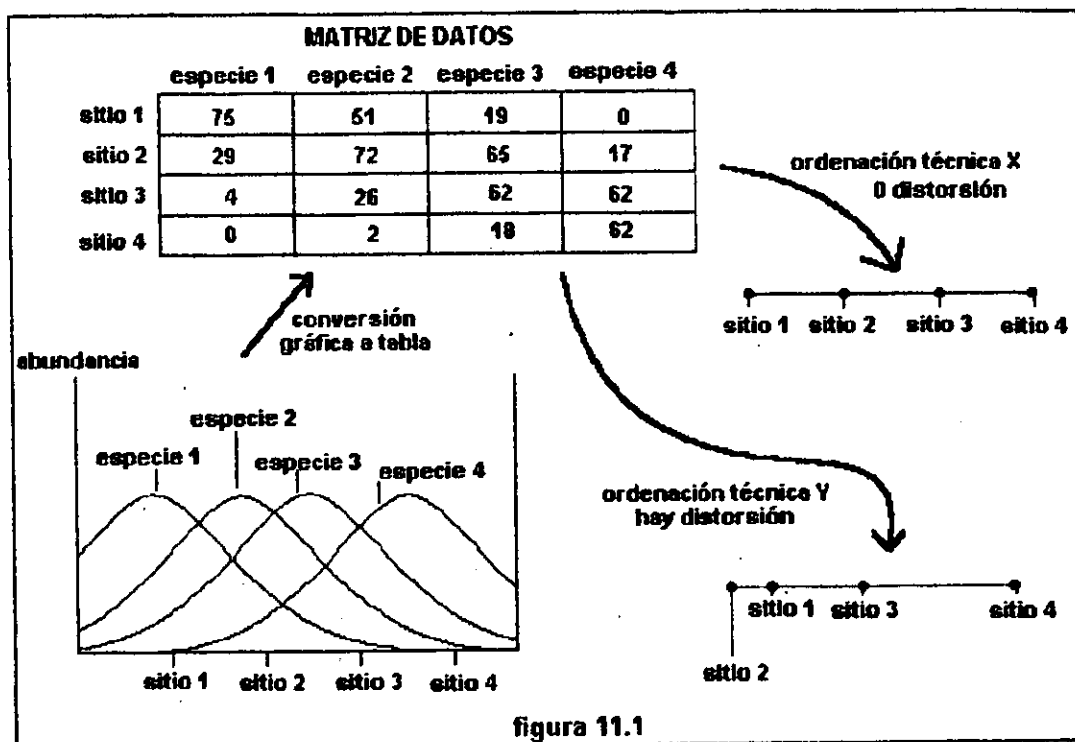
CONTINUOS SIMULADOS Y ORDENACIONES: 1970-1993

En el capítulo anterior ofrecimos un panorama general de la discusión teórica tocante al continuo vegetacional, durante los años setenta y ochenta. Dijimos que los programas de Cornell y la hipótesis de Austin y Smith (1989) constituyen axiomatizaciones distintas -y en cierta medida antagónicas- de esta entidad conceptual. Ahora, vamos a revisar los experimentos que se ejecutaron entre 1970 y 1992 para evaluar la eficacia de los métodos ordenadores. Dichos ensayos ofrecen una plétora de modelos continuistas específicos, ya no reglas genéricas sino casos concretos. No está de más abundar en tales particularizaciones, pues ilustran cómo un determinado esquema -por ejemplo, los programas de Cornell- alberga una gran diversidad de coenoclinas y coenoplanos. Por otro lado, las pruebas recalcaron los límites de las ordenaciones, es decir, pusieron de relieve que hay métodos eficaces para sólo algunos modelos continuistas. Fue precisamente esta limitación lo que acicateó la búsqueda de nuevas técnicas, a saber: el escalamiento multidimensional no-métrico (EDNM), la promediación recíproca (PR) o análisis de correspondencia (AC), el mapeo paramétrico (MP), las ordenaciones gaussianas de Gauch, Chase y Whittaker (OGGCW), de Ihm y Van Groenewoud (OGIG) y de Johnson y Goodall (OGJG), el análisis de correspondencia sin tendencia (ACT) y el análisis canónico de correspondencia (ACC). Todas ellas se introducen en el ámbito de la sinecología durante las décadas setenta y ochenta, sea como creaciones originales de los ecólogos o bien importaciones de otros campos.

11.1. Cómo evaluar la eficacia de una ordenación, cuando se conoce la estructura de los datos.

En la figura 11.1 se ilustra el *modus operandi* básico de los experimentos mencionados en el párrafo anterior. El investigador plantea una cierta estructura, sea porque la simula o porque la dilucidó de datos de campo -por ejemplo, con ODPP-; la convierte a una tabla de sitios versus especies y, en función de las abundancias que reporta dicha matriz, ordena las localidades con diversos algoritmos. Luego, compara cuál de ellos brindó el mejor resultado, aquél donde

la ubicación de censos es lo más parecido posible a su disposición en la abscisa de la coenoclina original. La figura indica dos ordenamientos hipotéticos, X y Y; el primero respeta el arreglo inicial, el segundo lo desfigura, pues altera las relaciones de distancia entre sitios e invierte la secuencia en un tramo.



Claro está, el ejemplo recién expuesto es muy sencillo: evaluar los métodos X y Y no tiene problema y se puede hacer mediante la simple inspección visual. Sin embargo, cuando el esquema control es complicado (más de un gradiente, diferentes tipos de curvas de respuesta, etcétera), semejante juicio intuitivo resulta inoperante. Es menester desarrollar estadísticos de desempeño que expresen alguna magnitud de cuán parecida es la salida respecto a la entrada; a continuación describimos los que se instrumentaron entre 1970 y 1992:

1) PVE.- el porcentaje de variabilidad explicada por los ejes del ordenamiento. Tratándose de componentes principales y demás métodos eigenvectoriales, PVE adopta la siguiente forma:

$$\frac{(\lambda_1 + \lambda_2 + \dots + \lambda_k)}{\sum_{i=1}^n \lambda_i} \times 100,$$

donde λ_i es el eigenvalor del i -ésimo componente o eje. Existe un total de n componentes y la ordenación se construye con los k primeros. Además, sucede que: $\lambda_1 \geq \lambda_2 \geq \dots \geq \lambda_k \geq \dots \geq \lambda_n$. En consecuencia, al incrementarse la proporción, mejor es el arreglo final.

Ahora supóngase que la técnica empleada no es eigenvectorial y, por tanto, no se calculan raíces características. De cualquier manera, es posible obtener un valor de PVE con base en las distancias entre los objetos bajo estudio:

$$100 \times \frac{\sum_{k=1}^m \sum_{h=1}^m d_{hk}^2}{\sum_{k=1}^m \sum_{h=1}^m d_{hk}^2}, \text{ tal que: } \begin{cases} d_{hk}^2 = \sum_{g=1}^l (f_{hg} - f_{kg})^2 \\ \text{y} \\ d_{hk}^2 = \sum_{j=1}^n (a_{hj} - a_{kj})^2 \end{cases}$$

En este caso, d_{hk}^2 es la separación cuadrada entre los sitios h y k , según sus composiciones florísticas (a_{hj} y a_{kj} son, respectivamente, las abundancias de la especie j en esos dos parajes) y d_{hk}^2 es la distancia cuadrada entre h y k , pero en el diagrama de ordenamiento (que consta de l ejes; f_{hg} y f_{kg} son las coordenadas de h y k en el eje g). Tal modalidad de PVE aparece con frecuencia en la literatura, sobre todo cuando se alude a procedimientos polares donde suele suceder que d_{hk}^2 y d_{hk}^2 guardan una relación lineal. Pero hay técnicas -por ejemplo, EDNM, MP y las ordenaciones gaussianas- donde las configuraciones finales se normalizan, o bien producirlas no exige plantear una relación particular entre d_{hk}^2 y d_{hk}^2 . Aquí puede ser necesario ubicar ambas separaciones en una misma escala para que la ecuación de arriba tenga sentido.

PVE fue uno de los primeros estadísticos empleados con el fin de comparar métodos ordenadores. Ya mencionamos en el capítulo 9 que uno de los primeros trabajos con ese cariz fue el de Austin y Orloci (1966), donde los autores

juzgaron la eficacia de tres algoritmos -CP, BC y OC- con base en la variabilidad explicada.

2) r .- la correlación de Pearson entre las coordenadas simuladas y las del ordenamiento. Se ha usado cuando el modelo de continuo está pautado sólo por una dirección de cambio ecológico.

3) CK.- el coeficiente de correlación de rangos de Kendall. Igualmente, CK se emplea cuando las especies responden a sólo una trayectoria ambiental. Consiste en calcular r entre los órdenes de rango de los objetos en el gradiente ya conocido *a priori* y en el eje de ordenación. Supóngase que el investigador estipula cinco localidades cuyas posiciones en la abscisa de la coenoclina son x_1, x_2, x_3, x_4, x_5 de modo que: $x_1 < x_2 < x_3 < x_4 < x_5$. Por tanto, al sitio 1 se le confiere el valor 1, al dos el número 2, etcétera. Ahora se ordenan las localidades, según sus atributos (por lo regular las especies allí presentes con determinadas abundancias) y se obtienen las coordenadas h_1, h_2, h_3, h_4, h_5 , pero en esta secuencia el orden de menor a mayor es: $h_2 < h_1 < h_3 < h_4 < h_5$. En resumen, tenemos lo siguiente:

	orden de localidades				
	sitio 1	sitio 2	sitio 3	sitio 4	sitio 5
coenoclina	1	2	3	4	5
ordenación	2	1	3	4	5

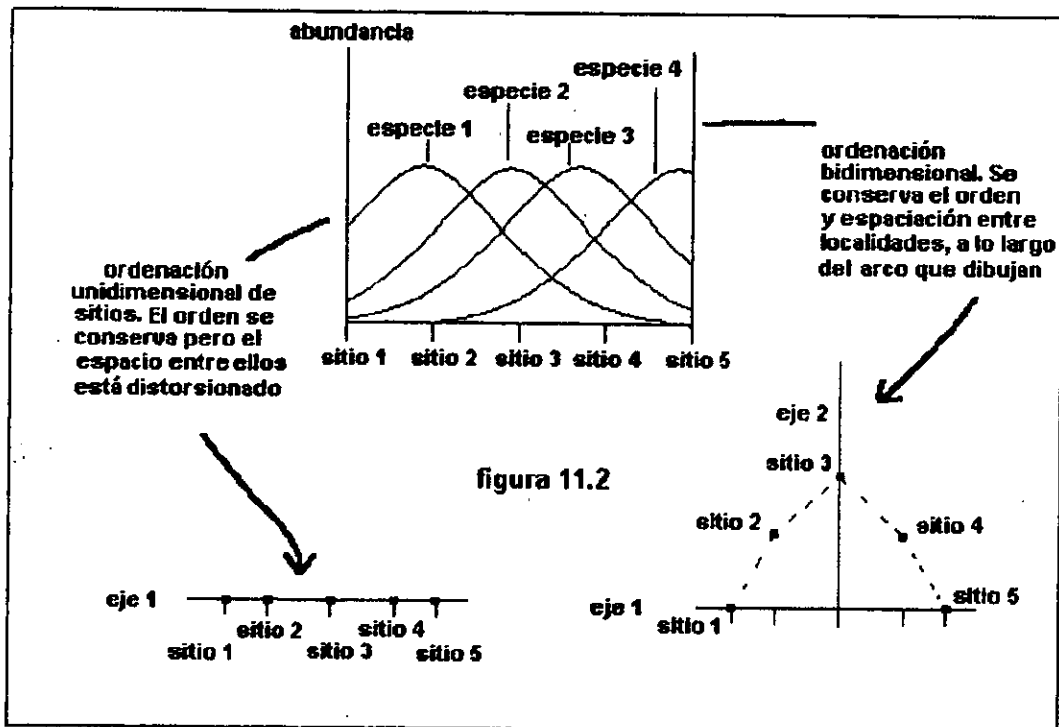
Para este ejemplo, $CK = r \left(\begin{bmatrix} 1 \\ 2 \\ 3 \\ 4 \\ 5 \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} 2 \\ 1 \\ 3 \\ 4 \\ 5 \end{bmatrix} \right)$.

4) R^2 .- el cuadrado de la correlación múltiple entre las coordenadas de los sitios en el continuo simulado y sus coordenadas en el diagrama de ordenación:

$$R^2 = \frac{1}{k} \sum_{p=1}^k \sum_{q=1}^k r_{pq}^2$$

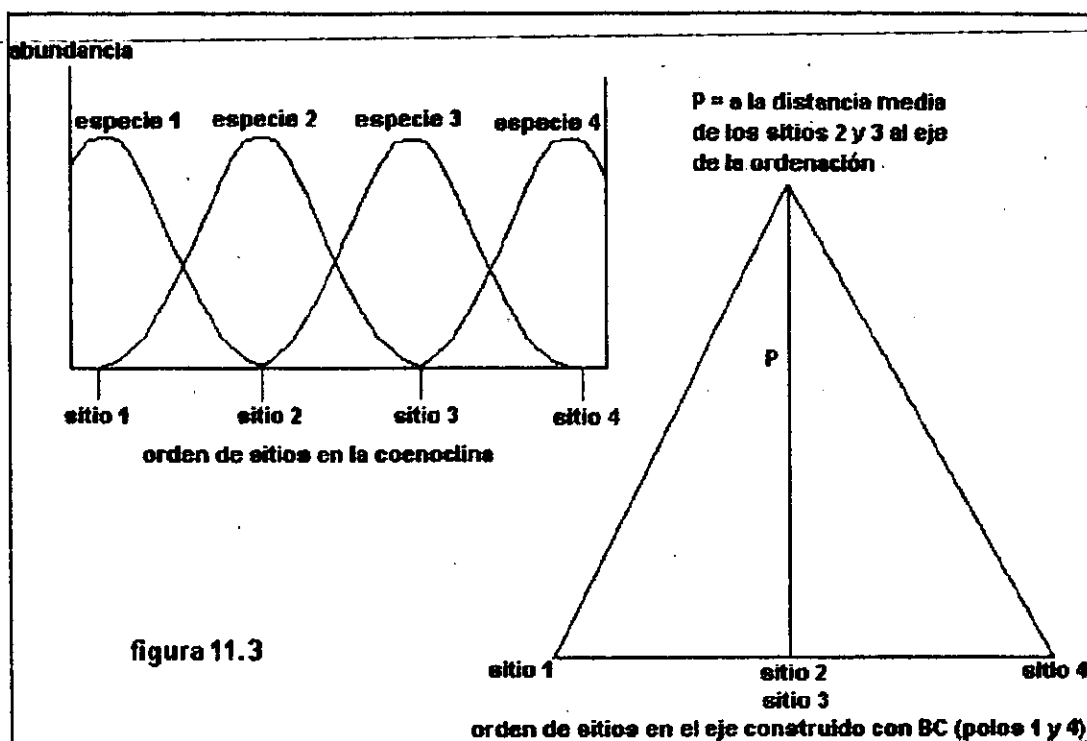
donde r_{pq} es la correlación entre las posiciones en el gradiente p y el eje ordenado q . Si acaso son dos las trayectorias simuladas y, en consecuencia, se producen dos ejes de ordenamiento, entonces:

$$R^2 = \frac{[(r_{11}^2 + r_{12}^2) + (r_{21}^2 + r_{22}^2)]}{2}$$



5) P .- distancia promedio de los censos al primer eje de ordenación. P se ha utilizado para evaluar la reproducción de simulaciones compuestas de sólo un gradiente (coenoclinas), sobre todo en ensayos donde las técnicas a probar son componentes principales y el método Bray-Curtis. Sin embargo, no guarda exactamente el mismo significado en ambos casos. Cuando el ordenamiento se efectúa con CP, la idea es producir un diagrama bi o tri dimensional y luego calcular la distancia media a la abscisa. Puesto que el control -la coenoclina- sólo consta de un eje de sitios, es de esperar que P acuse un valor bajo. Si no es así, entonces CP ha distorsionado el arreglo original de tal suerte que sólo lo recupera

en un diagrama de mayor dimensionalidad. Semejante deformación se conoce como "efecto herradura", y se ilustra en la figura 11.2 (ver también el capítulo 12).



En lo tocante a BC y otras ordenaciones polares, conviene recordar que la fórmula básica para posicionar censos es:

$$h_{i1} = \frac{\text{dis}(w,v)^2 + \text{dis}(w,i)^2 - \text{dis}(v,i)^2}{2\text{dis}(w,v)},$$

donde h_{i1} es la coordenada del sitio i en el eje 1, y los polos que definen a éste son las localidades w y v ; el argumento *dis* se refiere ya sea a disimilitud o distancia, según el coeficiente que privilegie el investigador. Por tanto, la distancia de i a dicho eje es:

$$\text{distancia de } i \text{ a eje 1} = \text{dis}(w,i)^2 - h_{i1}^2.$$

Aquí, tal separación no depende de coordenadas en dimensiones subsecuentes, como sucede en el caso de componentes principales. ¿Qué tipo de anomalía

pone de relieve un valor elevado de P cuando se emplea el método Bray-Curtis? A grandes rasgos, las posiciones de los sitios se desplazan hacia un punto central. En la figura 11.3 se ejemplifica la razón de esto último.

En la coenocline de 11.3, las localidades no tienen especies en común. Si tomamos los censos 1 y 4 como referentes y construimos una barra de posiciones con la técnica BC tenemos que:

$$h_{21} = \frac{\text{dis}(1,4)^2 + \text{dis}(1,2)^2 - \text{dis}(4,2)^2}{2\text{dis}(1,4)} = \frac{\text{dis}(1,4)^2 + \text{dis}(1,3)^2 - \text{dis}(4,3)^2}{2\text{dis}(1,4)} = h_{31}.$$

El hecho de que la coordenada del sitio 2 sea la misma que la del 3 se debe a que ambos no comparten taxa con los polos. Más aún, la disimilitud entre cualquier pareja de estas cuatro unidades es un tope superior z , siempre y cuando el índice de desemejanza empleado esté acotado por un valor máximo y uno mínimo, como sucede con el de Czekanowski. Por tanto:

$$h_{21} = h_{31} = \frac{z^2 + z^2 - z^2}{2z} = \frac{1}{2}z,$$

y

$$P = \frac{\sqrt{\text{dis}(1,2)^2 - x_{21}^2} + \sqrt{\text{dis}(1,3)^2 - x_{31}^2}}{2} = \sqrt{z^2 - \frac{1}{4}z^2} = \frac{\sqrt{3}}{2}z.$$

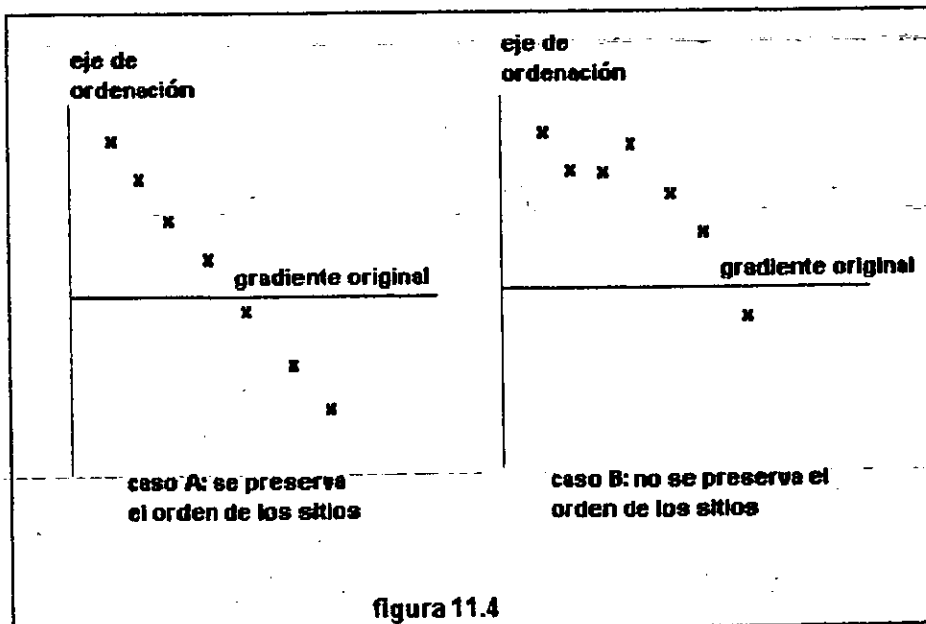
En consecuencia, P también presenta un límite superior y cuando acusa valores cercanos a él, las localidades se concentran todas en la posición central del ordenamiento.

6) VE.- variabilidad espuria. Este coeficiente se ha empleado para métodos donde el usuario estipula *a priori* la dimensionalidad del diagrama final, y donde la solución \mathfrak{R}^h -en un espacio de h ejes- no es una proyección de la salida \mathfrak{R}^{h+1} . Tales atributos son típicos de las técnicas incluidas en el capítulo 4, a saber: el escalamiento multidimensional no métrico (EDNM) y el mapeo paramétrico (MP). La fórmula de VE es:

$$\frac{\lambda_{h+1}}{\lambda_h}$$

donde λ_h es el eigenvalor del h -ésimo eje del diagrama. Imagínese que uno simula un continuo vegetacional, determinado por h gradientes; es de esperar que un ordenamiento con la misma cantidad de direcciones contenga toda la variación en los datos. Si acaso se experimenta con un resultado \mathfrak{R}^{h+1} , entonces la variabilidad que explica la línea adicional debe ser pequeña; lo ideal sería que fuera 0. Por tanto, VE es un dispositivo para revelar si el método ordenador genera información espuria. Puesto que se trata de una proporción entre eigenvalores, con frecuencia es menester rotar la configuración producida a sus componentes principales para despejar esas raíces características.

7) GRAF.- gráficas de coordenadas-simulación versus coordenadas-ordenación. Si la vegetación artificial está pautada por una secuencia unidimensional de ambientes, las fallas del ordenamiento son fáciles de vislumbrar al graficar las posiciones de los sitios en ese eje contra sus ubicaciones en el gradiente simulado. Si acaso los puntos no dibujan una tendencia monótonica -sea creciente o decreciente- entonces ha sido trastocada la secuencia control. La figura 11.4 muestra dos situaciones: una donde la ordenación recupera el orden original y otra donde no es así.



8) DMPS.- el desplazamiento promedio de las posiciones de los sitios. Es factible aplicar DMPS cuando la simulación consta de una sólo trayectoria ambiental. Para equiparar las dos series -la original y la generada con el ordenamiento- es menester ajustar ambas a una escala de 0 a 100. Por tanto,

$$DMPS = \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m \left| \frac{100(x_i - x_1)}{x_m - x_1} - \frac{100(h_i - h_{f_1})}{h_{f_m} - h_{f_1}} \right|,$$

donde: x_i es la posición del censo i en el gradiente simulado que corre desde x_1 hasta x_m ; h_i es la coordenada del paraje i en el eje de ordenación, allí la serie de ubicaciones está en el orden $h_{f_1}, h_{f_2}, \dots, h_{f_m}$, de modo que f_1, f_2, \dots, f_m es una permutación de $1, 2, \dots, m$, pues el lugar que ocupa un sitio en la secuencia puede cambiar al pasar del gradiente simulado al arreglo que brinda el método ordenador particular. Por supuesto, entre menor sea DMPS, más parecidas son la entrada y salida.

9) DED.- desviación estándar de desplazamientos. La fórmula para calcular DED es:

$$DED = \sqrt{\frac{1}{m} \sum_{i=1}^m \left(\frac{100(x_i - x_1)}{x_m - x_1} - \frac{100(h_i - h_{f_1})}{h_{f_m} - h_{f_1}} \right)^2}.$$

El significado de subíndices y letras es igual que en DMPS.

10) NMTA.- número mínimo de transposiciones adyacentes para recuperar el orden de rango original. Por ejemplo, supóngase que tenemos 10 sitios y en el gradiente siguen la secuencia 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, pero en el ordenamiento ésta queda como 1, 2, 4, 3, 5, 6, 8, 7, 9, 10. Es menester anteponer el 3 al 4 y el 7 al 8 para recuperar el orden, por tanto hay que efectuar dos trasposiciones adyacentes.

11) EAP.- estadístico del análisis de Procrustes. Antes de pormenizar este índice, conviene explicar qué es el análisis de Procrustes (AP). Se trata de un

procedimiento para comparar dos configuraciones k -dimensionales. Su nombre hace honor al bandido mítico de Ática, quien acostaba a sus víctimas sobre un lecho de hierro y les cortaba las piernas si éstas sobresalían o, en caso contrario, estiraba sus cuerpos hasta que alcanzasen la misma longitud de la cama. El apelativo resulta muy adecuado, pues AP comprime o expande y luego rota las constelaciones hasta que empaten en el mayor grado posible. La ecuación básica de la técnica es:

$$\begin{bmatrix} x_{11} & x_{12} & \dots & x_{1k} \\ x_{21} & x_{22} & \dots & x_{2k} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ x_{m1} & x_{m2} & \dots & x_{mk} \end{bmatrix} = c \begin{bmatrix} \hat{h}_{11} & \hat{h}_{12} & \dots & \hat{h}_{1k} \\ \hat{h}_{21} & \hat{h}_{22} & \dots & \hat{h}_{2k} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \hat{h}_{m1} & \hat{h}_{m2} & \dots & \hat{h}_{mk} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} t_{11} & t_{12} & \dots & t_{1k} \\ t_{21} & t_{22} & \dots & t_{2k} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ t_{k1} & t_{k2} & \dots & t_{kk} \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 1 \\ 1 \\ \dots \\ 1 \end{bmatrix} \times [y_1 \quad y_2 \quad \dots \quad y_m] + \begin{bmatrix} l_{11} & l_{12} & \dots & l_{1k} \\ l_{21} & l_{22} & \dots & l_{2k} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ l_{m1} & l_{m2} & \dots & l_{mk} \end{bmatrix}$$

o bien, de manera sintética: $X = c\hat{h}T + 1y^T + L$. Las matrices X y \hat{h} representan las configuraciones a comparar, por tanto, x_{ij} es la coordenada del sitio i en el gradiente simulado j ; \hat{h}_{ij} es la posición de esa localidad en el j -ésimo eje de ordenación. T es un arreglo cuadrado que produce una rotación ortogonal de \hat{h} , y c se denomina escalar de dilatación; en otras palabras expande o reduce la escala de los ejes de \hat{h} . La suma $c\hat{h}T + 1y^T$ opera una traslación del origen de \hat{h} para que coincida con el de la configuración X . Finalmente, L es la matriz de residuos. Así, el análisis de Procrustes despeja c , T , y para que la suma de residuos cuadrados sea mínima. No vamos a entrar en los detalles de estos cálculos, para ello consúltense Schönemann y Carroll (1970), los creadores de AP. Solamente destacaremos que el estadístico empleado para indicar cuán "acoplables" son X y \hat{h} es:

$$EAP = \sqrt{\frac{1}{m} \left(\sum_{i=1}^m l_{i1}^2 + \sum_{i=1}^m l_{i2}^2 + \dots + \sum_{i=1}^m l_{ik}^2 \right)} = \sqrt{\frac{1}{m} \sum_{j=1}^k \sum_{i=1}^m l_{ij}^2} = \sqrt{\frac{1}{m} \text{traza de } L^T L}$$

Dicho índice es una generalización multidimensional de DED (Fasham, 1977). En lo tocante al término traza, éste se refiere a la suma de elementos que figuran en la diagonal principal de una matriz cuadrada.

11.2. El experimento de Swan (1970)

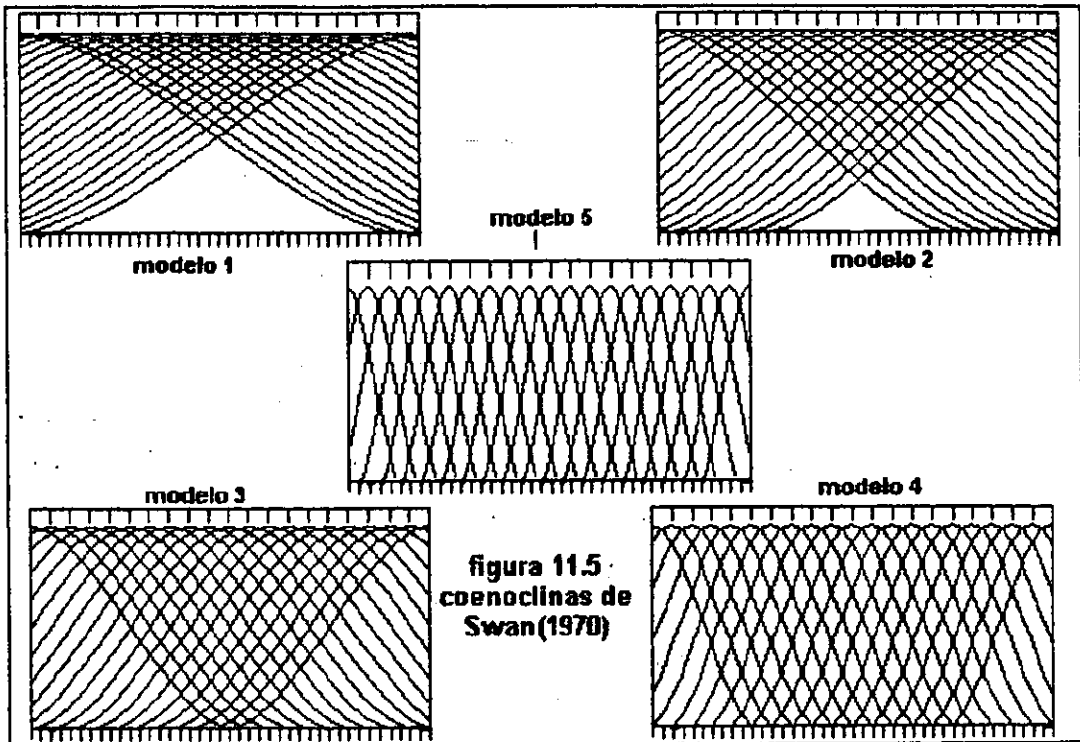
Si en la historia de la ordenación se puede hablar de artículos decisivos - trabajos que sentaron las bases para futuras investigaciones- sin duda el de Swan (1970) constituyó un parteaguas. Este autor simuló cinco continuos muy sencillos, con distinto grado de solapamiento entre especies en cada ensayo; de ahí construyó cinco matrices de sitios versus taxa, y luego realizó cinco ordenaciones de localidades con el algoritmo que diseñó junto con Dix y Wehrhan (SDW), ya reseñado en el capítulo 2.

Las coenoclinas de Swan tenía los siguientes atributos en común: todos los "organismos" acusaban curvas poblacionales normales, con el mismo valor máximo, el mismo grado de dispersión y la misma distancia entre picos vecinos; sin embargo, en los extremos las campanas quedaba truncadas, ya que se interrumpía el gradiente, y entonces dibujaban respuestas semejantes a una S. Las abundancias de las 21 especies estipuladas oscilaban entre los valores de 0 y 100; el número de localidades fue 41, las cuales se dispusieron a intervalos regulares. La separación entre dos modas consecutivas equivalía a dos veces la distancia entre sitios contiguos.

Los cinco modelos se diferenciaban entre sí por la dispersión de sus respuestas. En todos ellos, el gradiente fue el mismo, con una longitud estándar que designaremos como x . En el prototipo 1, las curvas poblacionales se diseñaron de modo que la media campana abarcaba un rango de x ; en las cuatro simulaciones siguientes, tal extensión se redujo $3x/4$, $x/2$, $x/4$ y $x/8$ respectivamente. Los modelos se ilustran en las figura 11.5.

Por supuesto, son esquemas simplistas inspirados en los trabajos que Whittaker y los ecólogos de la escuela Wisconsin realizaron durante los cincuenta y sesenta. Se les ha llamado "modelos de empaquetamiento de especies" (*species packing models*, ter Braak, 1995) o "continuos con partición equitativa" (Austin, 1985), pues suponen que la competencia interespecifica ha devenido en un reparto igualitario del gradiente. Resulta notorio que aumenta la tasa de recambio florístico -la diversidad beta- al pasar del modelo 1 al 2, de ésta al 3, etcétera. En el primero, todos los sitios albergan los mismos taxa (aunque en

cantidades distintas), a partir del segundo diagrama esto ya no sucede: las diferencias de composición entre parajes vecinos son más acusadas conforme más estrechas sean las curvas. Por su parte, la riqueza de especies promedio por unidad de muestreo -la diversidad alfa media- tiende a disminuir del arreglo 1 al 5.



Ahora bien, cuando Swan sometió los cinco escenarios a la ordenación SDW, hubo una creciente distorsión del gradiente original. Con el modelo 1, SDW recuperó la secuencia de sitios, pero en los extremos comprimió las distancias entre localidades vecinas; al tratar la segunda coenoclina, dicha compactación fue más acentuada; con la tercera ocurrieron inversiones de orden en los polos y esta tendencia empeoró con los modelos 4 y 5, hasta el grado de alterar toda la secuencia de localidades, no solamente sus tramos iniciales y finales. El autor llevó los ordenamientos hasta tres dimensiones y evaluó sus eficacias con el estadístico PVE; los resultados se muestran en el cuadro 11.1. Dada la existencia de sólo un gradiente para los datos de entrada, era de suponer que una solución unidimensional sería idónea. Sin embargo, no fue así; en todos los casos SDW relegó información a ejes subsecuentes. Todavía hasta el modelo 3, la mayor parte de la variabilidad se ubica en el primero, pero ya para el modelo

5 los tres ejes reportan casi el mismo nivel de PVE, y en conjunto explican sólo una tercera parte de la variación total.

Cuadro 11.1					
modelo	PVE eje1	PVE eje2	PVE eje3	$\sum_{i=1}^3 \text{PVE eje } i$	% $a_{ij} > 0$
1	84.6	15.3	0.1	100	99.8
2	81.0	18.5	0.2	100	91.6
3	68.3	27.0	2.8	98	71.9
4	32.7	22.2	16.1	71	40.8
5	13.2	13.1	10.9	37	20.6

El cuadro 11.1 pone de relieve un efecto herradura que se agudiza al pasar del modelo 1 al 5, y esto tiene que ver con la creciente diversidad beta y la mayor cantidad de valores 0 en las matrices de datos (en la última columna del cuadro, % $a_{ij} > 0$ se refiere al porcentaje de abundancias mayores a cero). La figura 11.6 ilustra dicho efecto.

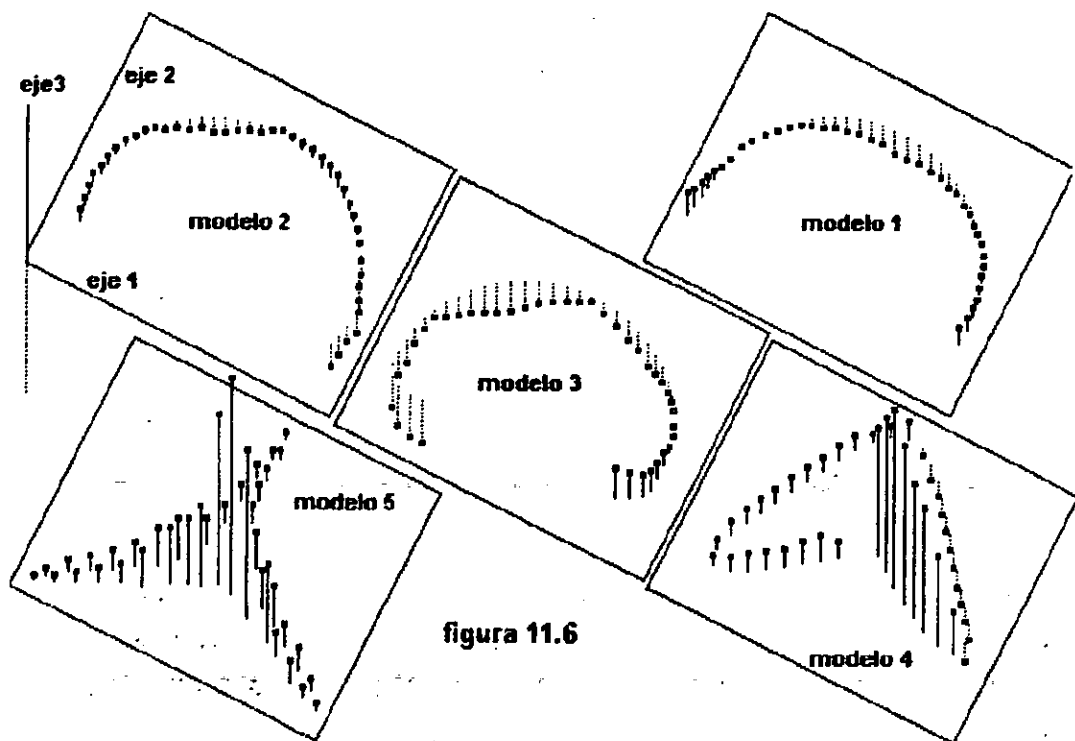


figura 11.6

De la figura 11.6 y el cuadro 11.1 se desprende una serie de implicaciones importantes para la técnica SDW. Recupera el gradiente original, pero lo hace en

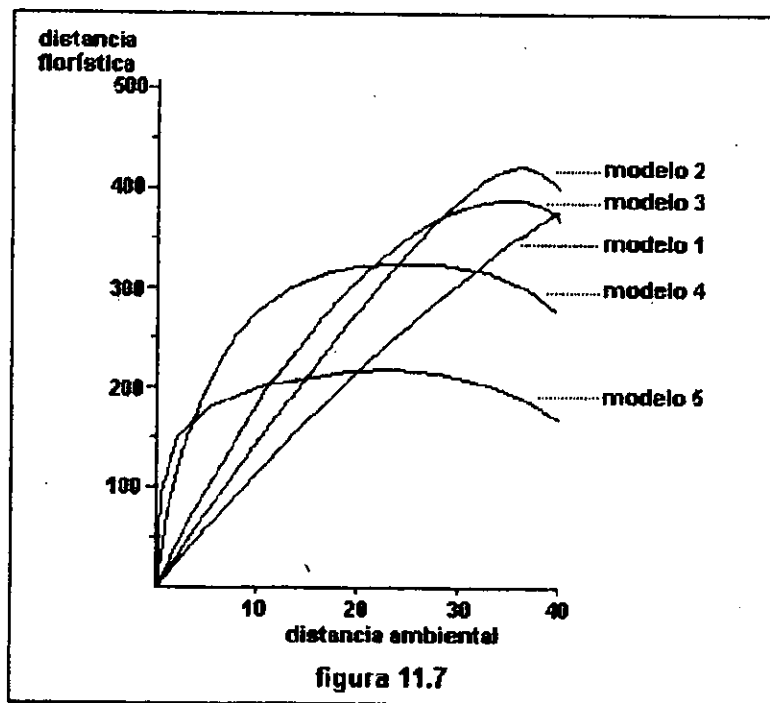
p dimensiones y ese valor p depende de la diversidad beta de dicha gradación. Podríamos argumentar que esto no es un gran escollo: basta tomar al arco dibujado en ese espacio \mathcal{R}^p por sus extremos, estirarlo hasta formar un recta y así restituir el patrón de sitios. Proceder así es factible si uno sabe de antemano cómo es el continuo vegetacional subyacente a los datos, cosa que Swan sabía pues él mismo lo diseñó; pero en un estudio de campo real, el ecólogo no conoce *a priori* tal información. Al contrario, su objetivo es descubrir esa estructura soterrada. Imagínese una vegetación semejante al modelo 4: si el investigador no sabe que así se comporta, pero allí ejecuta un muestreo y luego somete la tabla de censos versus especies a una ordenación SDW, supondrá que existen tres ejes ambientales importantes -los cuales explican el 71% de la variación florística local- cuando en realidad sólo hay uno.

Cuadro 11.2	
distancia composicional promedio	separación en unidades de gradiente
$\frac{1}{40} \left[\sum_{j=1}^{21} \sqrt{(a_{1j} - a_{2j})^2} + \sum_{j=1}^{21} \sqrt{(a_{2j} - a_{3j})^2} + \dots + \sum_{j=1}^{21} \sqrt{(a_{40j} - a_{41j})^2} \right]$	1
$\frac{1}{39} \left[\sum_{j=1}^{21} \sqrt{(a_{1j} - a_{3j})^2} + \sum_{j=1}^{21} \sqrt{(a_{2j} - a_{4j})^2} + \dots + \sum_{j=1}^{21} \sqrt{(a_{39j} - a_{41j})^2} \right]$	2
$\frac{1}{38} \left[\sum_{j=1}^{21} \sqrt{(a_{1j} - a_{4j})^2} + \sum_{j=1}^{21} \sqrt{(a_{2j} - a_{5j})^2} + \dots + \sum_{j=1}^{21} \sqrt{(a_{39j} - a_{41j})^2} \right]$	3
...	...
$\frac{1}{2} \left[\sum_{j=1}^{21} \sqrt{(a_{1j} - a_{40j})^2} + \sum_{j=1}^{21} \sqrt{(a_{2j} - a_{41j})^2} \right]$	39
$\sum_{j=1}^{21} \sqrt{(a_{1j} - a_{41j})^2}$	40

Para cualquier modelo de Swan, a cada pareja de localidades h, k le corresponden dos tipos de distancia: una que denominaremos distancia ambiental, $|h - k|$, la separación existente en la abscisa de la coenoclina, y una distancia composicional o florística, cuya expresión es:

$$\sqrt{\sum_{j=1}^{21} (a_{hj} - a_{kj})^2}$$

ya que todos los escenarios de la figura 11.1 constan de 21 taxa. El autor planteó que el efecto herradura emana de la compleja relación que estas dos medidas de alejamiento guardan entre sí. Para los cinco esquemas de arriba, calculó la distancia florística promedio¹ correspondiente a una determinada diferencia ambiental, tal como se expone en el cuadro 11.2, y luego trazó la dependencia entre ambas.



La figura 11.7 pone de relieve que a mayor diversidad beta, menos lineal es el vínculo entre las dos distancias. Esto no debe extrañar, pues una alta tasa de recambio composicional implica que muchas celdillas de la matriz de datos están ocupadas por valores cero, y cuando la abundancia de una especie llega a cero ya no contribuye información a la distancia florística en censos subsecuentes, no importa cuál sea la separación ambiental entre tales sitios. Por

¹ Swan empleó la distancia florística media pues, tal como están constituidos sus modelos, la separación composicional varía aún si se mantiene constante la diferencia ambiental. Por ejemplo, la distancia florística entre el sitio 1 y 2 es distinta a la que hay entre los parajes 21 y 22. Esto se debe al efecto de corte en los extremos del gradiente, y vale para cualquier continuo simulado de la figura 11.5.

eso, la curva que relaciona ambas lejanías describe una meseta para los modelos 4 y 5.

La ausencia de una especie en un paraje puede deberse a dos procesos fundamentales: o bien el lugar es completamente desfavorable, o bien las condiciones bióticas y abióticas en él sí permiten el desarrollo del organismo en cuestión, pero por alguna contingencia fortuita éste no se ha podido establecer allí. Por consiguiente, razonó Swan, no es descabellado hablar de grados de ausencia, grados que se esconden detrás de un valor cero. Si un taxón presenta una abundancia nula en cierta localidad, pero a la vez está asociado a otras especies que sí figuran allí -es decir, crece en otros sitios donde también lo hacen esas otras especies-, entonces su grado de ausencia es bajo. En cambio, si no hay correlación con las demás, entonces su grado de ausencia es alto.

Con base en este criterio, Swan decidió modificar sus tablas de datos. A grandes rasgos, su procedimiento consiste en lo siguiente:

1) para todo par de especies k, j , calcular:

$$\mathcal{P}_{kj} = 100 \times \frac{\text{número de sitios donde co-ocurren } k \text{ y } j}{\text{número de sitios donde ocurre } j} \text{ y } \mathcal{P}_{jk} = 100 \times \frac{\text{número de sitios donde co-ocurren } k \text{ y } j}{\text{número de sitios donde ocurre } k}$$

2) para cada sitio h , dividir las n especies en N clases, tal que: H_1 es el conjunto de todas las que están presentes en h ; H_2 abarca todas las que están ausentes de h pero están asociadas a los taxa de H_1 ; H_3 es la clase de todas las que están ausentes de h y no están asociadas con las del grupo H_1 , pero sí se correlacionan con las del conjunto H_2 ; y así sucesivamente hasta llegar a H_N , apartado que engloba todas las que están ausentes de h y no están asociadas con las de los grupos $H_1, H_2, \dots, H_{(N-2)}$, pero sí se correlacionan con las del conjunto $H_{(N-1)}$;

3) asignar a toda especie k un nuevo valor de abundancia (a^*_{hk}) en el sitio h , tal que:

i) si $k \in H_1$ entonces: $a^*_{hk} = 100N + a_{hk}$.

ii) si $k \in H_F$ y $F \in \{2, 3, \dots, N-1\}$ entonces:

$$a^*_{hk} = 100(N-F) + \frac{1}{\text{número de elementos en } H_{F-1}} \sum_j \mathcal{P}_{jk},$$

tal que $j \in H_{F-1}$;

iii) si $k \in H_N$ entonces:

$$a^*_{hk} = \frac{1}{\text{número de elementos en } H_{N-1}} \sum_j \mathcal{P}_{jk}, \text{ de modo que } j \in H_{N-1}.$$

El inciso 3.i es bastante claro: la especie k está presente en el sitio h , por tanto pertenece a la clase H_1 , y la abundancia transformada de k en h es la abundancia original más cien veces el número de clases estipuladas en 2. Los apartados 3.ii y 3.iii son un poco más complicados por lo que conviene ilustrar con ejemplos. Supóngase que k no está presente en h pero si co-ocurre en alguna otra localidad con al menos una especie que sí figura en h ; en tal caso k pertenece a la clase H_2 y la abundancia transformada de k en h es el valor promedio del índice \mathcal{P}_{jk} -de modo que j si está presente en h - más $100(N-2)$. Si acaso k pertenece a la N -ésima clase, entonces su abundancia transformada es el promedio de \mathcal{P}_{jk} , donde j pertenece a la clase $N-1$. En resumen, lo que se hace es ubicar los taxa en una escala de 0 a $100N$.

Con estas modificaciones Swan volvió a ejecutar SDW: el efecto herradura aún persistió, pero menos notorio; la secuencia original de sitios se recuperó en el primer eje del ordenamiento, para todos los modelos, aunque la espaciación entre localidades sí se vió afectada. Como era de esperarse, la relación entre distancia florística y ambiental tuvo un comportamiento más parecido a una línea, en todas los escenarios.

Ese mismo año, Austin y Noy-Meir (1970) utilizaron las coenoclinas artificiales de Swan con el fin de evaluar el desempeño de componentes principales. Dicha técnica produjo casi las mismas distorsiones que SDW, lo cual era de suponerse dadas las similitudes entre ambos algoritmos.

11.3. Ordenaciones y continuos vegetacionales gaussianos.

El experimento de Swan se fincó en modelos donde las especies respondían a sólo una trayectoria ambiental. Si acaso la vegetación estuviese influida por dos gradientes, el arreglo de localidades no sería una clina sino un plano. Éste fue el prototipo que construyeron Austin y Noy-Meir (1971) para seguir explorando las limitaciones de componentes principales. Presentaron dos esquemas básicos, a saber:

Modelo 1

Dispusieron treinta puntos -representativos de localidades- en una retícula de 5 x 6, de modo que las distancias entre sitios vecinos -en dirección horizontal o vertical- eran constantes. Cada censo, además, coincidía con el óptimo de una especie; por consiguiente, fueron treinta los taxos considerados por los autores. La función que describía sus superficies de respuesta fue:

$$Y = Y_0 e^{-\frac{d^2}{k}}$$

Donde Y_0 es igual a la abundancia óptima de la especie en cuestión, y d se refiere a la distancia desde cualquier posición en el plano al punto modal del taxón particular (el punto modal es la proyección del óptimo al coenoplaño). En todos los casos, Y_0 se fijó en 100. Por consiguiente, las distribuciones tenían todas la misma forma: eran "dómos" acampanados y simétricos. El parámetro k regula la dispersión de la "cúpula" y, en lo que a él respecta, Austin y Noy-Meir generaron dos variantes de este modelo: una donde todas las superficies presentaban un nivel de k igual a 4, para producir respuestas anchas, y la otra con k igual a 2 para todas las especies y así obtener campanas estrechas. El primer modelo de Austin y Noy-Meir es en esencia una extensión bidimensional de los esquemas de Swan. Ya tomando en consideración todos los treinta sitios y especies, la simulación da la imagen de una cordillera, donde todas las "montañas" tienen la misma altura y están dispuestas de manera uniforme.

Modelo 2

Los autores de nueva cuenta colocaron 30 especies sobre el plano, pero esta vez situaron las modas de manera aleatoria. Además variaron los máximos y las dispersiones: al azar determinaron si una especie x tendría 100, 50 o 25 como valor Y_0 , y 1, 2 o 3 como parámetro k . Las localidades también se plasmaron aleatoriamente, por lo cual dejaron de trazar una retícula rectangular. Resulta más complejo el modelo 2 y sus creadores pensaron que éste era una mejor aproximación a la realidad. La presencia de tres valores distintivos para las Y_0 hace pensar en una vegetación estratificada, elemento ausente en el primer coenoplano. Además, la inclusión de tres niveles para el parámetro k reproduce la idea de que algunos taxa acusan una tolerancia ecológica mayor que otros.

Austin y Noy-Meir sometieron todos los modelos a un análisis de componentes principales del tipo Q, pero lo ejecutaron con cuatro estandarizaciones, a saber:

1) $a^{\circ}_{ij} = a_{ij}$: sin estandarización;

2) $a^{\circ}_{ij} = \frac{a_{ij}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n (a_{ij})^2}}$: relativización por la norma del sitio i ;

3) $a^{\circ}_{ij} = \frac{a_{ij}}{\sum_{j=1}^n \left(\frac{a_{ij}}{(\text{valor máximo de la especie } j)} \right)}$:

doble estandarización secuenciada, primero por el valor máximo de la especie j en toda la tabla de datos y luego por el total del sitio i ;

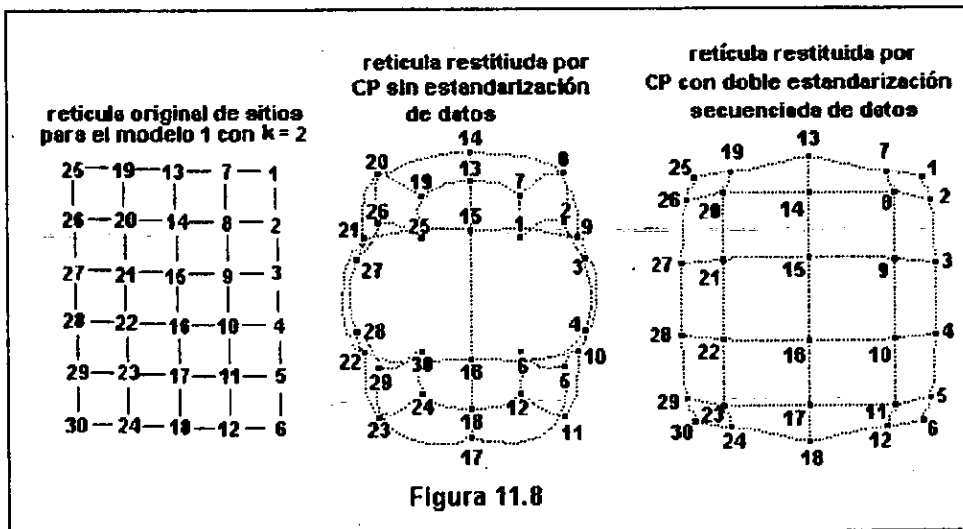
4) $a^{\circ}_{ij} = \frac{a_{ij}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n \sum_{i=1}^m a_{ij}}}$: doble estandarización simultánea.

La idea era determinar cuál de los tratamientos rescataba de mejor manera la estructura de los modelos. Además, en todos los casos centraron los datos para que la media de cada taxón fuera igual a 0, es decir, luego de relativizar aplicaron la siguiente transformación:

$$a^*_{ij} = a^0_{ij} - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m a^0_{ij}$$

La finalidad de esto último era producir un diagrama con el origen en el centroide de la nube de puntos. Los criterios de eficacia se basaron en los siguientes parámetros: el porcentaje de variabilidad explicada (PVE) y la correlación múltiple cuadrada R^2 (ver sección 11.1). En el cuadro 11.3 mostramos los resultados que obtuvieron.

Cuadro 11.3			
	modelo 1; k = 2	modelo 1; k = 4	modelo 2
CPQ sin estandarización	PVE = 26%; R ² = 82%	PVE = 63%; R ² = 90%	PVE = 57%; R ² = 68%
CPQ estandarización 2	PVE = 26%; R ² = 86%	PVE = 65%; R ² = 95%	PVE = 57%; R ² = 80%
CPQ estandarización 3	PVE = 25%; R ² = 98%	PVE = 100%; R ² = 100%	PVE = 59%; R ² = 90%
CPQ estandarización 4	PVE = 25%; R ² = 98%	PVE = 100%; R ² = 100%	PVE = 41%; R ² = 70%



Al examinar el tabulado, resulta que los dos estadísticos, PVE y R^2 , guardan poca relación entre sí. Incluso, el segundo fue mucho más sensible a distorsiones que el primero; por ejemplo, en el caso del modelo 1 con $k = 2$, la doble estandarización secuenciada (tercera fila) respetó mucho más la estructura de los datos que el ensayo sin estandarizar, lo cual se refleja en el índice R^2 (98 y 82 % en uno y otro tratamiento). Sin embargo, la variabilidad explicada por la ordenación fue de 25 y 26 %, respectivamente. En la figura

11.9 se muestra la retícula original y los resultados obtenidos con ambas modalidades de CP. La diferencia entre los dos estadísticos tiene implicaciones importantes: por un lado, cuestiona los criterios de Austin y Orloci (1966) para evaluar la eficacia de un algoritmo (ver capítulo 9). Pero más importante aún, pone de relieve que si un eje de ordenación acusa un bajo nivel de PVE, de cualquier manera puede ser ecológicamente significativo.

Cuadro 11.4. Coeficientes de desemejanza entre localidades para la ordenación BC, usados por Gauch y Whittaker (1972b).

Notación: SR% = porcentaje de similitud de un sitio consigo mismo (para $F = 0$, SR% = 100) p_h = número de especies presentes en el sitio h ; p_k = número de especies en es sitio k ; p_{hk} = número de especies comunes a h y k ; a_{kj} = la abundancia de la especie j en el sitio k ; a_{hj} = la abundancia de la especie j en el objeto h ; r = total de especies.

$SR\% = \frac{200p_{hk}}{p_h + p_k}$ Porcentaje de disimilitud con base en el índice de Sørensen	$SR\% = \frac{200 \sum_{j=1}^r \min(a_{hj}, a_{kj})}{\sum_{j=1}^r a_{hj} + \sum_{j=1}^r a_{kj}}$ El porcentaje de disimilitud con base en el índice de Czekanowski.	$\sqrt{\sum_{j=1}^r (a_{hj} - a_{kj})^2}$ Distancia euclídea
--	---	--

Con sus programas para simular coenoclinas (ver el capítulo 10, sección 10.1), Gauch y Whittaker (1972b) pusieron a prueba los métodos BC y CP en tres escenarios de diversidad beta² (2.22, 4.44 y 8.88 cambios medios), cada uno con tres niveles de ruido (0, 0.25 y 0.50 F). Además, en lo tocante a BC, el experimento se ejecutó con tres diferentes índices de proximidad entre localidades, los cuales se muestran en el cuadro 11.4. En total, se llevaron a cabo 36 pruebas; la eficacia se midió en términos de los coeficientes r y P . A fin de cuentas, el experimento mostró que todos los algoritmos examinados brindan peores resultados a mayor diversidad beta. Sin embargo, en términos generales la jerarquía de desempeños -de mayor a menor eficiencia- fue: BC con la disimilitud derivada del índice de

² Hill y Gauch (1980) señalaron que si un gradiente acusa entre 3 y 4 cambios medios de diversidad beta, entonces los sitios de la parte inicial no tienen especies en común con los del segmento final. Por lo regular, las gradaciones de hábitats extremos son las más beta diversas. Chang y Gauch (1986) registraron un coenoplano de 10 x 6.5 medios cambios para Nagri, la región más fría, seca y elevada de la planicie tibetana, según dicen los autores. Las dos trayectorias referidas fueron altitud sobre el nivel del mar y humedad. Al respecto, los autores mencionan una cuestión interesante: hasta la fecha en que se publicó su artículo, estos niveles de diversidad beta -para un coenoplano- fueron los más altos que se habían observado con datos de campo.

Czekanowski, BC con el coeficiente de Sorensen, BC con distancia euclídea y finalmente el análisis de componentes principales. Si Orloci (1966) cuestionó la validez de la ordenación Bray-Curtis, este trabajo de Gauch y Whittaker la reivindicó.

Hill (1973) ofertó a la comunidad científica una técnica que bautizó con el nombre de promediación recíproca (PR), cuya virtud es producir ordenaciones simultáneas de especies y censos.³ La comparó con componentes principales usando datos reales (cuadrantes de 10 x 10 cm a lo largo de un transecto, dispuesto en un pastizal sobre suelo arenoso, en el norte de Gales) los cuales perfilaban una clara dirección ambiental. Para determinar la eficacia de los algoritmos, construyó gráficas de coordenadas en el eje de ordenamiento versus posiciones en el gradiente conocido -es decir, empleó el procedimiento GRAF, reseñado en la sección 11.1. PR recuperó la trayectoria en la primera dimensión generada, cosa que no hizo CP, pues éste último alteró la secuencia de localidades. No obstante, Hill llevó su método hasta una segunda línea de referencia y se percató que entre los ejes 1 y 2 existía una relación cuadrática, es decir, los objetos (sitios o especies) dibujaban un arco. Pareciera entonces que PR es susceptible a un arqueamiento similar al que padece CP; sin embargo, si tomamos en cuenta que los dos métodos ofrecieron resultados bien distintos, es de esperar que las causas de ambas distorsiones sean diferentes, que el efecto arco de PR no es igual al efecto herradura de CP. (sobre esto abundaremos en el capítulo 12).

Noy-Meir (1974) introdujo el mapeo paramétrico (MP) de Carrol y Douglas a la sinecología, pues pensaba que no redundaría en efectos de encorvadura, dada la lógica de dicho algoritmo (en el capítulo cuatro se describe en detalle el mapeo paramétrico). Lo evaluó ordenando los datos artificiales que creó Swan (1970) -en particular su cuarto modelo, donde la media campana abarca 1/4 del gradiente- y los producidos por Austin y Noy-Meir (1971) relativos a un coenoplano regular, donde todas las especies alcanzan la misma abundancia modal y es reducido el grado de solapamiento

³ En el capítulo 5 subrayamos la equivalencia entre PR y el método eigenvectorial conocido como análisis de correspondencia. Este último se debe a Benzécri (1969) y es una creación externa a la ecología. La aportación de Hill fue exponerlo en términos de calibraciones sucesivas, en el espíritu de la ordenación directa (ODPP) de Whittaker. Sin embargo, la primera aplicación del análisis de correspondencia a datos de vegetación no es de Hill; ya en 1970 un investigador galo, F. Romane, presentó una ponencia titulada "Une application en écologie végétale de l'analyse factorielle des correspondances" en el 14º Simposio Internacional "Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie". Allí, Romane expuso la conveniencia del método de Benzécri para relacionar composiciones florísticas y ambientes (ver van der Maarel, 1971).

entre respuestas (se trata del modelo 1 de Austin y Noy-Meir, con $k = 2$). Recuérdese que el usuario de MP debe estipular, *a priori*, el número de dimensiones que desea obtener. Por otro lado, el *quid* del método es reducir - mediante aproximaciones sucesivas- una medida de maldad de ajuste, κ :

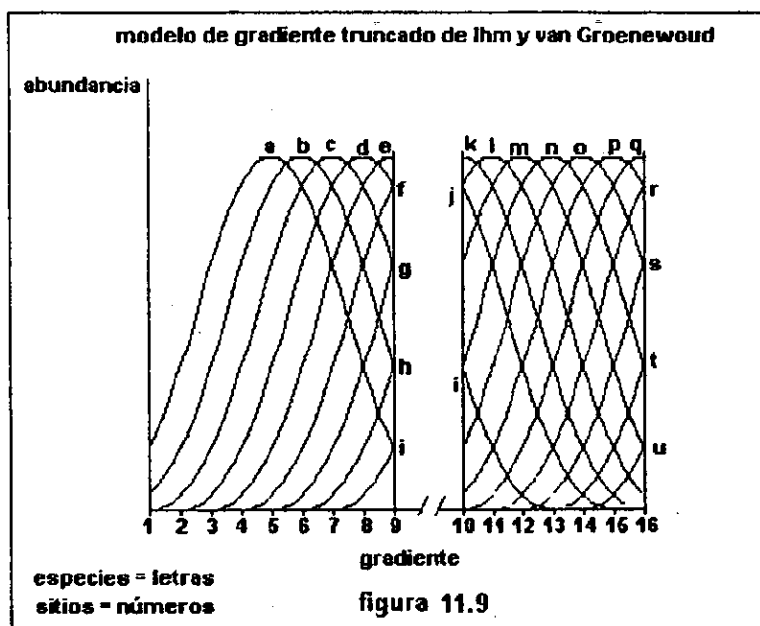
$$\kappa = \frac{\sum_{h \neq k} \frac{(\text{dis}(s_h, s_k))^a}{(d(x_h, x_k))^b}}{\left[\sum_{h \neq k} (d(x_h, x_k))^c \right]^{\frac{-b}{c}}}$$

donde los exponentes a , b y c deben satisfacer la ecuación $b + c - a = 0$. Dada estas circunstancias, Noy-Meir determinó el desempeño de MP con base en el cociente VE, la variabilidad espuria. Lo que quiso poner de relieve es si acaso el mapeo paramétrico no genera ejes ilegítimos. Para ello, las constelaciones producidas con el algoritmo se rotaron a sus componentes principales y se obtuvieron los eigenvalores correspondientes. Esto implica que para el modelo de un solo gradiente, Noy-Meir produjo diagramas uni y bidimensionales con MP. En lo tocante al coenoplano, produjo gráficas con dos y tres líneas de coordenadas.

Al fijar los exponentes de κ en $a = 1$, $b = 2$ y $c = -1$, la solución \mathcal{R}^1 reprodujo el orden y la espaciación de sitios, en el caso de la coenoclina de Swan. Sin embargo, cuando se estipuló una salida bidimensional, la proporción λ_2/λ_1 fue de 0.62, un valor demasiado elevado como para que la estructura de esa vegetación simulada se hubiese podido inferir sin conocerla de antemano. En el caso del continuo de dos gradientes, el producto de MP recuperó la retícula original de localidades, pero con cierta distorsión y, además, λ_3/λ_2 ascendió a 0.66. Noy-Meir volvió a correr el algoritmo, pero con $a = 4$, $b = 8$ y $c = -4$. Hubo una mejora notoria: la disposición de localidades se rescató sin deformación y la razón λ_3/λ_2 fue 0.33. De cualquier manera, el mapeo paramétrico presenta grandes dificultades, a pesar de su atractivo teórico (vincular el ordenamiento con el espacio columna de la matriz de datos mediante una función continua; ver capítulo 4). Es muy complicado y no ofrece dispositivos claros para saber si ya se ha alcanzado una solución satisfactoria.

Gauch, Chase y Whittaker (1974) diseñaron el método de ordenación gaussiana que, en el capítulo 6, bautizamos con las siglas OGGCW. Lo pusieron a prueba con varias coenoclinas ficticias, confeccionadas con el

programa CEP-1 de Gauch y Whittaker (1972a), y contrastaron su rendimiento con el de BC y el de CP. El artículo es poco explícito en cuanto a los detalles de la simulación (diversidades beta, posicionamiento de las localidades, etcétera); de cualquier manera señala que OGGCW fue más eficiente que CP y BC, aunque en lo tocante a tiempo de cómputo invertido, resultó ser más costoso que cualquiera de los dos últimos procedimientos. Agregan que a diferencia de los otros métodos, la ordenación gaussiana es insensible a altas tasas de recambio composicional.



Ihm y van Groenewoud (1975) evaluaron su propuesta de ordenamiento gaussiano (OGIG en el capítulo 6) respecto a cinco continuos artificiales de un sólo gradiente, similares a los fabricados por Swan, en cuanto que todas las curvas presentaban las mismas abundancias modales y las mismas dispersiones, así como modas espaciadas de manera uniforme. Ahora bien, uno de esos arreglos presentaba un aspecto *sui generis* con el cual no se había experimentado antes. Se trataba de 16 sitios por 21 especies, pero los autores incluyeron un factor adicional: el gradiente se encontraba interrumpido entre el sitio 9 y 10, de modo que sólo una especie figuraba en ambos lados del hiato, y ninguna de ellas dibujaba una campana completa (ver figura 11.9). Resulta un tanto difícil vislumbrar a qué tipo de situación real pudiera corresponder este escenario. Salta a la vista que se trata de un muestreo donde una parte importante del trayecto hábitat simplemente no se censó. Semejante contingencia podría corresponder a un gradiente topográfico de

ambiental siguiera su trayectoria, pero a un valor muy distinto al que había del lado opuesto de la intrusión.

Los autores evaluaron la eficacia de OGIG con el dispositivo GRAF, mencionado en la sección 11.1. La técnica recuperó satisfactoriamente el orden de sitios, en la mayoría de los ensayos. Pero tratándose del escenario plasmado en la figura 11.9, la ordenación ubicó las localidades en el vecindario de dos puntos muy separados entre sí: los censos 1 a 9 se posicionaron en derredor a un valor positivo, y los parajes 10 a 16 en torno a uno negativo.

Fasham (1977) produjo coenoclinas y coenoplanos con los programas de Cornell. Respecto a las primeras, dispuso 50 sitios a intervalos regulares y estableció 65 especies. Con base en este cimiento, jugó con cuatro diversidades beta, a saber: 2.25, 4.5, 9 y 22 cambios medios. De los 65 taxa, Fasham estipuló que entre 10 y 20% fuesen dominantes, es decir, alcanzasen valores máximos superiores al resto, pero no necesariamente iguales entre sí. La distribución de modas y dispersiones fue acorde a los postulados de Gauch y Whittaker (1972a) Luego, Fasham generó tres coenoplanos, en los cuales figuraban 40 sitios -dispuestos en una parrilla de 8 x 5- y 30 especies; los niveles de diversidad beta fueron 1.5 x 1.5, 1.5 x 4.5, y 4.5 x 4.5 cambios medios. Que la retícula fuera de 8 x 5 locaciones -es decir, rectangular- y a la vez ofreciera las mismas tasas de recambio florístico en ambos gradientes parece una contradicción, pero no lo es, ya que la diversidad beta depende de las dispersiones y del grado de solapamiento de las respuestas poblacionales, no de cómo están posicionados los censos.

El investigador trató los datos con CP, PR y EDNM. Cabe mencionar que la primera aplicación de EDNM a un contexto fitosociológico se debe a Anderson (1971), pero fue Fasham quién puso a prueba el método con una estructura de continuo vegetacional conocida. Conviene recordar el capítulo 4, donde se puntualiza que EDNM genera una constelación cuya dimensionalidad está fijada por el usuario, de modo que la relación entre proximidad experimental -aquella que calcula el ejecutante con base en los atributos de sus objetos- y la distancia entre puntos en la configuración sea monótonica en el mayor grado posible. Para ello, el algoritmo ofrece una medida de maldad de ajuste o estrés que indica en qué grado no se logra la monotonidad deseada. EDNM se puede alimentar tanto con la similitud como la disimilitud experimental y, por otro lado, la función de distancia entre puntos del diagrama no necesariamente tiene que ser euclidiana, vale cualquier "lejanía" que satisfaga la ecuación general de Minkowski, a saber:

la disimilitud experimental y, por otro lado, la función de distancia entre puntos del diagrama no necesariamente tiene que ser euclidiana, vale cualquier "lejanía" que satisfaga la ecuación general de Minkowski, a saber:

$$d(x_k, x_h) = \sqrt[r]{\sum_{j=1}^t |x_{hj} - x_{kj}|^r},$$

donde $d(x_k, x_h)$ es la distancia entre los objetos k y h ; x_{kj} y x_{hj} son las coordenadas de dichos objetos en el eje j de la ordenación; y r es cualquier número entero.

Fasham experimentó con diversos índices de semejanza entre localidades, a saber: la correlación de Pearson, el índice de Czekanowski, el coeficiente de Jaccard (las fórmulas de estas tres aparecen en el cuadro 9.1) y la correlación de Kendall, expuesta en la sección 11.1, salvo que aquí la relación entre dos censos se hace con base en los órdenes de rango de las especies presentes en ellos. El autor incluyó otro índice -el cos teta- que hasta ahora no hemos mencionado y cuya fórmula es:

$$\cos \theta_{hk} = \frac{\sum_{j=1}^n a_{hj} a_{kj}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{hj}^2 \sum_{j=1}^n a_{kj}^2}}$$

Como puede verse, se trata de una medida de separación angular entre dos vectores, $[a_{h1} \ a_{h2} \ \dots \ a_{hn}]$ y $[a_{k1} \ a_{k2} \ \dots \ a_{kn}]$, que representan a los sitios h y k , según sus composiciones florísticas. Además, Fasham ensayó ordenamientos con la siguiente transformación de datos: $\log(1 + a_{ij})$. Como siempre, a_{ij} es la abundancia de la especie j en el sitio i .

El primer experimento que se llevó a cabo fue ordenar la coenoclima de 4.5 cambios medios con los métodos PR, dos versiones de CP análisis Q y siete modalidades de EDNM. Puesto que el continuo simulado se fincó en sólo un gradiente, era menester construir ordenaciones unidimensionales. Sin embargo, en lo tocante a EDNM, Fasham decidió obtener soluciones con uno y dos ejes, pues quería observar si se recuperaba la trayectoria original, aún si estipulaba salidas bidimensionales. Recuérdese que si se emplea EDNM y se establecen configuraciones de k y $k + 1$ ejes, el resultado k no es una proyección del arreglo $k + 1$ (como sí sucede con CP). Además, jugó con dos

las ordenaciones fueron DED, CK y, en lo concerniente a EDNM, el estrés. Sus resultados se presentan en el cuadro 11.5.

Cuadro 11.5				
método de ordenación	estadísticos de eficacia	configuraciones de EDNM generadas con la distancia euclídea.		configuraciones de EDNM con distancia manhattan.
		dos dimensiones	una dimensión	
CP análisis Q; log(1+ a _{ij}); cor de Pearson	DED	---	13.1	---
	CK		0.89	
CP análisis Q; log(1+ a _{ij}); cos teta	DED	---	13.0	---
	CK		0.90	
promediación recíproca	DED	---	8.7	---
	CK		1.00	
EDNM; cos teta	DED	7.8	4.5	10.5
	CK	1.00	1.00	0.93
	ESTRES	2.2%	4.0%	3.7%
EDNM; log(1+ a _{ij}); cos teta	DED	7.9	1.9	---
	CK	1.00	1.00	---
	ESTRES	1.3%	4.4%	---
EDNM; Czekanowski	DED	7.7	2.4	12.1
	CK	1.00	1.00	0.90
	ESTRES	4.1%	5.2%	6.3%
EDNM; log(1+ a _{ij}); Czekanowski	DED	7.2	3.5	---
	CK	1.00	1.00	---
	ESTRES	1.9%	3.5%	---
EDNM; log(1+ a _{ij}); cor Pearson	DED	8.8	2.4	---
	CK	0.99	1.00	---
	ESTRES	1.2%	5.0%	---
EDNM; CK	DED	9.6	6.0	10.0
	CK	0.99	1.00	0.93
	ESTRES	0.9%	4.7%	3.1%
EDNM; Jaccard	DED	4.9	2.4	6.5
	CK	0.96	0.98	0.94
	ESTRES	0.8%	2.7%	2.3%

La columna bajo el rótulo "dos dimensiones" presenta valores para los índices DED y CK, pero éstos se refieren al primer eje del ordenamiento con EDNM, aún si la configuración se ubica en un plano. Por supuesto, el nivel de estrés es más bajo que en los casos unidimensionales correspondientes, pues una característica del escalamiento multidimensional es que la deformación siempre disminuye al aumentar la dimensionalidad de la solución. Si el estadístico CK es menor a 1, entonces el ordenamiento ha trastocado la secuencia de sitios en algún punto. Allí donde CK es 1.00 pero DED es mayor a cero sucede que se ha respetado la progresión de censos, pero no el espaciamiento entre ellos. Al comparar el rendimiento de PR con las

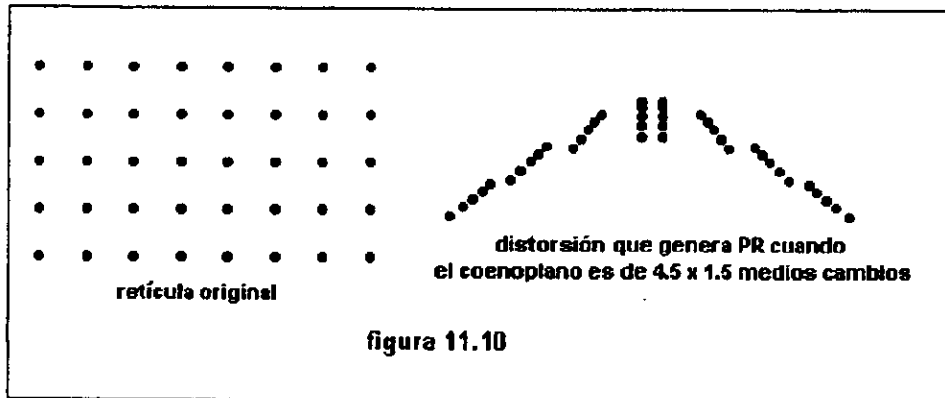
a cero sucede que se ha respetado la progresión de censos, pero no el espaciamiento entre ellos. Al comparar el rendimiento de PR con las soluciones unidimensionales de EDNM vemos que ambos procedimientos rescatan el orden de localidades, pero la promediación recíproca altera más la separación entre sitios que el escalamiento multidimensional, aun cuando ésta se corre con el índice de Jaccard y ubica algún paraje fuera de lugar en relación a los demás ($CK = .98$, $DED = 2.4$). Los dos tipos de CP ni siquiera reestablecen la secuencia original ¿Qué algoritmo brinda mejores resultados? No es fácil contestar la pregunta, pues hay que ponderar los desempeños. La solución \mathcal{R}^1 de EDNM con datos transformados y similitud $\cos \theta$ ofrece el mejor arreglo en cuanto a DED y CK, pero no en lo concerniente a estrés. De cualquier manera, 4.4% de maldad de ajuste está bastante bien.

		coenoclina 2.25 CM		coenoclina 4.5 CM		coenoclina 9 CM		coenoclina 22 CM	
método de ordenación	estadísticos de eficacia	2 dimensiones	1 dimensión	2 dimensiones	1 dimensión	2 dimensiones	1 dimensión	2 dimensiones	1 dimensión
CP análisis Q; $\log(1 + a_{ij})$; Pearson	DED	---	6.8	---	13.1	---	17.0	---	23.3
	CK	---	1.00	---	0.89	---	0.70	---	0.61
PR	DED	---	10.1	---	8.7	---	12.5	---	16.0
	CK	---	1.00	---	1.00	---	1.00	---	1.00
EDNM; $\log(1 + a_{ij})$; $\cos \theta$	DED	3.9	2.7	10.7	1.9	14.2	7.2	8.0	2.9
	CK	1.00	1.00	0.97	1.00	0.83	1.00	0.98	1.00
	ESTRES	0.8%	1.5%	1.4%	4.5%	2.9%	5.2%	2.6%	3.4%

		coenoplanos		
método de ordenación	estadístico de eficacia	1.5 x 1.5 CM	1.5 x 4.5 CM	4.5 x 4.5 CM
PR	EAP	4.4	12.1	9.6
EDNM; $\log(1 + a_{ij})$; $\cos \theta$	EAP	7.2	5.1	4.6
	ESTRES	0.9%	1.0%	1.1%

Luego, Fasham comparó los rendimientos a distintas tasas de cambio composicional, tal como se muestra en el cuadro 11.6. Tratándose de soluciones unidimensionales, EDNM fue más eficaz que PR para todas las diversidades beta, aunque PR siempre conservó el orden de localidades. Pero en el caso de los coenoplanos, la superioridad del escalamiento no se mantuvo en todos los ensayos (ver cuadro 11.7). Aquí, el índice de eficiencia se basó en EAP, estadístico que se deriva del análisis de Procrustes y que reseñamos en la sección 11.1. El comportamiento de PR en el cuadro 11.7 es interesante, ya que supera a EDNM en la primera simulación -recuérdese que

mientras menor sea EAP, mejor es el ajuste del ordenamiento respecto a la configuración control; sin embargo, al aumentar las tasas de recambio florístico, EDNM gana la partida. Cabe subrayar que PR brinda su peor rendimiento cuando el plano es marcadamente rectangular, en términos de diversidad beta. En ese contexto, el diagrama de salida comprime la parrilla de sitios a una trayectoria parabólica, como se muestra en la figura 11.10.



Gauch, Whittaker y Wentworth (1977) simularon 12 coenoclinas, cada una con 24 sitios dispuestos uniformemente y 12 especies cuyas modas, valores máximos y desviaciones estándar siguieron los lineamientos propuestos por Gauch y Whittaker (1972a). Además, variaron los niveles de diversidad beta en un rango entre 0.3 y 20 cambios medios, aunque no especificaron exactamente cuáles fueron para cada una de las doce pruebas; sin embargo, utilizaron niveles de 1, 3, 5, 7 y 10 CM, pues estos se mencionan de manera explícita a lo largo del artículo. También simularon coenoplanos de 40 sitios -dispuestos en una red uniforme de 8 x 5- y treinta especies. Los autores señalaron que la longitud de los ejes, en términos de recambio composicional, varió entre 0.7 y 10 CM. De nueva cuenta, no entraron en detalles, aunque en diversos pasajes se mencionan los siguientes cuadriláteros: 1.5 x 2.5, 1.5 x 4.5, y 4.5 x 4.5 CM.

Con estos arreglos, los autores pusieron a prueba CP, PR, BC, la reiteración de índice (RI) de Goff y Cottam (1967; ver capítulo 5) y la ordenación simple (OS) de Orloci (1966; ver capítulo 2). Para el análisis de componentes Gauch y colaboradores experimentaron con nueve transformaciones de datos, que se enlistan a continuación (como siempre, a_{ij} es la abundancia de la especie j en el sitio i , hay m localidades y n taxa):

$$\text{CP(1): } a^*_{ij} = \frac{a_{ij} - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m a_{ij}}{\sqrt{m}};$$

$$\text{CP(2): } a^*_{ij} = \frac{a_{ij} - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m a_{ij}}{\sqrt{\frac{1}{m} \sum_{i=1}^m \left(a_{ij} - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m a_{ij} \right)^2}};$$

$$\text{CP(3): } a^*_{ij} = a_{ij};$$

$$\text{CP(4): } a^*_{ij} = a^{\circ}_{ij} - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m a^{\circ}_{ij}; \text{ de modo que: } a^{\circ}_{ij} = \frac{100}{\sum_{j=1}^n a_{ij}};$$

$$\text{CP(5): } a^*_{ij} = a^{\circ}_{ij} - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m a^{\circ}_{ij}; \text{ de modo que:}$$

$$a^{\circ}_{ij} = \frac{a_{ij}}{\sum_{j=1}^n \left(\frac{a_{ij}}{(\text{valor máximo de la especie } j)} \right)};$$

$$\text{CP(6): } a^*_{ij} = a^{\circ}_{ij} - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m a^{\circ}_{ij}; \text{ de modo que: } a^{\circ}_{ij} = \log(1 + a_{ij});$$

$$\text{CP(7): } a^*_{ij} = a^{\circ}_{ij} - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m a^{\circ}_{ij}; \text{ de modo que: } a^{\circ}_{ij} = \sqrt{a_{ij}};$$

$$\text{CP(8): } a^*_{ij} = a^{\circ}_{ij} - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m a^{\circ}_{ij}; \text{ de modo que: } a^{\circ}_{ij} = \sqrt[3]{a_{ij}};$$

$$\text{CP(9): } a^*_{ij} = a^{\circ}_{ij} - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m a^{\circ}_{ij}; \text{ de modo que: } a^{\circ}_{ij} = \begin{cases} 1 & \text{si } a_{ij} > 0 \\ 0 & \text{si } a_{ij} = 0 \end{cases}.$$

En cuanto a BC, emplearon la disimilitud de Czekanowski expresada en porcentaje, la distancia euclídea y el coeficiente de comunidad (ver cuadro 9.1,

capítulo 9). En todas las ordenaciones polares, incluida OS, los sitios referenciales del primer eje de ordenamiento fueron los más extremos de la coenoclina simulada o bien del primer eje del coenoplano artificial.

Los autores evaluaron los resultados de manera visual, mediante gráficas; tratándose de coenoclinas, también emplearon el desplazamiento promedio de las posiciones de los sitios (DMPS, ver sección 11.1). El artículo no indica algún estadístico para aquellos ensayos donde la simulación incluía dos gradientes ambientales, por consiguiente es de suponer que, en tales casos, Gauch y colaboradores juzgaron eficacias sólo por inspección ocular.

Como era de esperarse, a mayor diversidad beta peor fue el desempeño de las técnicas. El experimento arrojó algunos resultados inesperados; por ejemplo, en ciertas situaciones el método Bray-Curtis fue superior a la promediación recíproca. Para la coenoclina de 5 cambios medios, el artículo reporta los siguientes valores de DMPS:

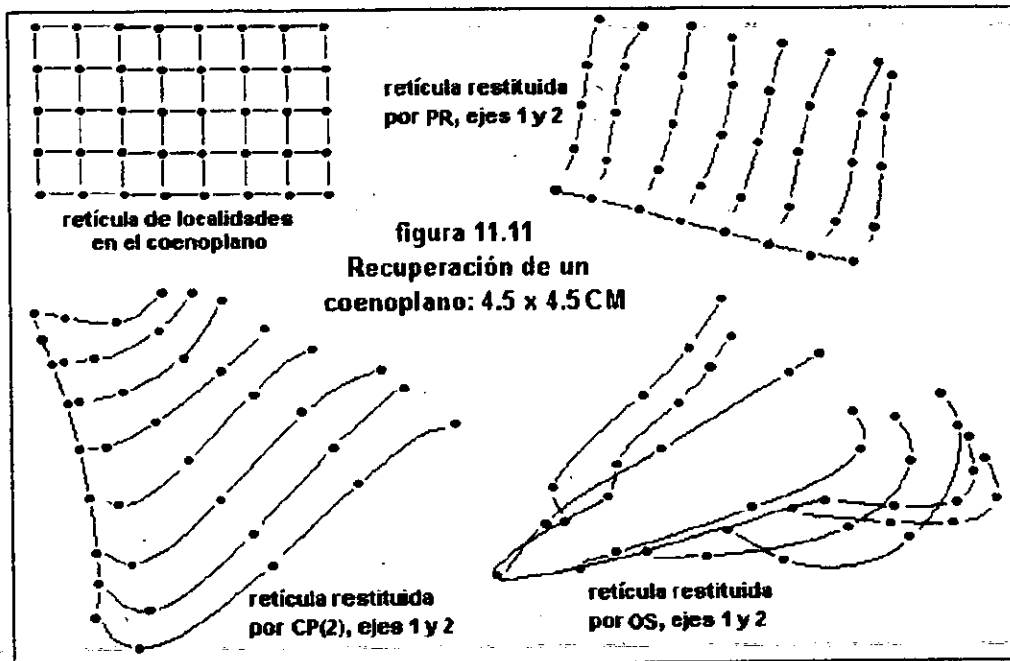
	BC*	PR	CP(2)	CP(1)
DMPS	3.4	5.0	8.8	17.6

* La matriz de disimilitud es con el índice de Czekanowski

Hasta los diez cambios medios PR respetó la secuencia original de censos, pero conforme aumentaba la diversidad beta se comprimieron las distancias intersitio en los extremos de la ordenación. Por arriba de este nivel de recambio, las localidades que figuran en el medio de la serie simulada tienden a concentrarse en un punto en la parte central del ordenamiento, de modo que ya no se puede distinguir una secuencia; el mismo fenómeno ocurrió con BC. Sin embargo, la reiteración de índice parece ser más resistente, pues a 10 cambios medios la distorsión que generó sólo correspondía a un valor DMPS igual a 5; es decir, equivalente a la deformación inducida por PR para una coenoclina 50% menos beta diversa.

Para aquellos ejercicios donde el esquema control contaba con sólo una dirección de cambio ecológico, era de esperarse que los gradientes simulados se reestablecieran con un sólo eje de ordenación. Sin embargo, al aplicar PR y CP, Gauch, Whittaker y Wentworth dejaron correr los procedimientos hasta arribar a soluciones multidimensionales. La idea era ver si acaso se producía información espuria, en términos de la varianza explicada por cada eje. Para el modelo de 5 cambios medios, la primera dimensión de PR redundó en un 48.71% PVE, aunque rescataba la secuencia de localidades; la solución bidimensional en 77.84 % PVE y la de tres líneas de

coordenadas en 92.63%. En consecuencia, cualquiera pensaría que la ordenación idónea debería ser tridimensional, si acaso desconoce la estructura subyacente. Pero más allá de esto, los autores se percataron que tanto PR como CP dan pie a que el n -ésimo eje de la ordenación guarde una relación polinomial -a la n - con el primero. Así, las coordenadas del eje dos se ajustan a una función cuadrática de las posiciones en la abscisa, las del eje tres a una función cúbica, etcétera. Por supuesto, esto es un artefacto de las técnicas en cuestión cuando se aplican a continuos gaussianos.



Las experiencias con dos trayectorias simuladas también revelaron cosas nuevas. Si el coenoplano era notoriamente rectangular, con un eje mucho más beta diverso que el otro, PR recuperaba este plano en sus ejes 1 y 3; el 2 simplemente era una función cuadrática del 1 y no aportaba ninguna información relevante. Si acaso los dos gradientes simulados albergaban el mismo número de cambios medios, entonces sí los reproducía PR en las primeras dos dimensiones. La figura 11.11 muestra los productos de PR, CP(2) y OS cuando dichos procedimientos se alimentaron con datos del plano 4.5 x 4.5 MC. Como puede apreciarse, PR restituye el emparillado de localidades con ligeras distorsiones en cuanto al espaciamiento; de cualquier manera, su desempeño es bastante bueno. El método Bray-Curtis con la disimilitud de Czekanowski da resultados muy similares (no se muestran en la figura), en cambio si se emplea la distancia euclídea o el coeficiente de

comunidad aumenta la deformación. CP(2) altera la estructura original en mayor grado que PR o BC; sin embargo, aun se logra apreciar la retícula original. El caso extremo es el método de Orloci (1966), OS, pues, como muestra la ilustración 11.11, retuerce considerablemente la disposición inicial de sitios. En el capítulo 9 vimos que Austin y Orloci (1966) juzgaron OS superior a BC, con base en el estadístico PVE. Partieron de censos reales, tomados de una vegetación de dunas costeras y, claro está, desconocían la estructura subyacente de esa comunidad. Por su parte, Gauch, Whittaker y Wentworth pusieron de relieve que para continuos gaussianos, OS no es un algoritmo redituable. Por último, los autores mencionan que de todas las variantes de CP evaluadas, CP(5) -la doble estandarización de abundancias- era la que ofrecía mejores resultados en algunos casos. Tal observación es congruente con lo expuesto por Austin y Noy-Meir (1971, ver arriba, figura 11.8), quienes también optimizaron el análisis de componentes con dicho tratamiento.

Gauch y Scruggs (1979) probaron la eficacia de varios métodos polares contra dos tipos de coenoclinas simuladas. La primera fue similar al modelo de Swan: una secuencia de 21 localidades, y todas las especies (11 en total) con el mismo valor máximo, equidistancia entre picos vecinos, etcétera. Para la segunda ronda de pruebas, generaron continuos vegetacionales con el programa CEP-1, con todos los supuestos que éste implica, y plantearon 4 niveles de diversidad beta: 1.25, 2.5, 5 y 10 cambios medios. Por otro lado, cada esquema se repitió con cuatro niveles de ruido: 0, 7, 13 y 19 por ciento de porcentaje de diferencia (con el índice de Czkanowski) entre un sitio consigo mismo. En cuanto a las ordenaciones, Gauch y Scruggs ejecutaron la técnica Bray-Curtis con las siguientes disimilitudes: el coeficiente de Loucks, el de Czekanowski y la distancia euclídea. Además, llevaron a cabo promediaciones recíprocas para comparar el rendimiento de este procedimiento con el de las variantes polares. Evaluaron también el efecto de la doble estandarización de datos:

$$a_{ij}^* = \frac{a_{ij}}{\sum_{j=1}^n \left(\frac{a_{ij}}{(\text{valor máximo de la especie } j)} \right)}$$

propuesta originalmente por Bray y Curtis (1957), contra datos sin estandarizar. Por último, midieron el éxito de cada prueba con DMPS; sus resultados se muestran en el cuadro 11.8.

Cuadro 11.8. Resultados de Gauch y Scruggs (1979)

Aclaraciones: div β = diversidad beta; Er. M. = error de muestreo incorporado a las coenoclinas; CL = coeficiente de Loucks; IC = índice de Czekanowski; DE = distancia euclídea; PR = promediación recíproca. Los desempeños se midieron como DMPS.

div. β	Er. M	DMPS (datos no transformados)				DMPS (doble estandarización)			
		Bray-Curtis			PR	Bray-Curtis			PR
		CL	IC	DE		CL	IC	DE	
1.25	0	0.38	1.44	2.02	0.54	0.54	1.94	1.50	0.96
1.25	7	1.16	2.20	2.48	1.95	1.78	2.51	2.27	2.20
1.25	13	2.69	3.03	2.90	3.11	2.73	2.94	2.69	3.37
1.25	19	5.76	5.09	4.90	4.23	5.91	5.15	5.37	4.18
2.5	0	1.01	4.37	5.41	1.51	0.79	2.88	3.02	0.64
2.5	7	1.49	3.91	4.63	1.62	1.85	3.25	3.24	1.99
2.5	13	2.73	4.25	4.76	2.86	2.80	3.51	3.68	2.48
2.5	19	4.05	5.04	5.32	3.70	4.16	4.36	4.55	3.88
5.0	0	2.33	3.95	2.26	3.95	0.58	1.23	3.09	1.41
5.0	7	2.30	3.81	2.35	4.13	1.69	1.91	4.42	2.47
5.0	13	4.17	5.21	3.26	4.92	3.04	3.25	3.33	3.44
5.0	19	3.65	4.65	4.43	4.52	3.52	3.51	4.92	3.52
10.0	0	4.12	8.05	11.41	5.27	6.24	10.38	13.07	4.25
10.0	7	4.81	8.20	11.81	5.20	6.26	9.95	13.39	4.38
10.0	13	4.73	8.25	12.23	5.80	5.63	9.44	13.20	5.02
10.0	19	4.79	8.11	11.70	6.11	5.73	9.52	12.96	5.08

En el cuadro 11.8 hemos destacado el tratamiento con menos desplazamiento, para cada coenoclina. La técnica BC, sin estandarización de datos y con el coeficiente de Loucks, fue la más eficaz en siete ocasiones. Le siguió PR con doble estandarización, pues fue el más eficiente en 4 casos. Luego despunta BC (coeficiente de Loucks) con doble estandarización, variante que genera las mejores ordenaciones en tres escenarios, todos ellos referentes a coenoclinas de 5 cambios medios. La tabla sorprende por varios motivos: los autores no se esperaban que BC con el índice de Loucks superara a la promediación recíproca en un buen número de ensayos; tampoco había evidencias para suponer que esta última técnica tuviera un

mejor desempeño con la transformación propuesta a los datos, en varios casos.

Johnson y Goodall (1979) diseñaron un complejo método gaussiano, que en el capítulo 6 bautizamos OGJG. Con tal iniciativa, contribuyeron a la línea de investigación orientada a construir algoritmos ordenadores no-lineales, o dicho con más exactitud, sustentados en el principio de que las especies no responden de manera lineal a direcciones de cambio ecológico. Ese enfoque ya había producido las técnicas OGGCW, OGIG y la inclusión de EDNM y el mapeo paramétrico en la fitosociología. La originalidad de Johnson y Goodall fue incorporar en su método el concepto de probabilidad de ausencia, idea que ya había sugerido Swan (1970).

Los autores evaluaron OGJG simulando tres coenoclinas con el programa de Cornell. Todas contaban con un eje ambiental sobre el que se colocaron 20 sitios, y además las tres incorporaron un cierto grado de ruido ($F = 0.15$). La primera consistió de 30 especies y un bajo nivel de diversidad beta (3 unidades Z); la segunda también albergaba 30 especies, pero el recambio se fijó en 6 Z; la última incluía curvas poblacionales de 35 taxa y alcanzaba los 12 Z.⁴ De ahí obtuvieron tres matrices de datos artificiales y las ordenaron con la técnica mencionada. Juzgaron la eficacia en función de los estadísticos R^2 y NMTA. En el capítulo 6 se dijo que OGJG genera un ordenamiento preliminar a partir de una modificación de BC, que llamamos BC desdoblada; luego entra en juego el resto del algoritmo, ya con una lógica muy distinta, encaminada a ajustar las abundancias a curvas de Gauss. Por tanto, al evaluar OGJG, Johnson y Goodall también examinaron el desempeño de BC desdoblada. Sus resultados se muestran en el cuadro 11.9.

Cuadro 11.9. Resultados de Johnson y Goodall (1979)													
Aclaraciones: os =orden de sitios; cor. sit. = coordenadas de sitios; NMTA = número mínimo de transposiciones necesarias para recuperar el orden de sitios.													
gradiente simulado		diversidad beta = 3 Z				diversidad beta = 6 Z				diversidad beta = 12 Z			
		BC desdoblada		OGJG final		BC desdoblada		OGJG final		BC desdoblada		OGJG final	
os	cor. sit.	os	cor. sit.	os	cor. sit.	os	cor. sit.	os	cor. sit.	os	cor. sit.	os	cor. sit.
1	0.0000	1	0.0000	1	0.0000	2	0.0000	2	0.0000	1	0.0000	1	0.0000
2	0.0500	3	0.0382	2	0.0429	1	0.0139	1	0.0119	2	0.0204	2	0.0033
3	0.1000	2	0.0440	3	0.0628	3	0.0262	3	0.0466	3	0.0880	3	0.0034
4	0.1500	4	0.1061	4	0.1093	4	0.1190	4	0.1187	4	0.1628	4	0.0203
5	0.2000	5	0.1074	5	0.1568	5	0.1570	5	0.1929	5	0.2695	5	0.1292
6	0.2500	6	0.1229	6	0.1723	6	0.2101	6	0.1946	7	0.3939	6	0.1663
7	0.3000	7	0.1810	8	0.1862	7	0.2404	7	0.2582	6	0.4075	7	0.3838

⁴ En el capítulo 10, sección 10.1, definimos lo que es una unidad Z. La relación que ésta guarda con la entidad medio cambio es aproximadamente: $1MC = 1.349 Z$.

Cuadro 11.9.cont.													
		diversidad beta = 3 Z				diversidad beta = 6 Z				diversidad beta = 12 Z			
gradiente simulado		BC desdoblada		OGJG final		BC desdoblada		OGJG final		BC desdoblada		OGJG final	
os	cor. sit.	os	cor. sit.	os	cor. sit.	os	cor. sit.	os	cor. sit.	os	cor. sit.	os	cor. sit.
8	0.3500	8	0.1940	7	0.2099	8	0.3177	8	0.2557	8	0.4231	8	0.4500
9	0.4000	9	0.2280	9	0.2840	9	0.3341	9	0.3522	9	0.4842	9	0.4508
10	0.4500	10	0.2492	10	0.3175	10	0.3531	10	0.3606	10	0.5713	10	0.7208
11	0.5000	12	0.4118	11	0.4260	11	0.4076	11	0.3719	11	0.5905	11	0.7270
12	0.5500	11	0.4316	12	0.4386	12	0.4254	12	0.4788	12	0.6192	12	0.7543
13	0.6000	14	0.5149	13	0.4945	13	0.4669	13	0.5143	13	0.6281	13	0.7872
14	0.6500	13	0.5342	14	0.5276	14	0.4704	14	0.5852	14	0.6785	15	0.8216
15	0.7000	15	0.6266	15	0.6697	15	0.5912	15	0.6819	15	0.7415	14	0.8289
16	0.7500	16	0.6901	16	0.6805	16	0.6774	16	0.7620	18	0.8058	18	0.9422
17	0.8000	17	0.7553	17	0.7891	17	0.7714	17	0.7759	17	0.8105	17	0.9423
18	0.8500	19	0.8122	18	0.8064	18	0.8561	18	0.8258	16	0.8184	19	0.9460
19	0.9000	18	0.8245	19	0.9284	20	0.9431	19	0.8774	19	0.8280	16	0.9478
20	0.9500	20	0.9500	20	0.9500	19	0.9500	20	0.9500	20	0.9500	20	0.9500
R ²		0.84		0.86		0.84		0.90		0.58		0.62	
NMTA		4		1		2		1		4		5	

El tabulado pone de manifiesto que en todos los ensayos hubo distorsión. Buena parte de ella seguramente fue ocasionada por el ruido que los autores incorporaron a los datos. Con bajos y moderados niveles de diversidad beta, OGJG rectificó el ordenamiento preliminar efectuado con el método BC desdoblado; no obstante, cuando se fijó la tasa de recambio florístico en 12 Z, la situación fue a la inversa: BC desdoblado rescató la secuencia original con menos error. Cabe recordar que OGJG es un algoritmo que calibra posiciones de manera reiterativa, pero dada su complejidad, no parece ofrecer ventajas sustantivas respecto a otras técnicas, por ejemplo PR. Esto último vale también para OGGCW, la ordenación gaussiana de Gauch, Chase y Whittaker (1974). A pesar de ello, Goodall y Johnson (1982) modificaron OGJG para que diera soluciones bidimensionales -es decir, reprodujera dos gradientes hábitat. Dicha propuesta es aún más complicada -por eso no la hemos reseñado en este trabajo-, y sus beneficios son exigüos en relación a la enorme cantidad de cálculos numéricos que se necesitan para llevarla a cabo.

Hill y Gauch (1980) confeccionaron un procedimiento de ordenación que llamaron análisis de correspondencia sin tendencia (ACT; en inglés, *detrended correspondence analysis*, ver capítulo 5), y lo diseñaron con miras a corregir los dos defectos principales de PR, a saber: la relación cuadrática entre los ejes 1 y 2, y la distorsión que produce en cuanto al esparcimiento de objetos (sitios y/o especies). Para determinar el rendimiento de ACT,

construyeron una coenoclina de 5 cambios medios donde colocaron 21 sitios, espaciados de manera uniforme. Las modas de 21 especies también se ubicaron regularmente. Además, experimentaron con coenoplanos, pero su artículo no entra en pormenores de cómo se erigieron, sólo indica que eran parrilladas de sitios y que sus respectivos lados estaban en proporción de 3 a 1, en términos de diversidad beta. Evaluaron la eficacia con los estadísticos DMPS y PVE, tanto para soluciones ACT como PR.

Tratándose de la simulación fincada en un sólo gradiente ambiental, los valores DMPS fueron 4 y 0.2 para los primeros ejes de PR y ACT respectivamente. Hill y Gauch dejaron que los algoritmos produjeran soluciones multidimensionales con el fin de medir el grado de variabilidad espuria. El segundo eje de ordenación reportó los siguientes niveles de PVE: 49.3 %, en el caso de la promediación recíproca, y 2.7 % cuando se ejecutó ACT. Como puede verse, la diferencia fue notoria: con el dispositivo que elimina la relación cuadrática entre los ejes 1 y 2, ACT no se presta a confusiones, pues casi toda la información relevante queda incrustada en la abscisa, como es debido. Cuando la configuración control fue un coenoplano, ACT recuperó bien la estructura original en sus ejes 1 y 2; PR la reprodujo en los ejes 1 y 3. Los autores también simularon coenoespacios tri y tetradimensionales, de ellos extrajeron matrices de datos y las ordenaron con ACT, PR y EDNM; la primera técnica fue la que tuvo mejor rendimiento.

Como vimos arriba, Fasham (1977) destacó la eficacia del escalamiento multidimensional, pero el artículo de Hill y Gauch indicaba que su nuevo método era aún más prolijo. Gauch, Whittaker y Singer (1981) pusieron a prueba tal aseveración experimentando con ecoespacios tri y tetradimensionales, ya que para comparar los rendimientos de estos dos poderosos algoritmos, era menester contrastarlos contra datos artificiales sumamente complejos. Cuatro fueron los coenoespacios simulados, a saber:

1) un coenocubo de 48 sitios, dispuestos en un arreglo de $4 \times 4 \times 3$. Figuraban un total de 48 especies, cuyas modas coincidían con los parajes. Las desviaciones estándares de las superficies de respuesta (nótese que dichas superficies son tetradimensionales) se fijaron de tal modo que las diversidades beta de los tres gradientes fueron 4, 3 y 2 cambios medios.

2) una coenoclina imbuida en un volumen de tres dimensiones. Igual que en el modelo anterior se ubicaron 48 especies, pero en lugar de que los sitios formaran una parrilla se dispusieron 34 de tal modo que dibujaban un

1) OGGCW. Este algoritmo fue el más eficaz para reproducir continuos de un sólo gradiente. Por ejemplo, en el caso de la coenocлина de 5 CM se observaron los siguientes niveles de desplazamiento promedio (DMPS) entre lo simulado y lo rescatado:

	OGGCW	ACT	EDNM (porcentaje disimilitud)	PR	RI (porcentaje disimilitud)	RI (distancia euclídea)
DMPS	0.03	1.2	2.6	5.0	16.0	18.0

2) PR. En lo tocante a coenoclinas y planos, PR se comportó como ya se había reportado en otros experimentos (Gauch, Whittaker y Wentworth, 1977, ver arriba): recuperó la secuencia de sitios en los arreglos de un sólo gradiente, pero alteró los espacios entre ellos; rescató coenoplanos cuadrados pero distorsionó el rectangular, aquel de 4.5 x 1.5 cambios medios. En cuanto a los ecoespacios, PR restituyó bien la coenocлина inserta en tres dimensiones, así como el coenocubo, pero en este último ejercicio la estructura control fue copiada en los ejes 1, 2 y 5 de la ordenación -el tres y cuatro fueron espurios. En lo tocante al plano inuido en cuatro dimensiones, PR lo reprodujo en sus ejes 1 y 3. Para el gradiente tetradimensional, la promediación recíproca fue capaz de redibujar tres de las cuatro secuencias de localidades.

3) RI. Este algoritmo, con cualquiera de los índices de proximidad con los cuales se ejecutó, tuvo un peor desempeño que PR al aplicarse a coenoplanos cuyas trayectorias acusaban los mismos niveles de diversidad beta. Y en el caso de aquél de 4.5 x 1.5 cambios medios, RI igualmente distorsionó la figura original. También fue inferior a PR para cualquiera de los coenoespacios.

4) MP. El mapeo paramétrico brindó resultados satisfactorios en los ensayos con coenoclinas, siempre y cuando se estipulara sólo un eje de salida. Si acaso se establecían soluciones bidimensionales, se perdía la secuencia original de censos. Los autores señalan que cuando las simulaciones se hicieron más complejas, MP tendía a aislar ciertos puntos y caer en mínimos locales (ver capítulo 4). Esto pasó con los cuadriláteros de 1.5 x 1.5 y 4.5 x 4.5 CM, aunque en el segundo escenario hubo una mejoría cuando se utilizó el porcentaje de diferencia en lugar de la distancia euclídea. Tratándose de los coenoespacios, el rendimiento de MP fue pobre. Gauch y colaboradores no entran en detalles respecto a los exponentes de la ecuación básica de MP:

$$\kappa = \frac{\sum_{h \neq k} \frac{(\text{dis}(s_h, s_k)^2)^a}{(d(x_h, x_k)^2)^b}}{\left[\sum_{h \neq k} (d(x_h, x_k)^2)^c \right]^{\frac{-b}{c}}}$$

quizá los que estipularon no eran adecuados y por eso el algoritmo tuvo una mala actuación.

5) EDNM. En el capítulo 4 mencionamos que EDNM es en realidad una familia de procedimientos (ver nota 1 en ese capítulo); la versión de Kruskal - esa es la que allí expusimos- es sólo un integrante de dicho clan. El hecho es importante porque Gauch, Whittaker y Singer efectuaron varias ordenaciones EDNM con los programas ALSCAL, POLYCON y SIBSON -programas que se habían desarrollado fuera de la ecología en años anteriores- de los cuales ninguno se remite al escalamiento multidimensional de Kruskal, que ya para 1981 estaba plasmada en un programa denominado KYST (ver: Schiffman *et al.*, 1981; Minchin, 1987). Este último se distingue de los tres anteriores en lo que respecta al dispositivo de regresión monotónica.

Según Gauch y colaboradores, ALSCAL dió los mejores rendimientos - si se compara con POLYCON y SIBSON-, por tanto, solamente expondremos los frutos de aquél. En general, el comportamiento de EDNM fue superior cuando la proximidad florística entre localidades se calculó con base en el porcentaje de disimilitud. El escalamiento multidimensional restituyó bien todas las coenoclinas, así como los coenoplanos de 1.5 x 1.5 y 4.5 x 4.5 cambios medios. También re-edificó el de 4.5 x 1.5, pero fue menester llevar el algoritmo a tres dimensiones, de modo que la estructura original fue reproducida en los ejes 1 y 3 del ordenamiento. Con los coenoespacios, EDNM jugó un buen papel; pudo reintegrar todos, con poca distorsión, salvo el plano inscrito en cuatro dimensiones, pues sólo repuso los ejes 1, 2 y 3.

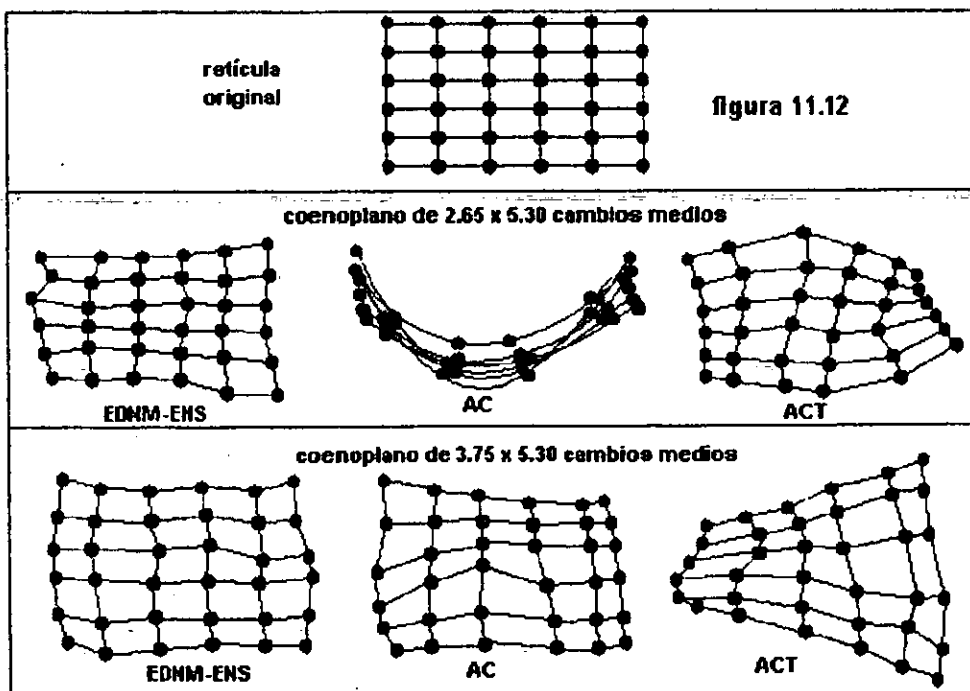
6) ACT. Con los continuos uni y bidimensionales, ACT fue el algoritmo más eficaz. Volvió a confeccionar el plano de 4.5 x 1.5 cambios medios en sus primeros dos ejes, cosa que ALSCAL hizo en los ejes 1 y 3. En lo concerniente a los ecoespacios, ACT y ALSCAL acusaron desempeños similares, pero dada la simpleza del primero respecto al segundo, Gauch y colaboradores concluyeron que ACT era el que más convenía.

Kenkel y Orloci (1986) examinaron los siguientes algoritmos: coordenadas principales (CoP), análisis de correspondencia (AC; en el capítulo 5 mencionamos que AC es equivalente a PR), ACT y EDNM (ellos si emplearon la variante de Kruskal). Su experimento estuvo diseñado de modo que no se confundieran los efectos del método ordenador con los del coeficiente de proximidad y los de la estandarización de datos. Por tanto, sólo emplearon distancias euclídeas para CoP y EDNM, y tres transformaciones de los datos originales, a saber:

1) $a_{ij}^0 = a_{ij}$: datos sin transformar (DST)

1) $a_{ij}^0 = \frac{a_{ij}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n (a_{ij})^2}}$: estandarización por la norma del sitio i (ENS);

2) $a_{ij}^0 = \frac{a_{ij}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{ij} \sum_{i=1}^m a_{ij}}}$: estandarización doble simultánea (EDS).



Kenkel y Orloci produjeron once coenoplanos con las siguientes diversidades beta: 1) 2.65 x 2.65; 2) 2.65 x 3.05; 3) 2.65 x 3.75; 4) 2.65 x 5.30; 5) 3.05 x 3.05; 6) 3.05 x 3.75 ; 7) 3.05 x 5.30; 8) 3.75 x 3.75; 9) 3.75 x 5.30;

10) 5. 30 x 5.30; y 11) 7.50 x 7.50 cambios medios. Todos albergaban una retícula de 6 x 6 sitios, sobre la cual despuntaban 36 superficies de respuesta gaussianas. Las modas de éstas se posicionaron al azar, y las alturas se seleccionaron de una distribución normal, con rango de 60 a 100. Todas las ordenaciones también fueron bi-dimensionales y las compararon ejecutando el análisis de Procrustes. Su resultados aparecen en el cuadro 11.10; la figura 11.12 muestra la retícula simulada de localidades y las configuraciones generadas con EDNM (datos estandarizados por norma de sitio), AC y ACT, para los coenoplanos 2.65 x 5.30 y 3.75 x 5.30 cambios medios.

Cuadro 11.10. Resultados de Kenkel y Orloci (1986)								
Aclaración: los números de las celdillas se refieren a valores del estadístico EAP del análisis de Procrustes.								
cambios medios	PoC-DST	PoC-EDS	PoC-ENS	EDNM-DST	EDNM-EDS	EDNM-ENS	AC	ACT
2.65 x 2.65	1.47	0.47	0.71	1.14	0.24	0.06	0.18	0.14
2.65 x 3.05	1.76	0.64	0.83	1.71	0.26	0.12	0.25	0.23
2.65 x 3.75	3.01	1.56	1.29	3.04	1.08	0.64	1.45	0.98
2.65 x 5.30	8.55	8.06	8.63	7.97	1.73	1.45	6.64	2.35
3.05 x 3.05	1.94	0.45	0.78	2.17	0.34	0.02	0.20	0.12
3.05 x 3.75	2.52	0.68	1.16	3.08	0.68	0.21	0.47	0.44
3.05 x 5.30	3.89	0.77	1.63	3.08	1.09	0.76	1.38	1.23
3.75 x 3.75	2.67	0.83	1.41	2.96	0.97	0.04	0.34	0.19
3.75 x 5.30	5.87	0.95	2.13	4.59	1.33	0.26	0.72	1.29
5.30 x 5.30	5.64	1.98	1.97	7.59	9.16	0.15	0.95	1.76
7.50 x 7.50	9.23	8.99	4.66	10.57	10.74	0.27	1.71	7.52
desempeño promedio	4.23	2.31	2.29	4.35	2.51	0.36	1.30	1.48

Los frutos de Kenkel y Orloci son sorprendentes, pues si nos basamos en el desempeño promedio, tenemos la siguiente jerarquía de eficacias:

EDNM(ENS) > AC > ACT > PoC(ENS) > PoC(EDS) > EDNM(EDS) > PoC(DST) > EDNM(DST).

Queda claro entonces que el escalamiento no-métrica es la mejor o peor técnica, según qué transformaciones se efectúan a las abundancias originales. También sorprende el hecho que AC manifiesta una mejor acutación promedio que ACT, cuando lo dicho por Hill y Gauch (1980), así como Gauch, Whittaker y Singer (1981), apunta en el sentido inverso. Pero esto hay que verlo con cautela: en el cuadro 11.10, AC supera a ACT sólo cuando se trata de los tres últimos coenoplanos, los cuales tienen los ejes más beta diversos. En el de 7.5 x 7.5 CM, ACT tiene una falla garrafal que influye en su rendimiento global.

11.4. Ensayos con continuos no gaussianos

Austin (1976, 1977) fue el primero en llevar las simulaciones y pruebas por este derrotero. Examinó los comportamientos de PR, MP, OGGCW y EDNM contra dos modelos unidimensionales -es decir surcados por sólo una trayectoria ambiental- donde las curvas de respuesta no eran gaussianas. Uno de ellos -que llamaremos escenario A- se construyó con diversas funciones beta, de modo que la coenocline presentaba respuestas unimodales, algunas simétricas y otras asimétricas en distinto grado. El escenario B incluyó un dispositivo para simular competencia interespecífica, que ya reseñamos en el capítulo 10 (sección 10.3), y que redundaba en respuestas asimétricas, algunas bi o plurimodales. Además, está constituido de tal forma que la suma de abundancias por sitio acusa una parábola negativa, a lo largo de la gradación de hábitats.⁵

Ordenar estos dos modelos con los algoritmos mencionados tuvo las siguientes consecuencias:

1) PR. En lo concerniente al escenario B, la promediación recíproca no recuperó la secuencia original de localidades. El gradiente fue diseñado de modo que los 18 censos establecidos estuviesen espaciados uniformemente y en orden consecutivo del 1 al 18. El eje generado con PR respetó la serie hasta el sitio 12, pero de allí se trastocó a: 18, 13, 17, 14, 16, 15. Por otro lado, la separación entre sitios consecutivos se comprimió progresivamente de un extremo a otro de la ordenación. Tratándose del modelo A, Austin sólo indica que la distorsión ejercida por PR fue aún peor.

2) MP. Contrario a lo que suponía el autor, el mapeo paramétrico fracasó en restituir las estructuras originales. Como se dijo en el capítulo 4, el usuario de este procedimiento debe estipular una configuración de entrada, la cual se

⁵ En el capítulo 10 dijimos que el modelo de competencia propuesto por Austin se basaba en la siguiente ecuación:

$$a_j(G) = \pm b_{0j} - b_{1j}(G) + b_{2j}\sqrt{(G)} - \sum_{i=1}^n c_{ij}a_i^*(G).$$

La fórmula describe el comportamiento de la especie j de modo que: $a_j(G)$ es su abundancia en alguna posición G del gradiente; b_{0j} , b_{1j} , b_{2j} son coeficientes arbitrarios; c_{ij} expresa una interacción competitiva entre las especies j e i ; $a_i^*(G)$ es la respuesta fisiológica del taxón, en ese punto G de la trayectoria ambiental. Para más detalles, revisar la sección 10.3.

modifica de manera reiterativa hasta llegar a una solución. Pues bien, para el modelo A, aún si se alimentaba a MP con la correcta secuencia de localidades, no recuperaba el gradiente. En cuanto al ensayo B, MP dispuso los sitios de modo que las abundancias totales de ellos siguieran una tendencia monótonica y no parabólica negativa, como se había estipulado. Dado el pobre desempeño, Austin calificó al mapeo paramétrico como una técnica de poca utilidad en ecología.

3) OGGCW. La ordenación gaussianiana de Gauch, Chase y Whittaker deformó los gradientes de ambos modelos, pues ajustó las abundancias a curvas de Gauss y esto tuvo por consecuencia alterar el orden original de censos.

4) EDNM. El método de Kruskal brindó los mejores resultados, pero no estuvo exento de fallas. Alteró la serie del escenario A, aunque menos que PR, e invirtió el orden de dos localidades contiguas, en el caso del modelo B. De cualquier manera, surgió el problema de mínimos locales (ver capítulo 4), por lo cual hubo que correr el algoritmo varias veces hasta llegar a soluciones plausiblemente óptimas. Austin señaló que el indicador de estrés puede ser engañoso: con la coenoclina fijada en funciones beta, su valor fue muy bajo (0.9%) y sin embargo EDNM trastocó las posiciones de los sitios.

Ahora bien, el artículo deja lugar a dudas, pues no indica con qué coeficientes de proximidad se ejecutaron las ordenaciones EDNM y MP, ni ofrece estadísticos de rendimiento (r , DMPS, etcétera).

Minchin (1987) realizó un enorme ejercicio de simulación. Creó 174 matrices de datos, 87 en las que influía sólo un gradiente ambiental (coenoclina), y 87 determinadas por dos trayectorias de hábitat (coenoplano). Además de modificar sistemáticamente las longitudes de los ejes, en términos de diversidad beta⁶ -cosa ya muy común en las simulaciones- Minchin experimentó con distintas curvas poblacionales y diversas disposiciones de sitios en el ecoespacio. En lo tocante a las respuesta ecológicas, incluyó trazos simétricos, asimétricos, unimodales, bimodales y multimodales. Jugó con varias maneras de colocar sitios; tratándose de coenoclinas los dispuso en cuatro patrones tipo: regularmente espaciados, al azar, concentrados en el

⁶ La medida de diversidad beta que empleó Minchin se conoce como unidad R. El valor 1 R indica que la longitud del gradiente en cuestión equivale a la dispersión promedio de las respuestas poblacionales. La relación entre esta unidad y las otras que hemos mencionado es compleja, pero a grandes rasgos $1 R \approx 4.5 MC$.

centro del gradiente y aglomerados en los extremos. En lo tocante a coenoplanos, además de estos cuatro, incluyó dos arreglos adicionales muy interesantes. El primero de ellos semejava una T y el segundo una cruz. Conviene citar a Minchin respecto al motivo de considerar estas dos configuraciones:

En el pasado, se ha supuesto implícitamente que el espacio ambiental está cubierto por completo de unidades de muestreo (y con frecuencia de manera uniforme). Sin embargo, sucede que en la mayoría de casos reales, ciertas combinaciones ambientales no ocurren en un determinado paisaje.⁷

Los métodos sometidos a prueba fueron: CoP (con el coeficiente de Czekanowski), ACT, OGGCW (sólo en caso de coenoclinas) EDNM (también con el coeficiente de Czekanowski) y tres versiones de CP, de acuerdo a las siguientes transformaciones de datos:

$$1) a^*_{ij} = a_{ij} - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m a_{ij};$$

$$2) a^*_{ij} = \frac{a_{ij} - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m a_{ij}}{\sqrt{\sum_{i=1}^m \left(a_{ij} - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m a_{ij} \right)^2}};$$

$$3) a^*_{ij} = a^o_{ij} - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m a^o_{ij}$$

$$\text{de modo que: } a^o_{ij} = \frac{a_{ij}}{\sum_{j=1}^n \left(\frac{a_{ij}}{(\text{valor máximo de la especie } j)} \right)}$$

La eficacia de los ordenamientos se midió con el índice EAP que se obtiene del análisis de Procrustes, y con la correlación de rango CK.

⁷ Minchin (1987) p. 102. En la lengua original, la cita dice así:

In the past, it has been implicitly assumed that environmental space is completely (and often uniformly) covered by samples. However, it is often the case in nature that certain combinations of environmental conditions do not occur in a particular landscape.

Cuadro 11.11

Sección A: Desempeños de ACT, OGGCW y EDNM (en una y dos dimensiones) con datos provenientes de coenoclinas con las siguientes propiedades constantes: diversidad beta = 1 R, patrón de disposición de sitios = regular, tendencias de totales de abundancia = ninguna. Las propiedades que varían son: el nivel de ruido en los datos (0.0, 0.1 y 0.2 F) y las formas de las curvas de respuesta (todas unimodales y simétricas; todas unimodales simétricas y asimétricas mezcladas; todas unimodales y extremadamente asimétricas; asimétricas con interacción, lo cual permite curvas bi y plurimodales).

* En este caso, EAP se calculó sólo con el primer eje del arreglo bidimensional.

		Formas de respuesta ecológica.											
		todas simétricas			mezcladas			asimétricas extremas			asimétricas con interacción		
		0.0 F	0.1 F	0.2 F	0.0 F	0.1 F	0.2 F	0.0 F	0.1 F	0.2 F	0.0 F	0.1 F	0.2 F
ACT	CK	1.00	0.99	0.98	1.00	0.99	0.99	1.00	0.99	0.96	0.98	0.93	0.90
	EAP	3.1	3.1	3.7	1.2	1.5	1.7	3.1	3.3	3.9	5.2	5.9	6.7
OGGCW	CK	1.00	0.98	0.93	1.00	0.99	0.94	0.99	0.97	0.93	0.97	0.93	0.52
	EAP	2.4	3.0	4.4	1.2	3.0	3.7	4.5	5.3	6.2	3.7	5.2	19.9
EDNM 1dimensión	CK	1.00	0.99	0.97	1.00	0.99	0.99	1.00	0.99	0.96	1.00	0.98	0.93
	EAP	3.3	4.0	4.7	2.6	2.8	2.7	2.8	3.1	4.1	4.2	3.6	4.6
EDNM* 2dimensiones	CK	0.99	0.97	0.94	1.00	0.97	0.97	1.00	0.97	0.94	0.99	0.92	0.81
	EAP	4.3	4.8	5.5	1.8	2.6	2.4	3.4	4.3	5.4	3.0	5.4	8.2

Sección B Desempeños de ACT y EDNM (en dos y tres dimensiones) con datos provenientes de coenoplanos con las siguientes propiedades constantes: diversidad beta = $1 \times 0.33 R$, patrón de disposición de sitios = regular, tendencias de totales de abundancia = ninguna. Las propiedades que varían son: el nivel de ruido en los datos (0.0, 0.1 y 0.2 F) y las formas de las curvas de respuesta (todas unimodales y simétricas; todas unimodales simétricas y asimétricas mezcladas; todas unimodales y extremadamente asimétricas; asimétricas con interacción, lo cual permite curvas bi y plurimodales).

* En este caso, EAP se calculó sólo con los primeros dos ejes del arreglo tridimensional.

		Formas de respuesta ecológica											
		todas simétricas			mezcladas			asimétricas extremas			asimétricas con interacción		
		0.0 F	0.1 F	0.2 F	0.0 F	0.1 F	0.2 F	0.0 F	0.1 F	0.2 F	0.0 F	0.1 F	0.2 F
ACT	EAP	6.3	6.4	6.4	7.1	7.6	9.3	9.4	9.2	8.7	5.8	6.1	7.5
EDNM 2dimensiones	EAP	4.3	4.2	12.2	8.0	9.0	11.1	5.8	6.4	6.8	5.1	5.7	7.1
EDNM* 3dimensiones	EAP	5.3	4.7	13.9	11.1	11.4	13.0	5.9	6.2	7.6	6.2	7.3	6.8

Sección C Desempeños de ACT y EDNM (en dos y tres dimensiones) con datos provenientes de coenoplanos con las siguientes propiedades constantes: diversidad beta = $1 \times 1 R$, patrón de disposición de sitios = regular, tendencias de totales de abundancia = ninguna. Las propiedades que varían son: el nivel de ruido en los datos (0.0, 0.1 y 0.2 F) y las formas de las curvas de respuesta (todas unimodales y simétricas; todas unimodales simétricas y asimétricas mezcladas; todas unimodales y extremadamente asimétricas; asimétricas con interacción, lo cual permite curvas bi y plurimodales).

* En este caso, EAP se calculó sólo con los primeros dos ejes del arreglo tridimensional.

		Formas de respuesta ecológica											
		todas simétricas			mezcladas			asimétricas extremas			asimétricas con interacción		
		0.0 F	0.1 F	0.2 F	0.0 F	0.1 F	0.2 F	0.0 F	0.1 F	0.2 F	0.0 F	0.1 F	0.2 F
ACT	D ₁	9.8	9.4	10.4	15.0	21.5	20.0	19.6	21.5	20.0	11.6	11.4	11.3
EDNM 2dimensiones	D ₁	6.4	6.7	8.6	7.3	8.1	7.8	12.7	13.2	14.7	6.8	7.3	8.6
EDNM 3dimensiones	D ₁	8.5	9.4	10.5	8.1	8.7	9.0	13.7	13.3	13.0	8.6	8.7	10.2

Como era de esperarse, CP y CoP incurrieron en el mayor grado de distorsión. El análisis de componentes efectuado con la matriz de correlación (la transformación 2 de arriba) fue más robusto que las otras dos variantes, incluso más que el método de coordenadas principales. Minchin no entra en demasiados detalles respecto a estos dos algoritmos; el grueso del artículo se dedica a los tres restantes.

El cuadro 11.11 muestra los comportamientos de ACT, EDNM y OGGCW para 36 simulaciones (12 en el caso de la ordenación gaussiana). Si asignamos a cada procedimiento el número de ensayos en que brindó mejores resultados tenemos lo siguiente: 25 para EDNM, 8 a ACT, 2 a OGGCW y 1 donde ACT y OGGCW recuperan la estructura original con la misma eficacia. La sección A del cuadro 11.11 se refiere a doce coenoclinas que se distinguen unas de otras por el tipo de respuesta de las pseudoespecies y el ruido incluido en los datos. Aquí se da el mismo fenómeno que ya había destacado Austin (1976): la ordenación gaussiana es sensible a respuestas asimétricas y distribuciones bi o plurimodales; además, pierde eficacia si los datos están cargados de error. Cuando estos dos factores se presentan de manera extrema, OGGCW se desploma y produce severos desajustes. En cambio, es un algoritmo poderoso mientras mayor sea el número de curvas simétricas y menos "sucios" sean los datos. ACT tiene una buena actuación con coenoclinas mixtas, es decir compuestas de distribuciones unimodales, tanto simétricas como sesgadas. Pero si acaso es marcada la oblicuidad y/o hay respuestas con más de una moda, entonces la técnica óptima es el escalamiento multidimensional. Nótese que esta última se presenta en dos versiones: en el caso de la solución bidimensional, todos los estadísticos de esa hilera se refieren al arreglo de sitios que resulta luego de proyectar la nube de puntos al primer eje. La sección B se remite a coenoplanos rectangulares, en términos de diversidad beta: aquí también el desempeño de ACT supera al de EDNM cuando las especies tienen respuestas mixtas. Curiosamente, si los gradientes del coenoplano acusan la misma tasa de recambio florístico, el análisis de correspondencia sin tendencia presenta fallas generales que se traducen en un "efecto lengua", esto es, la retícula de censos se comprime en uno de sus extremos. Semejante fenómeno ya lo habían reportado Kenkel y Orloci (1986) en atención a continuos gaussianos (ver figura 11.12). El trabajo de Minchin sólo enfatiza el hecho y pone de relieve que se acentúa si el comportamiento de los taxa es asimétrico y/o plurimodal.

El cuadro 11.12 muestra los desempeños de ACT y EDNM con varias ubicaciones de sitios en coenoplanos 1×1 R, sin ruido, y con tres tipos de

respuestas específicas. En total son 15 modelos y sólo en uno de ellos (patrón en forma de cruz, curvas simétricas) ACT toma la delantera. Quizá la superioridad del escalamiento multidimensional se deba a que todos los ensayos parten de un cuadrado ambiental, en términos de diversidad. De por sí, este escenario, como acabamos de ver, es donde falla ACT.

Cuadro 11.12

Desempeños de ACT y EDNM para coenoplanos 1 x 1 R con distintos tipos de respuestas específicas y diversos patrones de localidades

Aclaraciones: Todos los valores son medidas de EAP.

* En este caso, EAP se calculó sólo con los primeros dos ejes del arreglo tridimensional.

Respuestas ecológicas simétricas						
	Regular	Al azar	Concentrado en el centro	Concentrado en los bordes	En forma de T	En forma de cruz
ACT	9.8	21.8	8.8	12.7	17.2	5.9
EDNM 2dimensiones	6.4	6.7	7.0	8.0	9.0	8.3
EDNM* 3dimensiones	8.5	7.8	9.4	8.7	9.4	9.5
Respuestas ecológicas asimétricas extremas						
	Regular	Al azar	Concentrado en el centro	Concentrado en los bordes	En forma de T	En forma de cruz
ACT	19.6	26.8	17.6	15.2	17.5	13.0
EDNM 2dimensiones	12.7	14.1	12.1	14.7	12.0	11.9
EDNM* 3dimensiones	13.7	15.6	14.1	15.0	12.9	11.9
Respuestas ecológicas asimétricas con interacción						
	Regular	Al azar	Concentrado en el centro	Concentrado en los bordes	En forma de T	En forma de cruz
ACT	11.6	18.4	9.3	11.6	10.4	22.9
EDNM 2dimensiones	6.8	7.0	6.8	7.5	8.8	22.9
EDNM* 3dimensiones	8.6	9.2	7.5	10.5	9.5	16.9

Minchin concluye su artículo señalando que ante datos de campo reales, donde no se tiene certeza en cuanto a la estructura del continuo vegetacional subyacente, conviene desentrañarlo utilizando EDNM, pues se ha visto que es un algoritmo robusto, capaz de sortear diversas situaciones relativas a curvas de respuesta, ruido, etcétera. No obstante, hay un problema en lo tocante a definir la dimensionalidad de la solución. En el capítulo 4 se presenta un modo de remotar tal dificultad: producir varios diagramas que se distinguan unos de otros por el número de ejes, luego construir una gráfica de

estrés contra dimensionalidad y ver en que punto la tendencia forma un "codo". Esa fue la recomendación de Kruskal y es plausible siempre y cuando haya en verdad un codo. Pero si el trazo de maldad de ajuste versus dimensionalidad perfila una línea o una suave curva, sin dobleces exagerados, entonces el problema sigue allí.

Mientras se discutían las virtudes y defectos de AC, ACT y EDNM, ter Braak (1986, 1987) ideó un nuevo método de ordenación: el análisis canónico de correspondencia (ACC), que ofrece representaciones de gradientes, sitios, especies y variables ambientales, todas en un mismo diagrama de modo que es fácil vislumbrar relaciones destacadas entre estas categorías. Palmer (1992) fue el primero en evaluar el rendimiento de ACC con datos simulados, los cuales consistieron en un plano definido por dos gradientes ambientales perpendiculares, en el cual se ubicaron 24 localidades hipotéticas, dispuestas en una retícula regular de 6 x 4.⁸ Sobre esta plataforma se erigieron 300 respuestas poblacionales, todas ellas funciones beta, cuyos parámetros fueron seleccionados con base en los criterios a continuación:

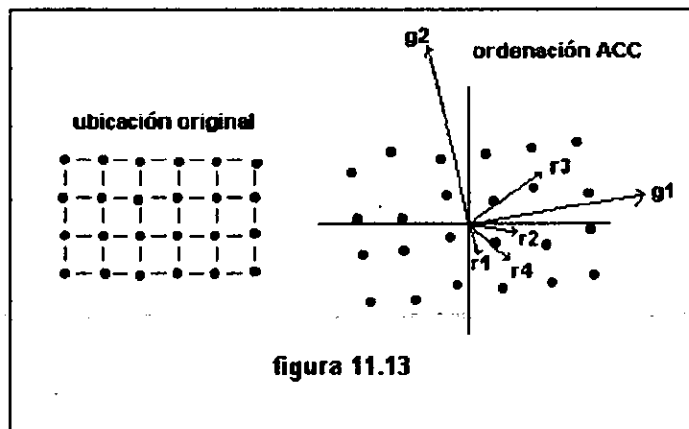
- 1) las abundancias modales se ubican en el intervalo 1 a 100 y acusan una distribución log-azar;
- 2) las dispersiones de las especies -es decir, la porción del gradiente que abarca la respuesta del taxón- se distribuyen normalmente con moda de 100 y desviación estándar de 30;
- 3) los parámetros de asimetría de las funciones beta, designados α y γ , se tomaron de una distribución uniforme al azar, en el intervalo de 0.5 a 3.

Palmer también experimentó con colocaciones innovadoras. Reprodujo las formas T y cruz generadas por Minchin, pero además incluyó un arreglo que semejaba una U, de tal modo que el segundo eje constituía una combinación cuadrática del primero. Ya hemos visto que durante los setentas y ochentas este tipo de patrón se consideró una deformación generada por ciertos algoritmos ordenadores, y hubo esfuerzos encaminados a diseñar técnicas para suprimir el "efecto herradura", los cuales rindieron fruto con el análisis de correspondencia sin tendencia. Sin embargo, Palmer se preguntó: ¿qué pasa si en lugar de ser un artificio de la técnica, las localidades

⁸ Minchin (1987) ya había puesto de relieve que el patrón de disposición de sitios influía en los resultados obtenidos con un determinado método de ordenación. Palmer (1993) siguió con la idea, pero encontró que no había una diferencia sustancial cuando ACC se aplicaba a una retícula regular o a una colocación al azar. Por tanto, su artículo se centra en los resultados conseguidos con la disposición 6 x 4.

realmente dibujan una herradura en algún ecoespacio? Incluso, ofreció un ejemplo factible de una situación semejante: supóngase que dos ejes ambientales- uno relativo a pH y otro a profundidad de manto freático- definen un plano. Puede darse el caso de que los parajes "secos" reporten valores de pH edáfico en derredor a la neutralidad y que algunos lugares inundados tengan suelos ácidos y en otros sean básicos. Resultaría entonces un arco de sitios, pero no como producto distorsionado de algún procedimiento ordenador, sino como algo inherente a los mismos datos.

En todos los ensayos, además de asignar a cada localidad dos valores de gradiente (g_1 y g_2), Palmer estipuló cuatro "variables ambientales" adicionales (r_1 , r_2 , r_3 y r_4), cuyas distribuciones eran uniformes al azar, pero no guardaban ninguna relación sistemática con las distribuciones de especies. El motivo de semejante añadido se vincula a la naturaleza misma de ACC, un método de ordenación que además de posicionar sitios y taxa con base en composiciones florísticas, también lo hace a partir de las caracterizaciones ambientales de los censos. Más aún, ACC revela las direcciones más importantes de cambio ecológico. En la simulación de Palmer, tales direcciones estaban dadas por g_1 y g_2 ; lo que quería evaluar el autor era si el algoritmo podía recuperar la retícula original, en relación a los dos gradientes, aún si se incluían r_1 , r_2 , r_3 y r_4 , variables que poco influían en la distribución de especies.



El artículo no entra en detalles respecto a estadísticos de eficacia, pues privilegia la evaluación visual. La figura 11.13 reproduce algunos resultados, donde se aprecia cuán respetuoso es ACC de los coenoplanos simulados. Palmer también corrió ACT con estos datos y obtuvo resultados satisfactorios, aunque de menor fidelidad que los de ACC. Donde mejor se nota esta

diferencia es en la prueba en la cual los sitios dibujan una herradura. Como era de esperarse, ACT desfiguró el patrón U; en cambio, ACC lo reprodujo con muy poca distorsión. De cualquier manera, hay que sopesar el éxito de ACC en los experimentos de Palmer. El autor no incluyó respuestas bi o plurimodales, lo cual seguramente hubiera mermado la capacidad del algoritmo.

CAPÍTULO 12

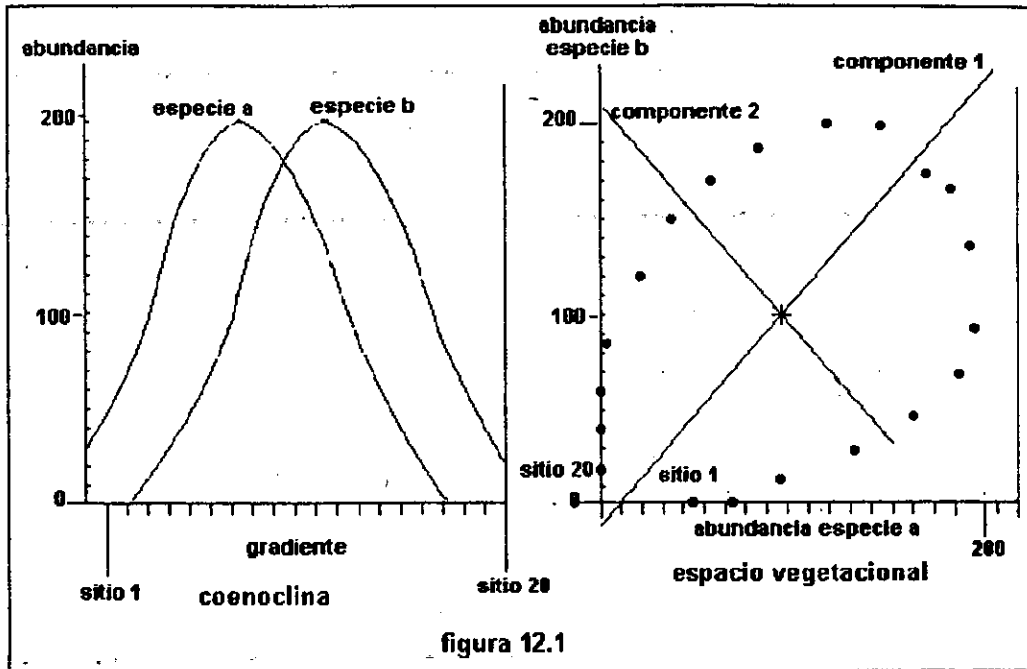
LA NATURALEZA DE LA DISTORSIÓN

La distorsión ocurre cuando se aplica un método ordenador a un cuerpo de datos cuya estructura subyacente no responde a los supuestos del algoritmo. Es por ello que algunas técnicas actúan mejor con ciertos modelos de continuo vegetacional que otras. Por ejemplo, la ordenación gaussiana de Gauch, Chase y Whittaker (1974) estuvo diseñada *ex profeso* para rescatar gradientes que se comportan según los lineamientos del programa CEP-1. Cualquier matriz de sitios versus especies que recoja esas condicionantes podrá ser ordenada por este método, presumiblemente sin distorsión alguna. Por tanto, el asunto se reduce a saber cuál es la naturaleza intrínseca de los censos y cuáles son los supuestos del ordenamiento, para así decidir si ambos son compatibles. Suena fácil pero, claro está, dista de ser sencillo. Sería menester desarrollar toda una serie de instrumentos diagnósticos para relevar la posible estructura "profunda" de los datos, así como tener bien definidas todas las suposiciones explícitas e implícitas de los algoritmos en cuestión. Ambas tareas aún están pendientes, lo cual debe parecer sorprendente, sobre todo en lo que respecta a la segunda. El sentido común nos llevaría a pensar que quien haya diseñado una técnica debe saber todos sus pormenores y estará en posición para deducir en qué circunstancias es adecuada o no. Pero la historia es un poco más complicada, como lo muestra el capítulo anterior: la eficacia de los procedimientos no se dedujo, se evaluó por inducción, y esos experimentos se seguían llevando a cabo aun años después de que apareciera el trabajo seminal donde se describe por primera vez el método en cuestión.

La literatura ofrece una tipología incipiente de distorsiones; los efectos "herradura", "arco" y "lengua", generados, respectivamente, por CP, PR y ACT, así como el arqueamiento producido por BC, son los desajustes más estudiados en lo tocante a ordenaciones de coenoespacios gaussianos. De cualquier manera, falta investigar las deformaciones ligadas a otros algoritmos con estos modelos continuistas. Considérense las ocasionadas por la escalación multidimensional no-métrica, ¿acaso son una modalidad de las cuatro anteriores, o se trata de algo muy distinto? La pregunta es pertinente para los demás procedimientos mencionados en páginas anteriores. Y si en lugar de ecoespacios fundamentados en curvas normales consideramos otras posibilidades -por ejemplo, situaciones con respuestas plurimodales- es de

esperarse una gran gama de efectos distorsionantes. A continuación ilustraremos algunos mecanismos detrás de tales desarreglos.

12.1.- El efecto herradura.

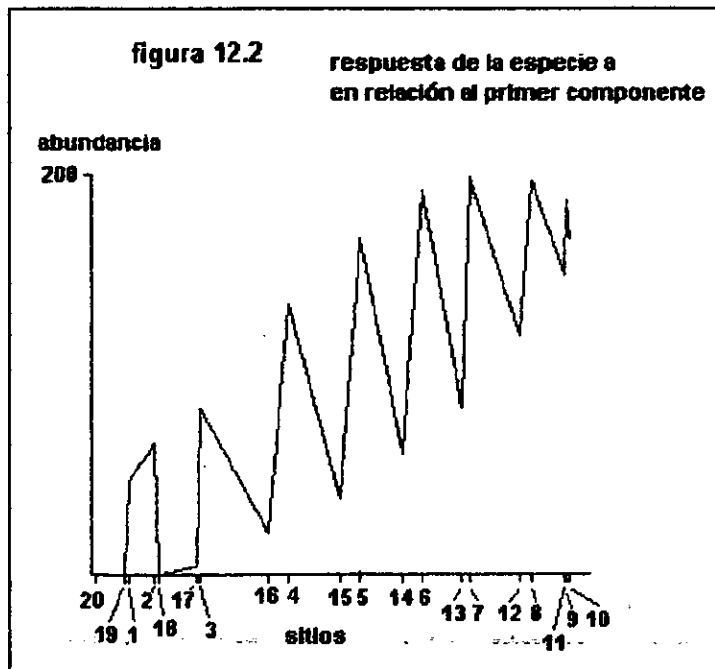


Cuadro 12.1

	especie a	especie b	especie a doble est.	especie b doble est.	sitios eje 2 CP(d.est.)	sitios eje 1 AC
sitio 1	47	0	0.158	0.000	-0.112	-1.02
sitio 2	66	0	0.186	0.000	-0.132	-1.01
sitio 3	83	13	0.193	0.030	-0.116	-0.74
sitio 4	135	29	0.241	0.051	-0.135	-0.66
sitio 5	168	48	0.261	0.074	-0.133	-0.56
sitio 6	192	67	0.272	0.094	-0.127	-0.49
sitio 7	199	92	0.267	0.121	-0.105	-0.38
sitio 8	197	135	0.247	0.167	-0.058	-0.20
sitio 9	187	167	0.227	0.200	-0.021	-0.07
sitio 10	168	187	0.204	0.224	0.013	0.04
sitio 11	150	198	0.184	0.240	0.038	0.13
sitio 12	119	197	0.153	0.250	0.067	0.23
sitio 13	83	187	0.115	0.257	0.099	0.37
sitio 14	60	171	0.090	0.254	0.115	0.47
sitio 15	38	149	0.063	0.245	0.128	0.58
sitio 16	21	116	0.041	0.224	0.129	0.69
sitio 17	4	84	0.010	0.202	0.135	0.90
sitio 18	0	62	0.000	0.177	0.125	0.99
sitio 19	0	39	0.000	0.142	0.100	1.00
sitio 20	0	19	0.000	0.100	0.070	1.00

Supóngase una coenoclina que consta de sólo dos especies y una secuencia de veinte sitios, tal como está representada en la figura 12.1, a la

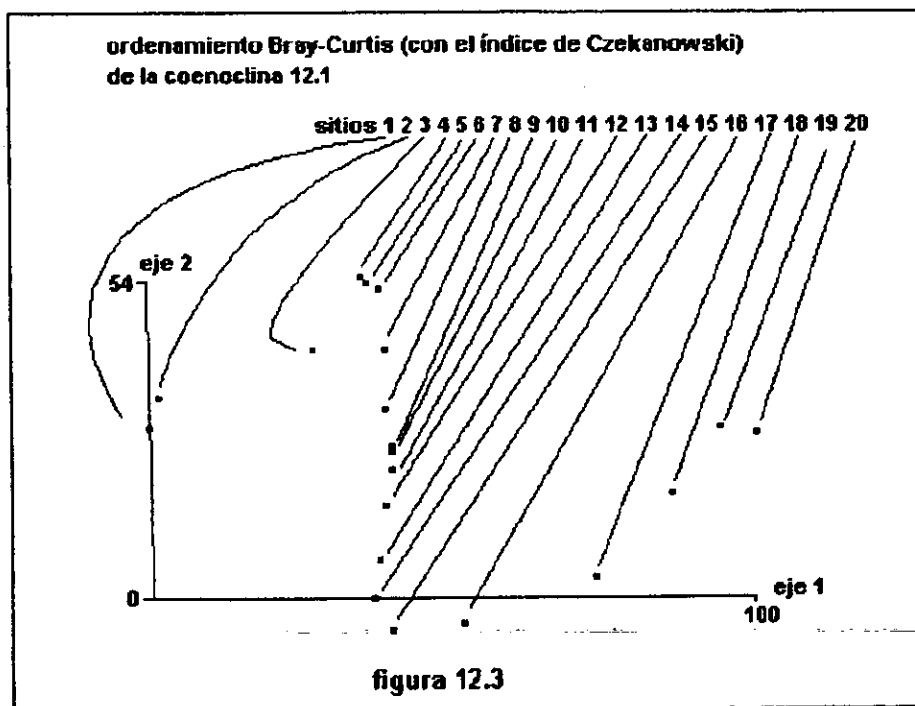
izquierda (las columnas dos y tres del cuadro 12.1 contienen las abundancias simuladas; el motivo de incluir las demás se hará aparente a lo largo del capítulo). Si acaso la misma información se plasma en un espacio vegetacional resulta el gráfico derecho. A pesar de que la información es la misma en ambos esquemas, el gradiente del primer recuadro se ha transformado en una herradura, casi una elipse, en el segundo. Allí, los sitios 1 y 20 están cercanos, aún cuando no contienen ninguna especie en común, por el hecho de ser lugares pobres, por que sólo cuentan con un taxón - distinto en cada caso- en poca cantidad. Por tanto, se ubican en derredor al origen del espacio vegetacional. Ahora imagínese que ejecutamos un análisis de componentes principales, centrado por especies, para que en efecto los nuevos ejes surquen las direcciones de máxima variación en la constelación del dibujo a la derecha.



Esos dos componentes no agregan ni quitan información alguna, simplemente constituyen un marco de referencia alternativo. No obstante, si el usuario de CP se conforma con una solución unidimensional, por que el primer componente explica una buena porción de la variabilidad, el ordenamiento resultante ni por asomo rescata el gradiente original. De hecho, el orden de sitios deja de ser del 1 al 20 y se convierte en:

20-19-1-2-18-17-3-16-4-15-5-14-6-13-7-12-8-11-9-10.

Por tanto, al reducir la dimensionalidad, entonces sí se trastocan las relaciones entre objetos. En la figura 12.2 se muestra la curva de respuesta de la especie a respecto al primer componente, la cual ya no dibuja una campana sino que delata una tendencia creciente, a pesar del zigzageo (el taxón *b* se comporta de manera muy similar). Es como si la solución unidimensional de CP impusiera otra estructura a los datos, estructura que "lineariza" o "monotoniza" las curvas poblacionales en relación a un gradiente indicativo de productividad.

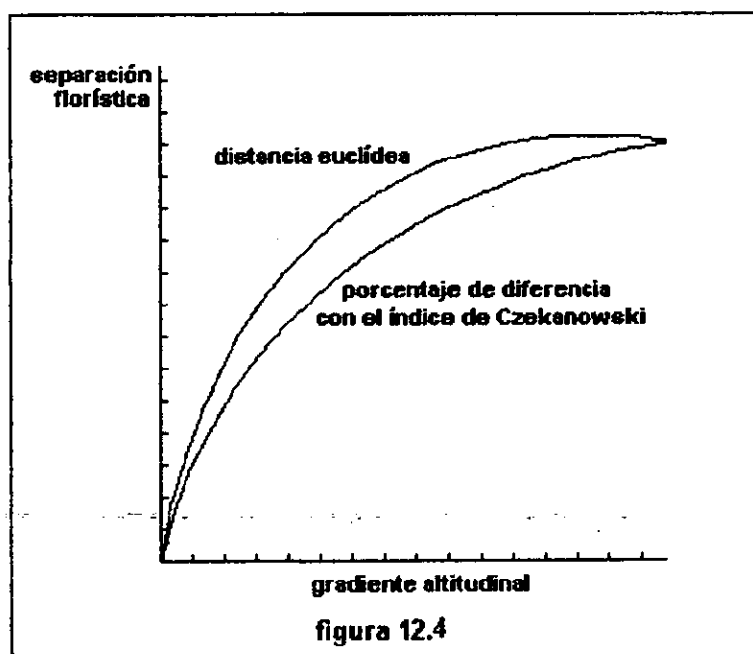


Los métodos polares que se basan en la distancia euclídea también son susceptibles al efecto herradura. Es más, con uno de ellos -SDW- Swan (1970) demostró la existencia de tal deformación. Si se utiliza esta medida de separación, entonces el primer eje construido, ya sea con BC, OS o SDW, para el ejemplo de la figura 12.1, es un línea que va del sitio 20 al 9, en el espacio vegetacional. No es igual al primer componente antes mencionado, pero sí es una solución muy similar. Ahora bien, si se ejecuta BC con el índice de Czekanowski, no ocurre la misma distorsión. En este caso, el par de localidades referenciales a escoger puede ser cualquiera de los siguientes: (1, 20), (1, 19), (1, 18), (2, 20) (2, 19) y (2,18), pues todos ellos acusan un porcentaje de disimilitud de 100. No importa con cuál se confecciona el primer eje, los demás censos se posicionan con base en las disimilitudes de

Czekanowski que guardan con los polos y, por tanto, tal posicionamiento no es una simple proyección geométrica sobre la línea privilegiada. En la gráfica 12.3 mostramos el ordenamiento Bray-Curtis -en dos dimensiones- de la coenoclina 12.1; para ello, hemos tomado la pareja (1, 20) como referencial del primer eje. Nótese que la abscisa altera menos el orden de localidades que su análoga de componentes principales; sin embargo, el arreglo manifiesta evidentes torsiones y desplazamientos.

12.2 El efecto arco del método Bray-Curtis.

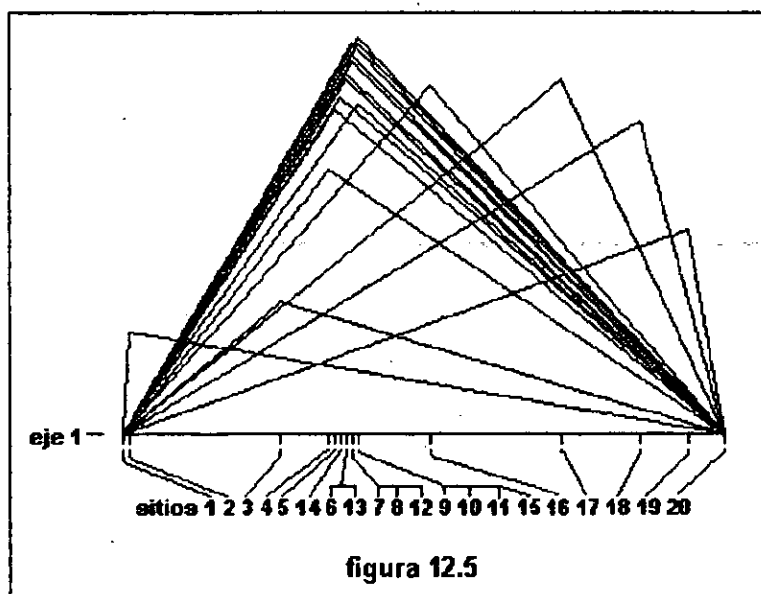
Beals (1973) vinculó las idiosincrasias del método BC con un fenómeno ya puesto en evidencia por Swan (1970): la distorsión tiene que ver con el hecho de que la medida de distancia florística no guarda una relación lineal con la separación ambiental entre una localidad y otra. Siguiendo esa pista, Beals contrastó el comportamiento del índice de Czekanowski y la distancia euclídea -en tanto medidas de desemejanza composicional- respecto



a un gradiente de elevación sobre el nivel del mar. Encontró que si se plasma la diferencia altitudinal (abscisa) contra la lejanía florística (ordenada), expresada como la separación media entre todos los sitios cuyas altitudes difieren por x metros, el resultado asemeja una exponencial negativa. Ahora bien; cuando el ensayo se ejecuta con la distancia euclídeana, esa exponencial

crece más rápidamente que si se emplea la disimilitud de Czekanowski (ver figura 12.4). Gauch (1973a), en un esfuerzo independiente, llegó a conclusiones similares, incluso llevó a cabo una demostración matemática de por qué es así. Pero cabe aclarar que lo expuesto en la figura 12.4 es válido sólo para determinados modelos de continuo, en particular aquéllos donde las especies estudiadas se comportan mayoritariamente como curvas de Gauss o por lo menos como respuestas unimodales.

Esta peculiaridad del índice de Czekanowski contribuye a que en el ordenamiento de la figura 12.3, el primer eje resituye en parte el gradiente original, a pesar de comprimir los sitios 4 a 14, los cuales ubica en posiciones muy cercanas. Semejante compactación tiene que ver con un efecto arco que entraña a todo eje construido con la técnica BC. Puesto que la línea de coordenadas es un trazo entre dos censos referenciales, y cualquier otro sitio se proyecta sobre ella de modo que los polos y esa tercera localidad describen un triángulo, el conjunto de vértices opuestos a la base dibuja un arco. Esto se ilustra en la figura 12.5 para el primer eje del gráfico 12.3.



La altura promedio de los triángulos influye cuánto se desplazan los sitios de sus posiciones en el gradiente original. Ya habíamos mencionado el fenómeno en el capítulo 11, cuando hablamos del estadístico P. Conforme aumenta la diversidad beta de la coenoclima original, más proclives serán los parajes a ubicarse en el centro de la ordenación y mayor será la altura media sobre el eje. Habrá una cantidad considerable de unidades de muestreo que

presentan poca similitud con cualquier de los polos; este es el caso para los censos 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, de la figura 12. 5. Si un sitio presenta un complemento de especies muy parecido al de un extremo, entonces es muy desemejante al otro y, por consiguiente, su triángulo se levantará poco respecto a la base, tal como sucede con la locación 2.

12.3. El arco del análisis de correspondencia.

La deformación generada por AC es de naturaleza doble. Por una parte, los objetos quedan comprimidos -es decir, con una espaciación muy reducida entre ellos- en los extremos del ordenamiento. Por otro lado, hay una relación cuadrática entre el eje x y el $x + 1$. La primer contingencia es ocasionada por el efecto herradura, pero de una manera muy particular. Si se desea ordenar localidades, la solución parcial de AC consiste en despejar una matriz Z y factorizar el producto ZZ^T en sus eigenvalores y vectores; esto ya lo discutimos en el capítulo 5. Ahora bien, Z toma la siguiente forma:

$$Z = \begin{bmatrix} \frac{a_{11}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{1j}} \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i1}}} & \frac{a_{12}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{1j}} \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i2}}} & \dots & \frac{a_{1n}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{1j}} \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{in}}} \\ \frac{a_{21}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{2j}} \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i1}}} & \frac{a_{22}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{2j}} \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i2}}} & \dots & \frac{a_{2n}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{2j}} \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{in}}} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \frac{a_{m1}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{mj}} \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i1}}} & \frac{a_{m2}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{mj}} \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{i2}}} & \dots & \frac{a_{mn}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{mj}} \sqrt{\sum_{i=1}^m a_{in}}} \end{bmatrix}$$

que no es otra cosa más que una doble estandarización simultánea de los datos originales. Pero decimos que es la solución parcial pues es menester volver a estandarizar los elementos de los eigenvectores; recuérdese que si

$$\begin{bmatrix} w_{1k} \\ w_{2k} \\ \dots \\ w_{mk} \end{bmatrix}$$

es el k -ésimo eigenvector de CP, entonces las coordenadas AC de los m sitios en el eje k son:

$$\sqrt{\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n a_{ij}} \times \begin{bmatrix} \frac{w_{1k}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{1j}}} \\ \frac{w_{2k}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{2j}}} \\ \dots \\ \frac{w_{mk}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n a_{mj}}} \end{bmatrix}$$

Ahora bien, en el capítulo 5 señalamos que el primer eigenvalor es 1 y la solución de AC relativa a esa raíz es trivial; si la tomáramos como primer eje del ordenamiento, todos los sitios tendrían posición de 1. Por tanto, el primer eje no trivial del análisis de correspondencia equivale al segundo eigenvector de componentes principales (componentes extraídos a partir de la matriz Z), pero re-estandarizado como lo indica la ecuación recién expuesta. Por eso la sexta columna del cuadro 12.1 enlista las coordenadas de los sitios en el eje 2 de CP, a modo de solución parcial del eje 1 de AC.

Todo este preludeo es necesario para dar cuenta de la distorsión ocasionada por AC, la cual ejemplificaremos enseguida con la coenocline 12.1. Luego de ejecutar la doble estandarización simultánea de las abundancias (ver cuadro 12.1, columnas 4 y 5), el espacio vegetacional queda como se muestra en la figura 12.6. Puede apreciarse que la relativización efectuada abre un poco la herradura. También se muestra la solución parcial de AC, la cual consiste en proyectar los sitios al segundo componente de un análisis CP

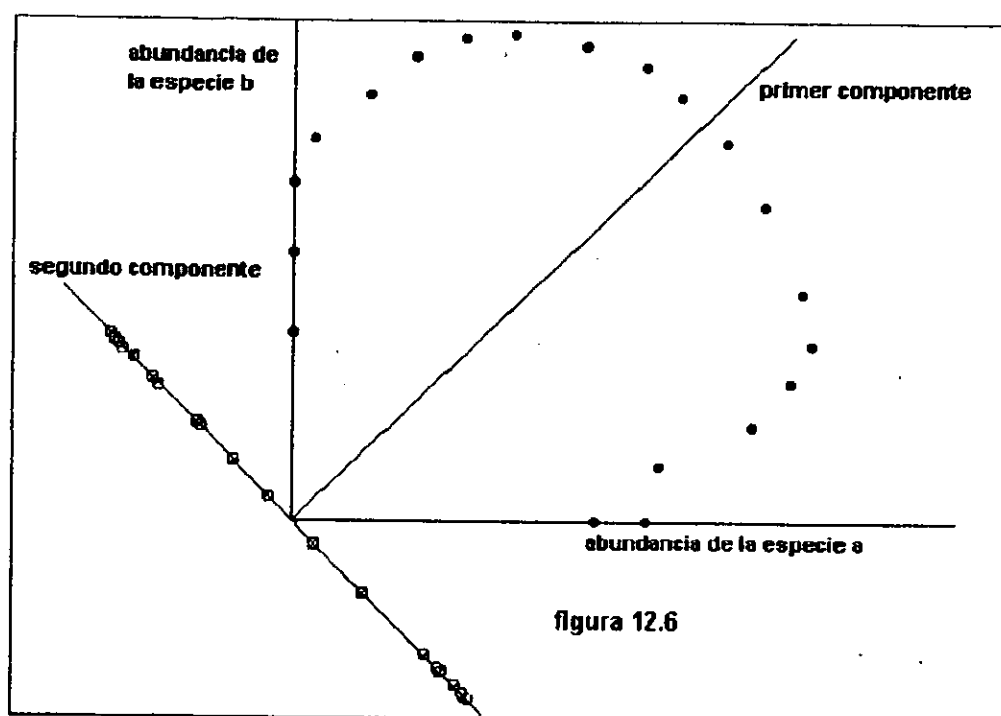
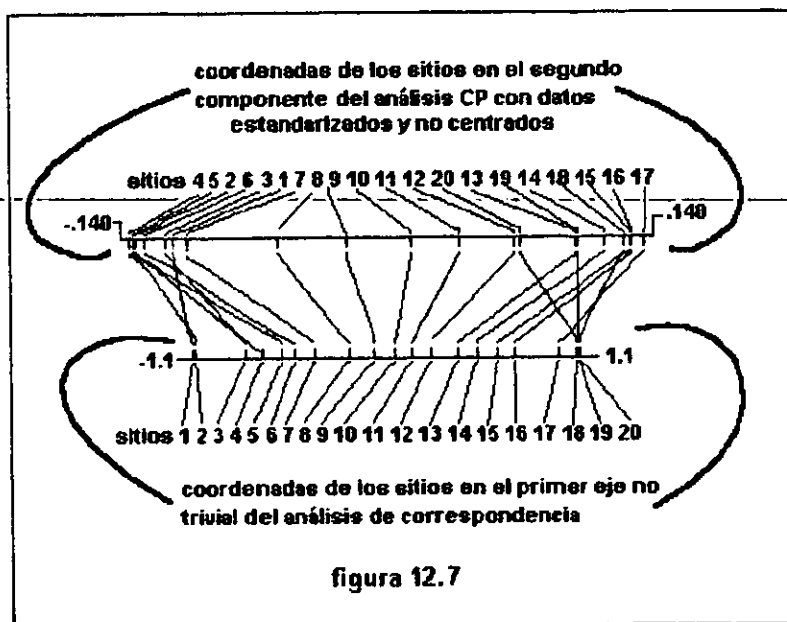


figura 12.6

no centrado -es decir no trasladamos el origen del sistema de coordenadas (ver columna 6 del cuadro 12.1).¹ Salta a la vista que en los extremos de ese segundo componente hay severas aglomeraciones y el orden de localidades no se corresponde con el que hay en el gradiente original. Sin embargo, las operaciones subsecuentes para arribar al ordenamiento AC final descomprimen tales apelotonamientos, incluso corrigen la secuencia de sitios, pero no son lo suficientemente fuertes como para desterrar la compresión por completo. La figura 12.7 representa el cambio de posiciones que ocurre al pasar del resultado CP a la solución AC (ver cuadro 12.1, columnas 6 y 7).

Así, la diferencia en el tamaño del intervalo intersitio es una secuela del efecto herradura. Pero la otra distorsión ligada al análisis de correspondencia, la relación cuadrática entre ejes consecutivos, es un asunto distinto. Puesto que tales líneas de coordenadas deben ser independientes o no correlacionadas entre sí, un buen candidato para el segundo eje de AC sería el primero, pero doblado.

¹ En lugar de factorizar ZZ^T , que es una matriz de 20 x 20, obtuvimos eigenvalores y vectores de $Z^T Z$, un arreglo de 2 x 2. Luego, posmultiplicamos Z por el segundo eigenvector y así despejamos las coordenadas de los sitios en el segundo componente. Gracias a la complementariedad de las versiones R y Q de CP, podemos proceder así sin problema alguno, es decir, si hubieramos partido de ZZ^T hubieramos llegado al mismo resultado (ver capítulo 3).



Digamos que la dimensión 1 está dada por:

$$[h_{11} \ h_{21} \ \dots \ h_{k1} \ h_{(k+1)1} \ \dots \ h_{(m-1)1} \ h_{m1}]$$

de modo que h_{i1} es la coordenada del sitio i en el eje 1, y supongamos además que los valores están en orden creciente y los que van desde h_{11} hasta h_{k1} son negativos, mientras que el resto son positivos (además, como sucede en la figura 12.7, hay cierta simetría de las coordenadas en relación al origen). Cualquiera de las dos siguientes posibilidades es ortogonal al vector recién presentado:

$$[h_{11} \ h_{21} \ \dots \ h_{k1} \ -h_{(k+1)1} \ \dots \ -h_{(m-1)1} \ -h_{m1}]$$

o bien

$$[-h_{11} \ -h_{21} \ \dots \ -h_{k1} \ h_{(k+1)1} \ \dots \ h_{(m-1)1} \ h_{m1}]$$

De hecho, el análisis de correspondencia produce un eje 2 semejante, si acaso los datos no están pautados por un segundo gradiente ambiental, o bien éste es muy débil en relación al primero (Peet *et al.*, 1988). Por eso, cuando se simula un coenoplano donde una dirección es más del doble de beta

diversa que la otra, la solución AC desemboca en un arco. En cambio, si ambas acusan tasas similares de recambio florístico, el algoritmo restituye bien el arreglo original en sus ejes 1 y 2.

Lo anterior da pie para hablar del efecto lengua de ACT. Ya hemos dicho que este método es un análisis de correspondencia que, además, presenta un dispositivo "eliminador de tendencia": se fragmenta el primer eje en x número de particiones y en cada una de ellas se ajustan los valores de los sitios de modo que éstos acusen una media de cero en la segunda dimensión. Se trata de un mecanismo *ad hoc* (Wartenberg *et al.*, 1987; Jackson y Somers, 1991) para deshacer el arqueamiento. Ahora imagínese un coenoplano, cuyas trayectorias reportan el mismo nivel de diversidad beta. Ya hemos dicho que AC lo vuelve a reproducir en sus ejes 1 y 2, pero si el usuario ejecuta ACT en lugar de AC, destruye la estructura original, pues elimina un arco inexistente.

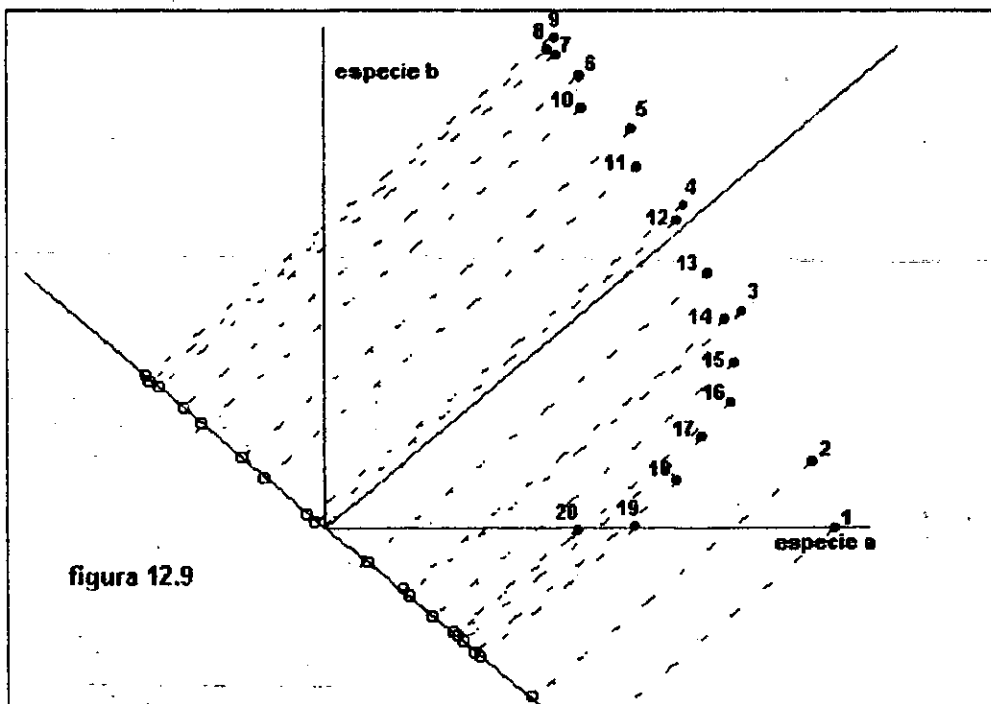
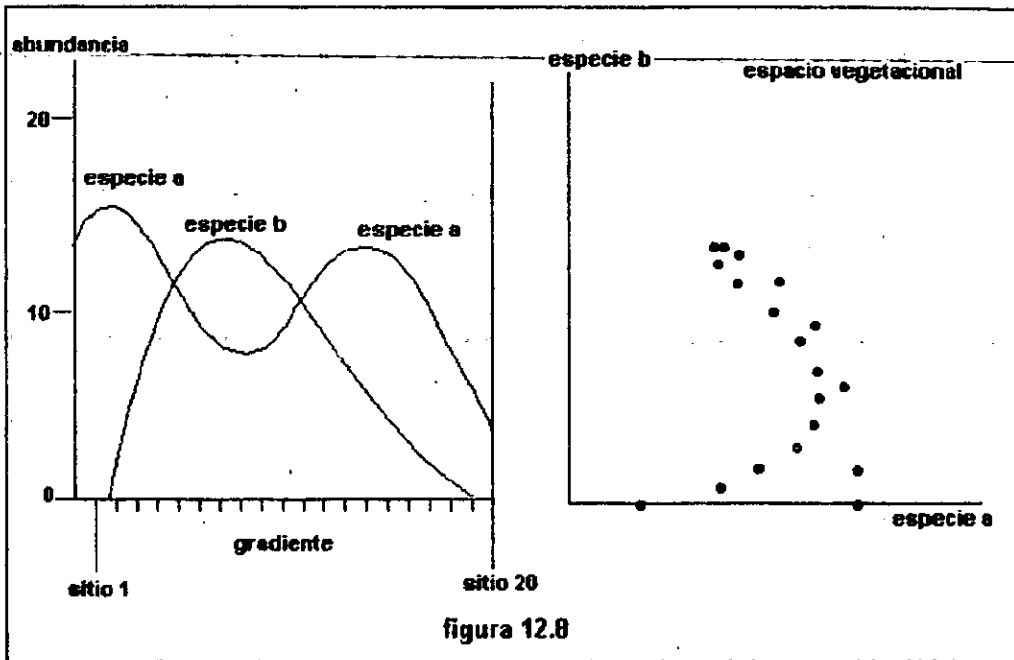
12.4. El análisis de correspondencia y continuos no gaussianos

Hasta aquí hemos visto lo que hace AC cuando las entradas provienen de continuos con respuestas simétricas y acampanadas. Pero ¿que sucede si los taxa responden de otro modo? El experimento de Austin (1977), pormenorizado en el capítulo anterior, concluye que el análisis de correspondencia² no es apto en casos donde las curvas poblacionales son asimétricas y/o plurimodales. Minchin (1987) formula un juicio semejante para ACT. Por tanto, vale la pena examinar la distorsión generada por estos algoritmos con una coenoclina no gaussiano.

El gráfico 12.8 (izquierda) pone de relieve dos distribuciones poblacionales que distan de ser normales: la especie *a* es bimodal y el taxón *b* es notoriamente asimétrico. El espacio vegetacional correspondiente, representado a la derecha, muestra un patrón bastante más complejo que una herradura. La proyección de los puntos a cualquier eje de coordenadas o a una combinación lineal de ellos no va a reedificar el gradiente de la coenoclina. Por tanto, las soluciones CP nos sirven de muy poco. Incluso, la doble estandarización simultánea no desenrolla la falange dibujada en la ilustración derecha de 12.8, solamente hace que la configuración esté menos postrada. En la figura 12.9 se plasma el espacio vegetacional, ya con

² En el capítulo 11 señalamos que Austin ensayó la promediación recíproca; vale la pena reiterar que PR y AC son algoritmos equivalentes.

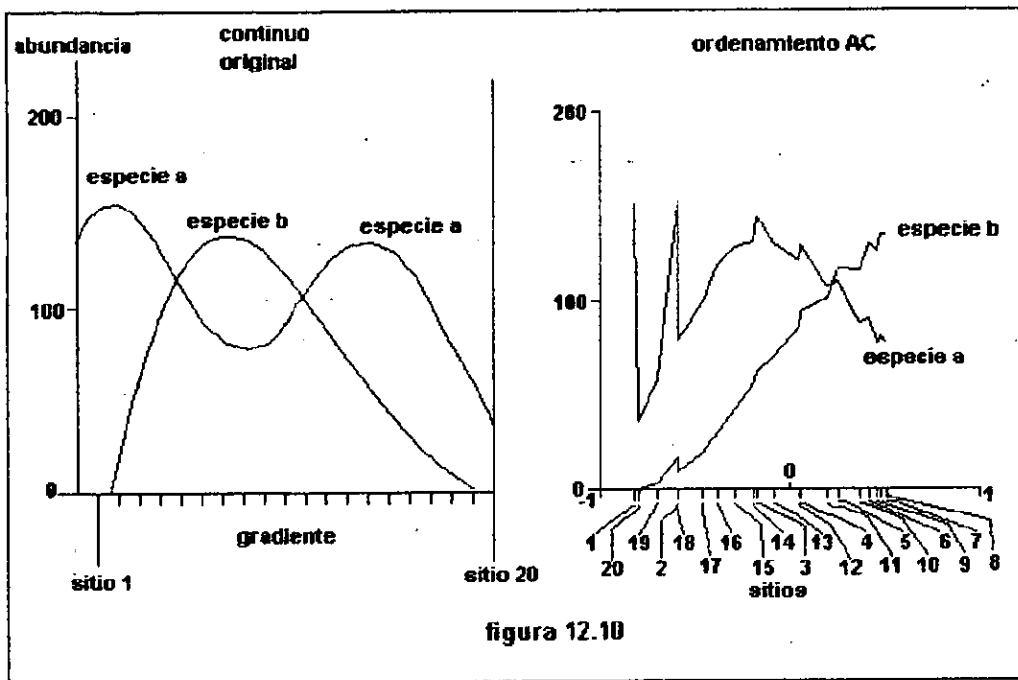
abundancias relativizadas, y las localidades se proyectan al segundo componente generado con CP (sin centrado de datos).



Luego de ejecutar el análisis de correspondencia, el orden de localidades queda así: 1-20-19-18,2-17-16-15-14-3-13-12-4-11-5-10-6-9-7-8. La figura 12.10 permite comparar el continuo original con las curvas

poblacionales en relación al ordenamiento AC; todas las cifras pertinentes están en el cuadro 12.2 (tanto en la figura 12.10 como en 12.11, 12.13, 12.14, 12.15 y 12.16, que se presentarán más adelante, las coordenadas de la ordenación se ajustaron a la escala de las abundancias).

A pesar de picos y quebrantos, la figura 12. 10 parece sugerir que AC tiende a obligar las distribuciones a comportarse como curvas unimodales, si bien convirtió la especie *b* en un trazo más o menos monótonico. De cualquier manera, un usuario que no conozca el armazón real de los datos y aplica AC podría concluir que el algoritmo ha puesto de relieve una trayectoria de hábitat donde las especies responden con distribuciones campaniformes, pero que el



muestro efectuado no ha sido exhaustivo y por eso *b* adopta una forma creciente: si se hubiera extendido la trayectoria, dicha especie también acusaría una curva unimodal. Toda esta ilusión se debe a que AC le impuso "su propia estructura", por así decir, a las abundancias. Si utilizáramos ACT, el resultado sería similar, aunque el espaciamiento entre localidades sería un poco más uniforme.

Cuadro 12.2						
	especie a	especie b	especie a doble est.	especie b doble est.	sitios eje 2 CP(d.est.)	sitios eje 1 AC
sitio 1	151	0	0.268	0.000	-0.167	-0.82
sitio 2	152	17	0.255	0.036	-0.131	-0.59
sitio 3	144	62	0.218	0.115	-0.042	-0.17

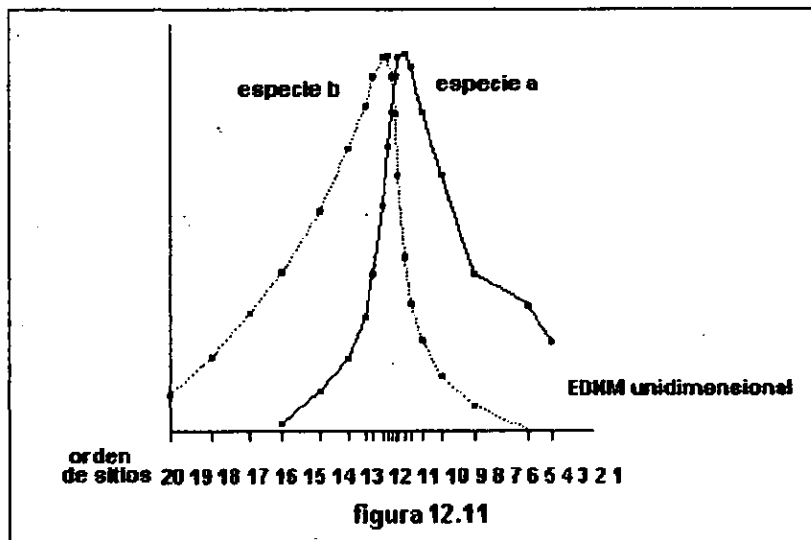
Cuadro 12.2 cont						
	especie a	especie b	especie a doble est.	especie b doble est.	sitios eje 2 CP(d.est.)	sitios eje 1 AC
sitio 4	129	94	0.188	0.171	0.016	0.06
sitio 5	110	117	0.159	0.211	0.066	0.26
sitio 6	90	130	0.132	0.239	0.105	0.42
sitio 7	81	135	0.120	0.250	0.120	0.48
sitio 8	77	135	0.115	0.253	0.126	0.51
sitio 9	78	126	0.119	0.240	0.113	0.46
sitio 10	88	116	0.134	0.221	0.089	0.37
sitio 11	107	101	0.162	0.191	0.048	0.20
sitio 12	121	86	0.183	0.163	0.013	0.05
sitio 13	130	70	0.200	0.135	-0.019	-0.08
sitio 14	131	56	0.209	0.111	-0.044	-0.19
sitio 15	128	42	0.214	0.088	-0.065	-0.29
sitio 16	119	30	0.212	0.067	-0.080	-0.38
sitio 17	99	19	0.198	0.048	-0.086	-0.46
sitio 18	79	9	0.183	0.026	-0.094	-0.59
sitio 19	58	3	0.162	0.010	-0.093	-0.70
sitio 20	36	0	0.131	0.000	-0.082	-0.80

12.5. Las distorsiones del escalamiento multidimensional no métrico

Cuadro 12.3					
	especie a	especie b	EDNM: configuración unidimensional	EDNM: eje 1, configuración bidimensional	EDNM: eje 2, configuración bidimensional
sitio 1	47	0	1.3623	-0.3672	-1.1027
sitio 2	66	0	1.1890	-0.5154	-0.8895
sitio 3	83	13	0.7762	-0.4376	-0.5829
sitio 4	135	29	0.5221	-0.5033	-0.2470
sitio 5	168	48	0.3736	-0.4573	-0.0527
sitio 6	192	67	0.2835	-0.4043	0.0560
sitio 7	199	92	0.2255	-0.3986	0.1486
sitio 8	197	135	0.1730	-0.3528	0.2813
sitio 9	187	167	0.1549	-0.3381	0.3522
sitio 10	168	187	0.1280	-0.3035	0.3811
sitio 11	150	198	0.1069	-0.2707	0.4059
sitio 12	119	197	0.0560	-0.1900	0.4167
sitio 13	83	187	-0.0127	-0.0600	0.3341
sitio 14	60	171	-0.0810	0.0531	0.3544
sitio 15	38	149	-0.2151	0.1894	0.4106
sitio 16	21	116	-0.4381	0.4076	0.4304
sitio 17	4	84	-0.7336	0.7502	0.2935
sitio 18	0	62	-0.9805	0.9443	0.0414
sitio 19	0	39	-1.2812	1.1024	-0.2951
sitio 20	0	19	-1.6089	1.1515	-0.7364

Como vimos en el capítulo anterior, Minchin (1987) concluyó que el escalamiento multidimensional era uno de los algoritmos idóneos para tratar de rescatar diversos tipos de continuos. A diferencia de componentes

principales, el análisis de correspondencia y el método de Bray y Curtis, a EDNM no se le ha asingando una distorsión característica, aunque, claro está, la técnica no es perfecta, como lo han puesto de relieve varios autores (Austin, 1976, Fasham, 1977, Kenkel y Orlocí 1986 y hasta el mismo Minchin). Sometimos los datos de los cuadros 12.1 y 12.2 al escalamiento para evaluar su rendimiento, pero también para detectar algún tipo de deformación sistemática que pudiera ocasionar dicho procedimiento. Utilizamos el programa DECODA, diseñado por el mismo Minchin, con el índice de Czekanowski como disimilitud experimental y la distancia euclidiana como separación en las configuraciones que va generando EDNM (ver capítulo 4). Esta selección, por cierto, es la que recomienda DECODA.³



En el cuadro 12.3 se muestran los resultados obtenidos luego de someter los datos relativos a la coenoclima constituida por curvas acampanadas -la que se representa en la figura 12.1- a dos modalidades de EDNM: una donde se estipula un sólo eje de salida (cuarta columna del cuadro 12.3) y la otra que redunda en un diagrama bidimensional (columnas 5 y 6). El estrés correspondiente al primer caso fue de 0.1356 y el del segundo fue de 0.083. La diferencia es grande, sin embargo, la solución unidimensional recupera el orden de sitios del gradiente original. Aún así, genera cierta distorsión, pues dichas localidades quedan comprimidas en el centro del eje, tal como se muestra en la figura 12. 11. Esto produce efectos interesantes en

³ Las ordenaciones con DECODA fueron posibles gracias a Salvador Sánchez-Colón, del laboratorio de Ecología Vegetal de Escuela Nacional de Biología del IPN, quien, además de enriquecer el presente trabajo con su revisión y comentarios, amablemente me ayudó a ejecutar tales ordenamientos en dicho laboratorio.

cuanto al comportamiento de las especies: siguen perfilando curvas unimodales, pero ahora son asimétricas y, además, los óptimos están muchos más cercanos que en la coenoclina original. La aglomeración en el centro es similar -aunque menos pronunciada- a la que hay cuando los datos se someten al método BC (ver figura 12.) De cualquier manera, es muy probable que la concentración sea efecto del índice de Czekanowski, pues éste se utilizó para ejecutar BC y EDNM.

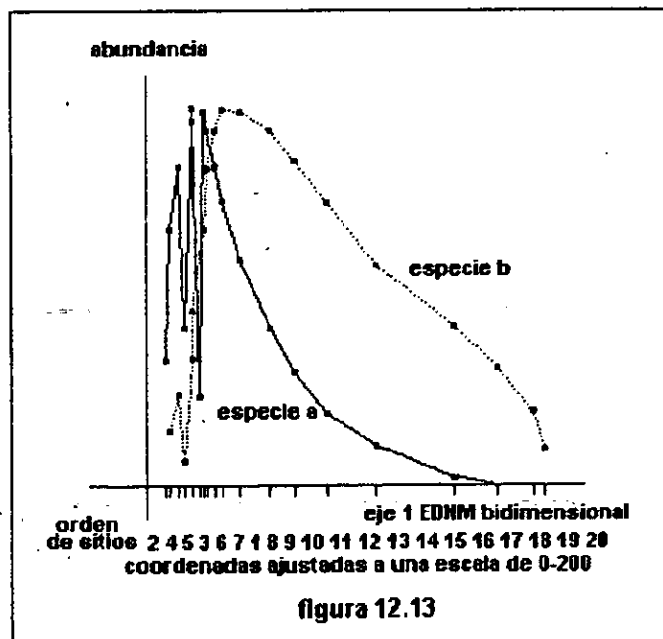
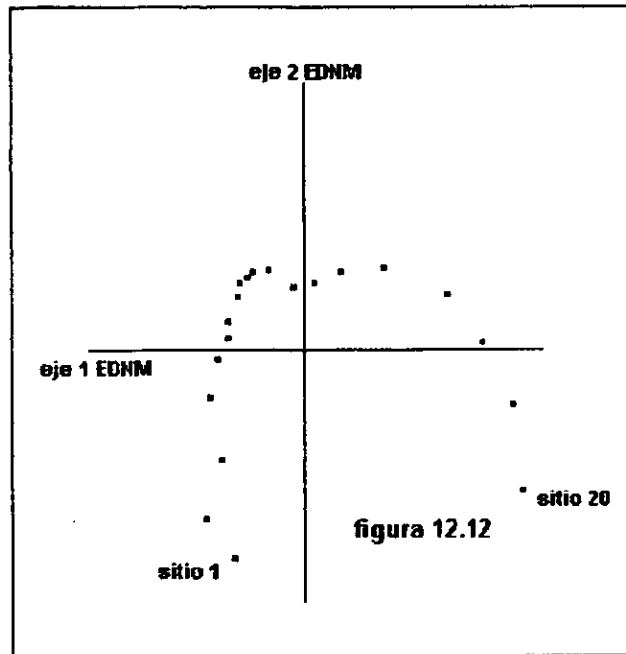
La solución bidimensional pone de relieve la herradura del espacio vegetacional (figura 12.1), pero más abierta y menos simétrica. Semejante transformación del patrón es, probablemente, más un efecto del índice de Czekanowski que del algoritmo. Al proyectar los puntos en la abscisa, el orden de sitios se altera ligeramente, pues el tercero se intercala entre las localidades 5 y 6, y el primero queda entre los parajes 7 y 8 (ver figura 12.12). Por otro lado, la compactación ya no se da en la parte central de la secuencia sino en el extremo izquierdo. La gráfica de esta proyección versus las abundancias está plasmada en la figura 12.13 y da la impresión de que las dos especies presentan respuestas unimodales -aunque el taxón a tiene dos quebrantos- con una fuerte asimetría positiva.

	especie a	especie b	EDNM: configuración unidimensional	EDNM: eje 1, configuración bidimensional	EDNM: eje 2, configuración bidimensional
sitio 1	151	0	0.3418	0.2615	0.5200
sitio 2	152	17	0.2203	0.1633	0.4336
sitio 3	144	62	-0.0657	-0.1527	0.2839
sitio 4	129	94	-0.2045	-0.2769	0.0903
sitio 5	110	117	-0.3193	-0.3395	-0.0975
sitio 6	90	130	-0.4016	-0.3543	-0.2646
sitio 7	81	135	-0.4561	-0.3447	-0.3241
sitio 8	77	135	-0.4716	-0.3547	-0.3471
sitio 9	78	126	-0.4389	-0.3305	-0.3125
sitio 10	88	116	-0.3759	-0.3307	-0.2127
sitio 11	107	101	-0.2813	-0.2978	-0.0466
sitio 12	121	88	-0.1729	-0.2271	-0.0729
sitio 13	130	70	-0.0995	-0.1774	0.1833
sitio 14	131	56	-0.0391	-0.0998	0.2337
sitio 15	128	42	0.0198	-0.0066	0.2499
sitio 16	119	30	0.0880	0.1203	0.1939
sitio 17	99	19	0.1917	0.2945	0.0464
sitio 18	79	9	0.4394	0.4797	-0.1054
sitio 19	58	3	0.7511	0.7327	-0.2776
sitio 20	36	0	1.2743	1.2411	-0.3197

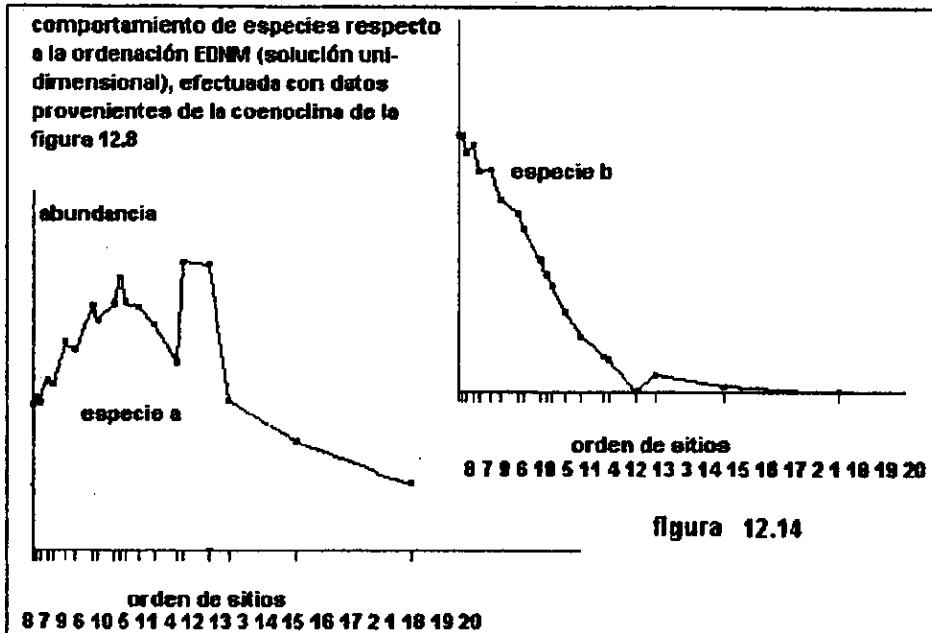
En el cuadro 12.4 aparecen los resultados tocantes a la ordenación efectuada con la coenoclina de la figura 12.8, es decir, de aquella donde la

especie *a* acusa una distribución bimodal y la *b* una campana asimétrica. De nueva cuenta, se presentan dos soluciones, la de un solo eje (estrés = 0.122) y la bidimensional (estrés = 0.026).

Resulta evidente que ni la solución unidimensional, ni el primer eje de la bidimensional recuperan el orden original de los sitios. La figura 12.14 muestra las dos curvas de respuesta en relación al ordenamiento de la cuarta



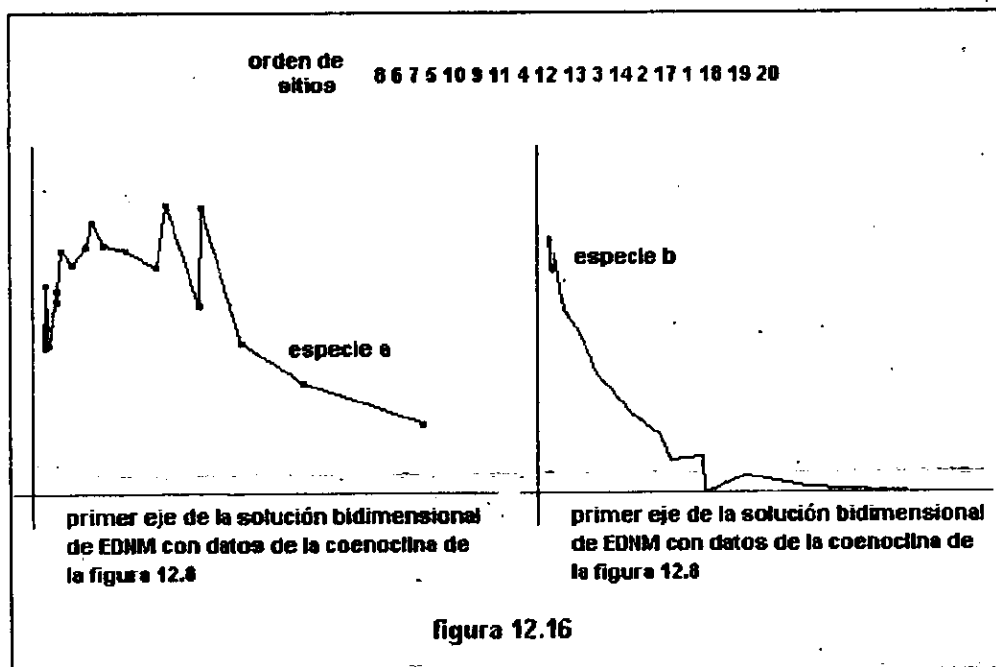
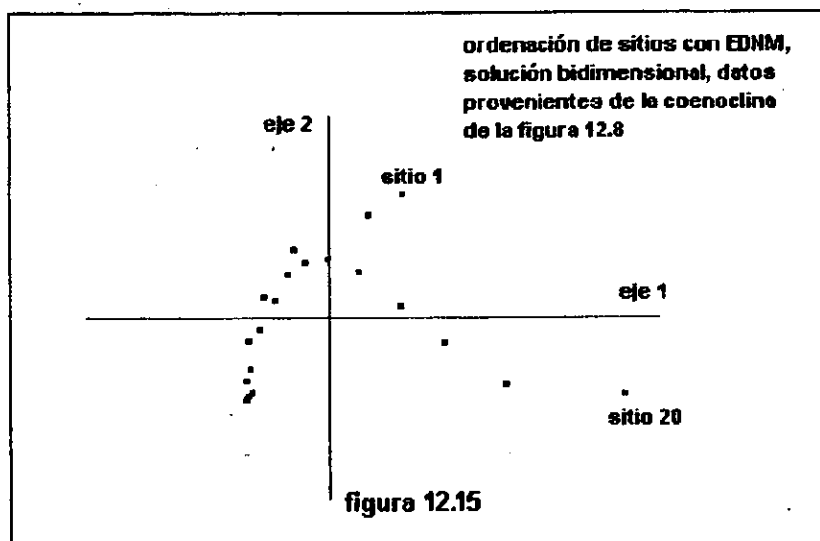
columna del cuadro 12.4 (EDNM en una sola dimensión). Las hemos presentado en gráficos separados para que se puedan apreciar sin interferencia. Aunque la secuencia de localidades es distinta a la producida con el análisis de correspondencia (ver figura 12.10), las tendencias de las curvas son más o menos similares a las que se observan con ese método. En efecto, con la solución unidimensional de EDNM, uno podría pensar que a



pesar de saltos y quiebres -los cuales se podrían interpretar como consecuencia de errores de muestreo, si los datos fueran de campo y se desconociera la naturaleza del continuo subyacente-, la especie *a* deja entrever una distribución unimodal y la población *b* una propensión lineal. El análisis de correspondencia sugiere tendencias semejantes, aunque allí la trayectoria de *b* es creciente y en la figura 12.14 es decreciente. Otra posible interpretación de 12.14 es que la especie *a* es bimodal, gracias al exagerado despunte entre los sitios 1 y 2 (las posiciones dieciseis y diecisieteabas, de izquierda a derecha).

La gráfica 12.15 corresponde a la configuración de sitios en la solución bidimensional de EDNM. Se logra apreciar la "falange" del espacio vegetacional (figura 12.8), pero en una orientación distinta, como si hubiera sufrido una rotación; además, da la impresión de que se "estiró" el segmento que abarca a las localidades 16, 17, 18, 19 y 20. En la ilustración 12.16 se ofrecen las respuestas de los dos taxa, respecto a la abscisa de dicho ordenamiento. Los comportamientos son similares a los de la figura 12.14.

Las deformaciones generadas con los datos extraídos de la figura 12.8 tienen que ver con la diferencia entre proximidad florística y proximidad ambiental. En esa ilustración, hay sitios muy similares en cuanto a composición de especies, pero bastante separados entre sí, en lo concerniente a sus posiciones en el gradiente de la coenocline. Tal es el caso



de las localidades 5 y 11, por ejemplo. Puesto que el mecanismo de EDNM consiste en llegar a un arreglo donde la relación entre disimilitudes experimentales y distancias en el diagrama es lo más monótonica posible, y

puesto que ejecutamos la ordenación con desemejanzas florísticas, ninguno de los ensayos reprodujo el gradiente original. Uno podría decir que el problema se resuelve si EDNM se lleva a cabo con disimilitudes ambientales, pero esto no es tan fácil. De hecho, con datos reales el usuario no sabe cuál es la separación de dos sitios en un gradiente subyacente (su tarea es, precisamente, descubrir esa gradación). No obstante, quizá brinde buenos resultados ejecutar EDNM con un índice de disimilitud que combine abundancias de especies y otras variables bióticas y abióticas que sí se pueden medir en el campo.⁴ El mismo coeficiente de Czekanowski se puede utilizar de este modo, aunque a lo mejor es menester ajustar todas las variables a una misma escala.

12.6 La ordenación ideal

¿Existe un método "ideal" de ordenación? Palmer responde la pregunta con un rotundo no.⁵ Pero si existiese, dice el investigador, debería tener los siguientes atributos:

- recupera gradientes sin distorsión alguna;
- si existen aglomerados en la naturaleza, entonces deberán figurar en el diagrama de ordenación;
- no produce aglomerados donde no existen;
- la similitud ecológica está relacionada con la proximidad en el espacio de ordenación;
- la escala de los ejes está relacionada con la diversidad beta;
- el método no es sensible al ruido;
- es posible detectar y discriminar los efectos del ruido;
- no es necesario estipular de antemano el número de ejes;
- la solución es la misma, sin importar cuántas dimensiones decide ver el usuario;
- todos los sitios reciben el mismo tratamiento, a menos que el usuario disponga de otra cosa;
- no requiere de mucho tiempo computacional;

⁴ La recomendación se puede hacer extensiva a todos los demás métodos de ordenación que operan a partir de matrices de distancia o disimilitudes. La excepción, por supuesto, es ACC, pues ésta ya incluye un dispositivo para posicionar los sitios con base en las abundancias de los taxa y los valores de otras variables.

⁵ Palmer diseñó una página Web, cuya dirección es <http://www.okstate.edu/artsci/botany/ordinate>. En ella hay un apartado sobre el método "ideal" de ordenación, de la cual obtuve los lineamientos que aquí se exponen.

- para el usuario con inclinaciones matemáticas, se trata de un método elegante;
- para el ecólogo se trata de un método accesible, poco costoso y fácil de entender.

Todos los algoritmos que hemos reseñado en estas páginas violan el primer requisito en cierto grado, según a qué modelo continuista se enfrentan. Sin embargo, los diagramas 12.1 y 12.8 permiten explorar un mecanismo que quizá redunde en algo parecido a un procedimiento ideal. El gradiente original se retuerce -sea como herradura o como falange- en el espacio vegetacional correspondiente a cada figura. En cualquiera de los dos casos, con sólo tomar los extremos de la sinuosidad y estirla se resitituye la trayectoria ambiental. Convendría generalizar este principio y diseñar un protocolo que: 1) detecte la "hebra" más destacada de puntos en el espacio columna (o hilera) de la matriz de datos y 2) extienda y tense tal ondulación. Tratándose de m objetos en un sistema de n ejes, hay que vislumbrar la "hebra" como una especie de cordón k -dimensional ($k < n$) que serpentea por toda la configuración. Sería de esperar entonces que esas k direcciones perfilaran k vectores hábitat. El mapeo paramétrico de Carroll y Douglas (1966) se diseñó con esta idea en mente; por eso es un planteamiento muy atractivo, aunque fallido por su complejidad e incapacidad de regenerar ciertas estructuras de datos (ver capítulo 11). A pesar de los escollos de MP, la noción de una cuerda k -dimensional sigue siendo poderosa; el problema estriba en cómo descubrirla. Puesto que una constelación $m \times n$ puede estar surcada por una infinidad de tales filamentos, la técnica tendría que incluir un aparato que tamice candidatos, con base en uno varios o estadísticos *ad hoc*. Así, el fallo de MP seguramente reside en cómo selecciona el "cable" y en el índice que emplea para sustentar dicha opción.

Más allá de estas especulaciones, la búsqueda de un algoritmo robusto debe partir de aquello que no se quiere deformar. Decir que un método es el "mejor" puede significar dos cosas: 1) es mejor por que no importa sobre qué modelo de continuo trabaja, siempre producirá resultados satisfactorios; o bien, 2) es mejor para un determinado concepto continuista. Austin (1977) y Minchin (1987) entendían la cuestión tal como se plantea en el inciso 1. En cambio, no es descabellado ubicar a Gauch y Whittaker (1972a, 1976), los arquitectos de los programas simuladores de Cornell, como partidarios de la segunda acepción, pues ellos se sustentaban en una teoría específica del

continuo vegetacional, misma que está incrustada en los supuestos de sus programas.

Arriba hemos puesto de realce que los métodos ordenadores imponen una estructura a los datos. Por lo menos queda claro en los casos de CP y AC (en consecuencia, PR) y es muy probable que la afirmación se pueda generalizar a otros procedimientos. Gauch y Whittaker llegaron a sus lineamientos para simular coenoclinas luego de revisar varias investigaciones, en las cuales se descubrieron gradientes con base en la técnica ODPP. En el capítulo 5, emparentamos ODPP con el análisis de correspondencia, puesto que ambos cuentan con el mismo dispositivo "ponderador", por así llamarlo. Quizá, entonces, los axiomas de Gauch y Whittaker no reflejen una entidad biológica real, sino la impronta que ODPP deja en los registros de vegetación. Uno podría replicar que Curtis y McIntosh (1951), mediante una técnica distinta, llegaron a un modelo continuista parecido; sin embargo, OEDP -el instrumento empleado por Curtis y McIntosh- presenta el mismo o casi el mismo dispositivo que ODPP. Por tanto, es probable que imponga una estructura semejante.

Lo anterior sólo es una reflexión que amerita un estudio más a fondo. No obstante su vaguedad, deja en el aire una interrogante: ¿de qué sirve ordenar cuando no hay modo de saber con certeza si el producto rescata una entidad natural o es simplemente un artefacto? La respuesta reside en la promesa que ofrece el continuo vegetacional como marco de investigaciones futuras, promesa que Curtis y McIntosh ya habían reseñado hace 50 años. Si en efecto todo paisaje está sustentado por tendencias de cambio ecológico preponderantes, y si en relación a estas trayectorias existen respuestas poblacionales prototípicas y sobrelapadas, entonces uno puede estudiar una gran gama de eventos biológicos en una sucesión dirigida de contextos naturales. Puede investigar desde el comportamiento de atributos comunitarios -productividad, diversidad alfa, tipos y frecuencia de disturbio, etcétera- pasando por la conducta de parámetros demográficos -por ejemplo, la tasa de mortalidad de la especie x a lo largo del gradiente- hasta transformaciones de estructuras vegetales y sus funciones en consonancia con la gradación de hábitats. No es poca cosa lo que oferta el marco continuista; por eso vale la pena invertir esfuerzos en diseñar y evaluar técnicas cuya finalidad es poner de realce dicho continuo. Si en el camino se descubren escollos y esto da pie a discurrir por filigranas matemáticas, ni modo, esos son los gajes del oficio.

CAPÍTULO 13

CONCLUSIONES

A lo largo de los años cincuenta, la sinecología se hace de cuatro modos de ordenar: el procedimiento de Curtis y McIntosh (OEDP), componentes principales (CP), la ordenación directa de Whittaker mediante promedios ponderados (ODPP) y el método Bray-Curtis (BC). Quienes ofertaron OEDP, ODPP y BC lo hicieron con la hipótesis individualista de Gleason en mente; Goodall, el introductor de componentes principales en la fitosociología, no participa de esa deuda intelectual. Tales alianzas con una generación previa de botánicos parecen una cuestión menor, pero no es así, ya que orientaron los esquemas de tratamiento de datos y dejaron su huella en las consideraciones teóricas concernientes a la relación entre comunidades vegetales y el medio.

Gleason, Curtis, McIntosh y Whittaker eran todos norteamericanos (o por lo menos, todos se habían formado como ecólogos y practicaban la disciplina en Estados Unidos). El primero conoció las soledades de la disidencia académica, pues su concepción chocó con la teoría vegetacional en boga de F. Clements, acerca de la formación. Los tres últimos despuntan años después, justo cuando la cosmovisión clementsiana iba a pique; no en balde tomaron y pulieron un concepto de vegetación contrario al *status quo* saliente. Ahora bien, Goodall era australiano: los ires y venires de la ecología norteamericana le quedaban un tanto alejados. Cuando él expuso las bondades de componentes principales, no parecía estar interesado en mostrarse partidario de una vertiente individualista de la asociación vegetal. Más bien lo que pretendía hacer es señalar la utilidad de representaciones espaciales para destacar patrones comunitarios o, mejor dicho, destacar la constelación que arman los distintos ensambles florísticos de una región. Semejante imagen -dice Goodall a sus lectores- facilita detectar tendencias en las unidades de muestreo: sea una nube homogénea o cúmulos distintivos que quizá pongan de relieve distintas asociaciones, sociedades, formaciones u otras categorías de la taxonomía vegetacional; también muestra que los ejes principales de la configuración pueden indicar direcciones ambientales importantes. El análisis de componentes se ofreció como el instrumento idóneo para representar dicho arreglo.

Quien revise la literatura encontrará que el término *continuo*, tal como lo emplea Goodall (1954), y el *continuo vegetacional* de Curtis y McIntosh comparten cierto espacio semántico común, pero en sí son dos entidades distintas (~~los rótulos continuo, gradiente de comunidades y/o coenoclima de Whittaker~~ son, a nuestro modo de ver, equivalentes al concepto de Curtis y McIntosh). La diferencia es sutil, pero tuvo implicaciones importantes en la historia de la ordenación. Para Goodall, el espacio donde se representan los ensambles florísticos es un espacio continuo; es decir, cada punto en él corresponde a un conjunto de abundancias de especies, sea que ese conjunto es lo que realmente midió un investigador en un sitio y tiempo determinado, o bien sea una combinación potencial de plantas. Para los norteamericanos, continuo se refiere a algo mucho más estructurado: un gradiente ambiental cuyas posiciones denotan agregados de factores ambientales (realmente medidos o potenciales), y sobre dicha gradación se levantan varias curvas que corresponden a las distribuciones poblacionales de las especies que el investigador ha privilegiado. Incluso, Curtis, McIntosh y Whittaker destacan una condición adicional: las curvas son unimodales y no hay dos que tengan la misma moda, o bien algunas pueden ser plurimodales, pero el punto donde reportan una máxima abundancia es exclusivo de esa especie. A tales conclusiones llegaron luego de instrumentar OEDP y ODPP, como si esos métodos labraran un anillo justo a la medida del dedo glesoniano.

Nada de esto hay en el artículo de 1954 de Goodall, y conste que el australiano sí se preocupó de graficar el comportamiento de las especies más importantes respecto a los ejes principales revelados por CP. Huelga decir que en lugar de curvas campaniformes, sobrelapadas pero con modas diferentes, las respuestas dibujaron trazos monotónicos -ya sea crecientes o decrecientes- para casi todos los taxa, salvo dos. Estos resultados no se deben a una peculiaridad de la comunidad estudiada por Goodall, más bien expresan la impronta que deja componentes principales en los datos. Si uno construye una matriz de sitios versus especies, en realidad tiene un sistema de coordenadas donde las unidades de muestreo figuran como puntos, cuya proyección al *i*-ésimo eje da la abundancia del *i*-ésimo taxón en esa localidad. Ahora bien, si uno confecciona un sistema alternativo, de modo que los nuevos ejes son combinaciones lineales independientes de los anteriores -operación que ejecuta CP-, y luego grafica las abundancias de una cierta especie *j* en relación con alguno de estos nuevos ejes,

la tendencia observada será lineal o, en su defecto, monotónica. Aún así, el autor tuvo la suficiente perspicacia para advertir la posibilidad de respuestas acampanadas.

Da la impresión de que semejantes diferencias entre los norteamericanos y Goodall pasaron desapercibidas, o bien no se les dió la importancia debida en la literatura de los años cincuenta y sesenta. Al fin y al cabo, los investigadores mencionados arriba se ubicaban dentro del campo de la ordenación (término acuñado por el mismo Goodall), un tema de vanguardia en la sinecología de ese periodo. Años después, a mediados de los setentas, Noy-Meir (1974) intentó resaltar las diferencias introduciendo el vocablo *catenación* para designar todos aquellos métodos que ordenan elementos en secuencias continuas, con base en las similitudes locales. Construir coenoclinas, tal como lo hace OEDP y ODPP, es ejecutar una catenación, según Noy-Meir; pero proyectar una matriz de datos a un espacio de menor dimensionalidad, como lo hace componentes principales, es un ejercicio de ordenación. Dicho sea de paso, esta discriminación terminológica no se generalizó en la literatura: la mencionamos aquí pues nos sirve para resaltar que en los cincuenta surgieron dos grandes estrategias con diferentes cargas teóricas en cuanto a cómo se concibe la vegetación.

De cualquier manera, los actores del momento no se percataron de la disimilitud: Noy-Meir hizo hincapié en que el algoritmo Bray-Curtis no es una catenación sino un ordenamiento más afín al método de componentes, aunque Bray y Curtis lo hayan concebido como una extensión multidimensional de OEDP. Durante los sesenta, casi todas las modificaciones propuestas a dicha técnica polar estaban dirigidas a hacerla más parecida a componentes principales. Otras propuestas de esa década, por ejemplo, los vectores posicionales de Orloci, se pensaron como simplificaciones de CP, más burdas quizá, pero conservando el mismo sabor y, a la vez, con la ventaja de estar menos atiborrados de cálculos numéricos. En estos trabajos abunda la palabra continuo, pero es notoria la falta de reflexión sobre cómo son las curvas poblacionales respecto al gradiente y demás cuestiones propias del continuo vegetacional. Incluso, uno de los primeros esfuerzos para comparar el desempeño de varias técnicas ordenadoras (Austin y Orloci, 1966) finca el éxito en la variabilidad explicada por el diagrama resultante y no por la capacidad del algoritmo para rescatar o revelar una estructura congruente con los lineamientos del continuo vegetacional o con alguna variante de este concepto. Por supuesto,

hubo excepciones al embrollo: van Groenewoud (1965) tenía muy claro las incompatibilidades entre componentes principales y los modelos de coenocline con respuesta gaussianas. Es más, fue el primer autor en poner de relieve que la técnica es provechosa cuando los gradientes subyacentes a una flora determinada son poco beta diversos.

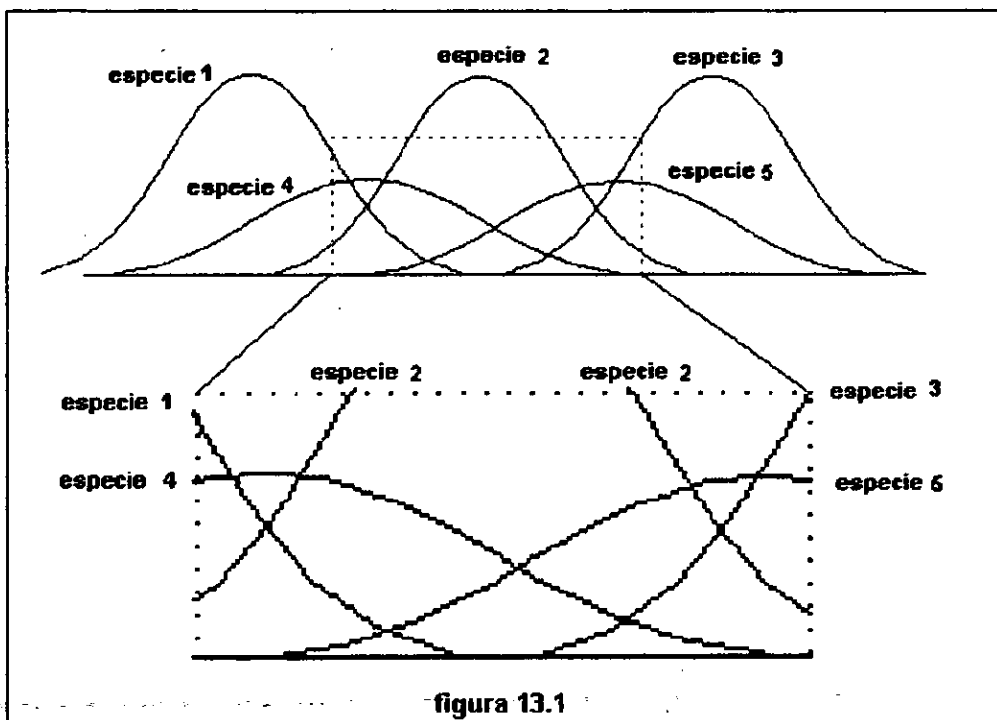
De cualquier manera, los textos de aquella época parecen optimistas en cuanto que vislumbran una solución satisfactoria y única al problema de cómo revelar direcciones ecológicas significativas, mediante la secuenciación de comunidades. Sin embargo, el experimento de Swan (1970) dejó bien en claro que no cualquier método de ordenamiento es compatible con cualquier teoría de continuo. Semejante hallazgo generó una crisis, pero debemos entenderla como un proceso largo -desde los setentas hasta los noventa-, multifacético, en el cual se han ido revelando varios puntos nodales conforme pasa el tiempo.

A grandes rasgos, se perfilan dos vertientes de esta crisis. La primera destaca la distorsión generada por ciertos métodos ordenadores en relación a continuos vegetacionales donde las curvas de abundancia acusan una forma acampanada y simétrica en relación al gradiente; esta fase abarca desde 1970 hasta los primeros años de la década siguiente. La segunda corresponde a una polémica entre las nociones de continuo de la escuela Cornell y la de M.P. Austin y sus discípulos (quizá podríamos denominar la segunda como escuela Canberra); esta vertiente de la crisis se sitúa entre 1976 y principios de los noventa.¹ La articulación de ambas facetas fue el motor para que proliferaran, en el último cuarto del siglo XX, nuevos métodos ordenadores y teorías alternativas de gradientes y continuos.

Inicialmente, el problema expuesto por Swan fue interpretado como una tensión entre los algoritmos -en boga, particularmente aquellos con sabor a componentes principales, y datos en los que subyacen altos niveles de diversidad beta. Por tanto, los investigadores se dedicaron a introducir otros procedimientos a la sinecología -o bien a perfeccionar los ya conocidos vía estandarizaciones novedosas- para así sortear elevadas tasas de recambio florístico. Con este objetivo en mente, Hill (1973) promovió la promediación recíproca y Gauch, Chase y Whittaker (1974) confeccionaron la ordenación gaussiana. Ahora bien, dichos esfuerzos suponían que la mejor aproximación de cómo respondían las

¹ Incluso, quizá haya marcado buena parte de los noventa, pero no lo sabemos, pues nos fijamos como límite 1992.

especies a un gradiente ambiental complejo era con curvas poblacionales acampanadas y simétricas. En este sentido, la propuesta de Gauch y colaboradores puede verse como la más inspirada, de todas las técnicas reseñadas en este trabajo, en una determinada teoría del continuo vegetacional. El análisis de componentes principales funciona bien si la relación entre distribución específica y gradiente es lineal o, por lo menos, monótonica. En consecuencia, el asunto de la beta diversidad trajo a colación el de la respuesta que adopta un taxón respecto a la trayectoria de hábitats. Sin embargo, el modelo gaussiano puede incorporar ejes sobre los cuales se erigen curvas monótonicas; simplemente imagínese un intervalo corto de potencialidades ambientales donde las respuestas se cortan en los extremos, tal como está representado en la figura 13.1.



Uno pensaría que dadas las características del continuo postulado por Gauch y Whittaker (1972a, 1976), axiomatizado en sus programas para simular coenoclinas y coenoplanos, los partidarios de ese enfoque se abocarían a desarrollar procedimientos ordenadores del tipo gaussiano. Pero a pesar de ser los más cargados de teoría vegetacional, estos algoritmos no tuvieron mucho empuje, debido a la complejidad involucrada en su diseño y ejecución. OGGCW

presentaba el inconveniente de sólo ofrecer una solución unidimensional. Ihm y van Groenewoud (1975) intentaron salvar el escollo, pero su propuesta se basaba en supuestos poco realistas, por ejemplo, todas las especies acusan la misma abundancia modal y la misma dispersión respecto al gradiente. Johnson y Goodall (1979) elaboraron un método sumamente complicado que, además de ajustar las abundancias observadas a curvas normales, relativiza los valores cero y también utiliza las probabilidades de ausencia para calibrar el posicionamiento de sitios. Incluso, años después desarrollaron una ordenación gaussiana que produce soluciones multidimensionales; el ajuste de abundancias ya no es respecto a una curva sino a una superficie (ver Goodall y Johnson, 1982). No incluimos esta técnica en el capítulo 6, pues es sumamente complicada y no tuvo mucho impacto en el gremio de fitosociólogos.

Más bien, la línea que siguieron los creadores y adeptos del continuo Gauch-Whittaker fue diseñar algoritmos afines al análisis de correspondencia. Esta última técnica es un procedimiento eigenvectorial y, por lo regular, se le atribuye a Benzecri (1969), quien la elabora fuera del ámbito de la ecología. Hill (1973) la retomó y modificó; el resultado fue la promediación recíproca (PR), algoritmo que ya no se finca en la factorización de matrices sino en la calibración sucesiva de calificaciones asignadas a sitios y especies, de modo que unas sean promedios ponderados de las otras y viceversa. Desde la perspectiva de su diseñador, PR es un descendiente directo de ODPP, y aunque Hill no lo menciona en su texto de 1973, también tiene una semejanza con OEDP. Por eso mismo, la promediación está emparentada con la reiteración de Índice de Goff y Cottam (1967), quienes se inspiraron en OEDP. Incluso, el procedimiento de estos dos autores también recibe el nombre de promediación recíproca secundaria (Gauch, *et al.*, 1977).

A lo largo de los setentas, PR parecía ser la mejor respuesta al problema planteado por Swan: recuperaba el orden de sitios cuando se le suministraban datos tomados de una coenoclina simulada (con curvas normales); era más fácil de operar que las ordenaciones gaussianas y era capaz de generar soluciones con dos o más ejes. Sin embargo, con el transcurso de la década se fue haciendo evidente que el método de Hill produce distorsiones: comprime los sitios en los extremos del gradiente y es proclive a generar arqueamientos y ejes espurios si dos son las trayectorias que subyacen a los datos y una de ellas es mucha más beta diversa que la otra. Para contrarrestar tales defectos, Hill y Gauch (1980)

engendraron el análisis de correspondencia sin tendencia (ACT), el cual goza de un dispositivo *ad hoc* que descomprime extremos y deshace arcos.

El nuevo método prometía un punto final al dilema del ordenamiento y, de hecho, ACT gozó de muchísima popularidad durante los ochenta y buena parte de los noventa. No obstante, el mecanismo que elimina el efecto arco genera otra deformación -denominada efecto lengua- cuando los datos están gobernados por dos gradientes que acusan el mismo nivel de diversidad beta y este nivel es alto. Otro aspecto interesante se refiere a la estabilidad de soluciones, asunto que no hemos señalado en las páginas anteriores, por lo cual merece la pena describirlo aquí, aunque sea en términos muy generales. Como vimos en el capítulo 5, ACT hace una partición del primer eje y en cada porción ajusta las coordenadas del segundo para que éstas reporten una media de cero. DECORANA, el programa que crearon Hill y Gauch para ejecutar el algoritmo, opera automáticamente con 26 particiones. Pues bien, a principios de los noventa, Jackson y Somers (1991) descubrieron que si se varía este número, ACT produce configuraciones distintas, en ocasiones tan distintas que afectan sensiblemente la interpretación ecológica del diagrama.

La literatura no da indicios para suponer que los escollos de ACT hayan conducido a ter Braak a elaborar el análisis de correspondencia canónica (ACC). Cuando él publicó su método, apenas estaban saliendo a luz los problemas inherentes al algoritmo de Hill y Gauch. El móvil de ter Braak fue elaborar un procedimiento que entreteteje una ordenación florística con una ambiental, de modo que sitios, especies y factores hábitat se engarzan mediante combinaciones lineales mutuas y figuran en el mismo diagrama.

¿Por qué motivo se privilegió la familia del análisis de correspondencia? No pretendemos dar una respuesta definitiva, pero sí apuntar algunas contingencias que favorecieron este grupo de métodos. Hill (1973) y Austin (1976) se percataron que la promediación recíproca tenía un buen desempeño con modelos a la Gauch-Whittaker, ter Braak (1985) explicó, en términos matemáticos, por qué sucede así. Las ordenaciones gaussianas reproducen mejor el continuo (estamos suponiendo un sólo gradiente), pero son demasiado complicadas. En consecuencia, la apuesta por técnicas con sabor a análisis de correspondencia seguramente se decidió apelando a la simplicidad. Por otra parte, dentro del clan figuran algoritmos pioneros, métodos que se estrenaron, por

así decir, cuando se estrenó el concepto de continuo vegetacional. De modo que la tradición también juego un papel en el desarrollo de esta familia.

Durante el segundo quinquenio de los setentas, Austin (1976) le dió un giro al tema de las respuestas poblacionales: en lugar de idealizarlas como gaussianas, que pueden aparentar ser monotónicas en relación a gradientes poco beta diversos, sugirió la posibilidad de que fueran asimétricas y/o plurimodales. La curva normal enarbolada por Gauch y Whittaker en sus simulaciones de coenoclinas se antojaba una aproximación demasiado simplista. Los mismos análisis de gradiente efectuados por Whittaker durante los cincuenta y sesenta mostraban que muchas especies dibujaban trazos desproporcionados y/o bimodales. La obra *Vegetation of Wisconsin* de Curtis (1959), que resume las investigaciones realizadas durante los cincuenta por el Laboratorio de Ecología Vegetal, adscrito a la universidad del estado, también destaca distribuciones sesgadas y/o plurimodales -si bien sólo una de esas modas corresponde al punto de desarrollo óptimo.² Por tanto, ya los trabajos pioneros tocantes a gradientes y continuos habían puesto de relieve que respuestas acampanadas y simétricas no necesariamente eran la generalidad. Sin embargo, para mediados de los setentas se aceptaba la curva de Gauss como aproximación válida, cosa que Austin consideraba equivocado.

La crítica de este investigador australiano también tocó uno de los pilares básicos de la escuela Cornell, a saber: el gradiente ambiental complejo. Desde los cincuenta y sesenta, autores como Whittaker (1956, 1960, 1967), Bray (1961), Loucks (1962), Curtis (1959) y otros consideraron que las direcciones de cambio ecológico interesantes eran aquellas que representaban una combinación de factores. Durante los ochenta, Austin (1980, 1987) sostuvo que tal marco de referencia es completamente local, no se puede extrapolar nada acerca de curvas de respuesta ni comportamiento de parámetros comunitarios en relación a un gradiente complejo, pues éste sólo es pertinente al área de estudio donde fue revelado por el investigador. En lugar de trayectorias fusionadas, decía Austin, conviene destacar aquellas constituidas por factores con efectos metabólicos

² La mayoría de los diagramas de continuo que figuran en *Vegetation of Wisconsin* se confeccionaron con OEDP. La convergencia de resultados entre este procedimiento y el que empleó Whittaker, ODPP, puede deberse al "aire de familia" entre ambos, es decir, al hecho de que tanto uno como el otro se finca en calibraciones secuenciadas de posiciones de los sitio y de las especies (ver capítulo 5).

directos, efectos que pueden conocerse mediante un arreglo experimental sencillo. De ahí derivó dos gradientes prototípicos, el de recursos y el fisiológico directo o regulador. Huelga señalar que semejantes gradaciones no se conciben a modo de combinatorias, pues entonces se nublaría cuáles fueron las variables que contribuyeron a la consecuencia metabólica registrada y de qué modo contribuyeron a ella. Al terminar la década de los ochenta, Austin y Smith (1989) proponen una nueva teoría de continuo vegetacional, cuyo cimiento son los gradientes recién mencionados y la cual deja abierta la cuestión de la respuesta poblacional, pero sí puntualiza cómo se expresan la biomasa total de los sitios, el porcentaje de dominancia y la diversidad alfa.

Gracias a estas polémicas, surge una nueva apreciación de ciertos métodos ordenadores ya conocidos por los sinecólogos, como es el escalamiento multidimensional no métrico de Kruskal (EDNM). Con base en simulaciones del tipo Gauch-Whittaker, Fasham (1977) recalcó su utilidad en aquellos casos donde la promediación recíproca incurria en distorsiones, es decir, para datos que estuvieran surcados por dos trayectorias y una de ellas fuese mucho más beta diversa que la otra. Claro está que cuando Fasham ejecutó su experimento no se habían diseñado el análisis de correspondencia sin tendencia ni el de correspondencia canónica. Gauch *et al.* (1981), también con modelos gaussianos, encontraron que ACT y EDNM brindaban desempeños similares, pero dada la simplicidad del primero, éste les pareció preferible. Sin embargo, Kenkel y Orloci (1986) revelaron que, dependiendo del índice de proximidad florística empleado, EDNM podía tener una actuación superior a la de ACT. Ahora bien, todas estas experiencias tenían como referente a coenoclinas y planos que seguían los supuestos de los programas de Cornell. Cuando se ensayó con modelos continuistas que incorporaban varios tipos de curvas de respuesta (simétricas y asimétricas, uni y plurimodales) y diversas tendencias en cuanto a la abundancia total por sitio, así como una miscelánea de disposiciones de dichos sitios en planos y espacios artificiales, entonces el algoritmo de Kruskal ofreció el mejor rendimiento global. Esto lo puso de relieve Minchin (1987) con una compleja batería de simulaciones.

En fin, al terminar los ochenta, el problema de la ordenación se alejaba de un algoritmo único, bueno para toda ocasión. La moraleja era clara: no hay técnicas ideales, lo prudente es someter los registros de vegetación y hábitat a múltiples ordenamientos para percibir las muchas facetas o estructuras de esos

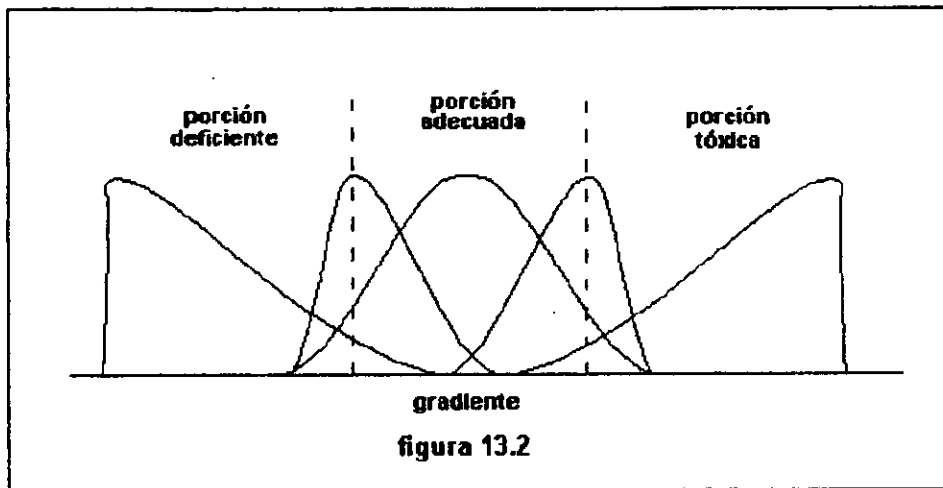
datos. La carencia de solución estriba en la naturaleza indefinida del continuo, o bien, tal como se sugiere en el apéndice 1, a la existencia de una red de entidades teóricas distintivas que responden todas al nombre de continuo vegetacional.

Como hemos visto, buena parte de la diversidad de formulaciones descansa en el tipo de curva de respuesta que postulan los investigadores; pero no hay que perder de vista que dichas distribuciones surgieron como ajustes a nubes de puntos (abundancias versus coordenadas de gradiente). Y ahí está el problema: uno puede ajustar cualquier constelación a múltiples funciones; es más, el número de posibilidades es infinita. En consecuencia, cuando un investigador sostiene que, en general, la respuesta al gradiente es de un determinado tipo, tal aseveración se debe menos a un ejercicio estadístico y más a consideraciones ecológicas. Conviene entonces reseñar los mecanismos que se han propuesto para algunas curvas:

1) **Campanas simétricas.** La población que se comporta así es homogénea, entendiéndose por esto que no presenta ecotipos o subpoblaciones distintivas. Hay un conjunto específico de condiciones ambientales donde la especie acusa un desarrollo óptimo y, por tanto, conforme más disímiles sean las condiciones hábitat a estas óptimas, menor será la abundancia del taxón. Aquí hay una particularidad que merece comentario: lo que importa es la magnitud, no la dirección en que se manifiesta la desemejanza. Puesto que la línea de referencia de la campana es un gradiente de potencialidades ambientales, a la izquierda y derecha de la posición óptima hay dos puntos que representan distintos conjuntos de constricciones del entorno y, sin embargo, ambos guardan el mismo grado de disimilitud con el óptimo. En esos dos hábitat nuestra especie alcanza la misma abundancia.

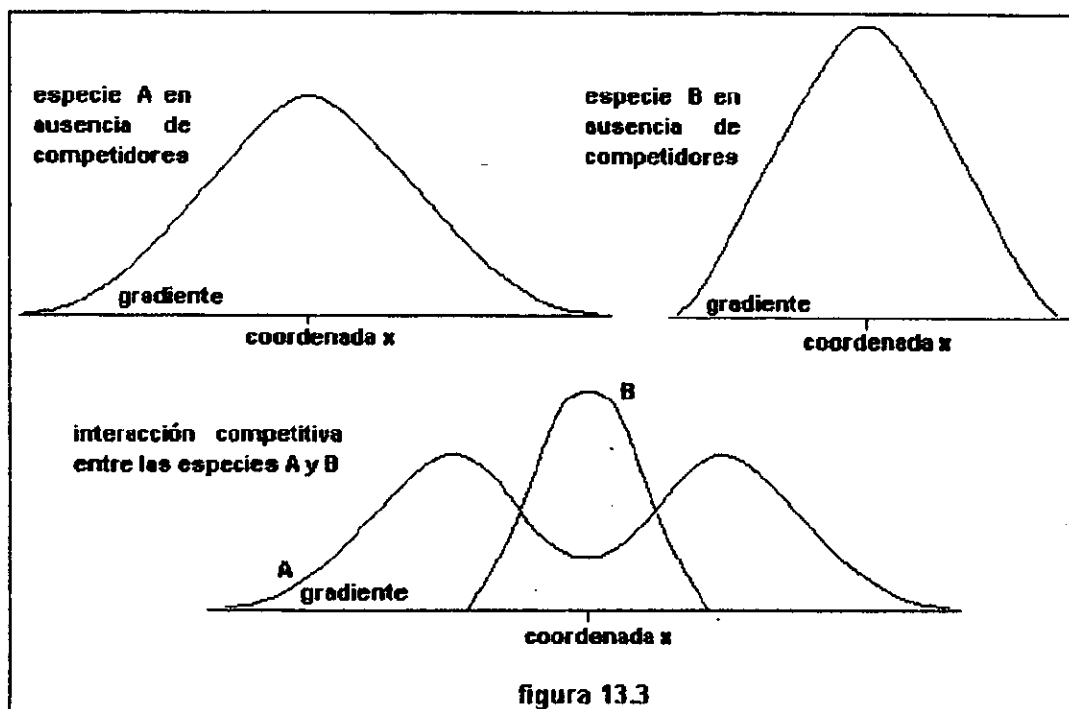
Dados tales requisitos podemos suponer que si la población no es homogénea o si la dirección en que se manifiesta la diferencia con el ambiente óptimo sí afecta el comportamiento del taxón, entonces la respuesta no será una campana simétrica. Westman (1980) menciona otra eventualidad: que el gradiente en cuestión no sea importante, o bien sólo juegue un papel menor en el desarrollo de la especie. Semejante aseveración es una defensa interesante del continuo gaussiano ya que

detrás de ella se asoma el siguiente argumento: una determinada zona de estudio puede estar surcada por una gran cantidad de gradientes; sin embargo, sólo unos cuantos afectan en grado sumo el crecimiento y desarrollo de las plantas allí presentes; en relación a esas trayectorias, las especies acusan respuestas aproximadamente gaussianas.



2) **Campanas asimétricas.** Por lo regular, las campanas asimétricas se conciben como producto de interacciones competitivas más intensas en un lado de la coordenada óptima que en el otro. Austin (1987, 1990) le dió un giro a esta interpretación, pues combinó la competencia con el efecto de posición en el gradiente, es decir, si acaso la coordenada expresa deficiencia o toxicidad del agente en el cual se basa la gradación. Por supuesto, su idea está inscrita en el marco de la teoría continuista que desarrolló con Smith. Conviene recordar que en ese contexto los gradientes son de dos tipos, recursos o de factores reguladores; además, se componen de tres segmentos básicos: una porción de insuficiencia de la variable en cuestión, un intervalo central de niveles adecuados y un tramo final de valores tóxicos. Vale subrayar que estas tres partes atañen al conjunto de especies consideradas: el segmento tóxico es tóxico para todas, aunque algunas puedan resistir tales condiciones mejor que otras. Dicho sea de paso, esta idea es ajena al gradiente ambiental complejo de la escuela Cornell: ahí, los intervalos insuficientes, adecuados y dañinos están implícitos, pero para cada especie, no para la totalidad de la trayectoria. Austin (1990) presenta un modelo donde la asimetría se va

acentuando en los extremos -de manera positiva en la porción deficiente, con sesgo negativo en la tóxica- y donde la competencia es más intensa en el tramo propicio o central. Curiosamente, en el vecindario de niveles adecuados las respuestas asemejan una campana de Gauss, tal como se muestra en la figura 13.2.



3) **Curvas plurimodales.** La literatura ofrece dos explicaciones, -no necesariamente excluyentes, de este fenómeno. Whittaker (1956) sostiene que expresa la existencia de ecotipos que acusan desarrollos óptimos en hábitats distintos a los del grueso de la población. Por su parte, Austin (1976, 1980) lo ubica como resultado de la competencia interespecífica: el taxón A reporta una distribución de campana en ausencia de competidores, pero si otra especie, B, acusa un desarrollo óptimo en las mismas condiciones en que lo hace A y, a la vez, B es más eficiente para proveerse de recursos, entonces, en presencia de B, la respuesta de A se verá mermada justo en esa porción del gradiente donde alcanza su crecimiento óptimo cuando no interfieren rivales. Con la introducción de B, la campana que dibujaba A se distorsiona y adopta una forma bimodal, de tal suerte que las dos crestas de la curva ocurren en ambientes donde B es

escasa, y la depresión entre ellas es el tramo donde B es abundante (ver figura 13.3). La interacción puede ser aún más complicada, con tres o más especies, y redundar en respuestas multimodales.

Las disputas reseñadas seguían vigentes hasta principios de los noventa y no parece demasiado atrevido sostener que tampoco se resolvieron en esos años. Hemos cortado la narración en 1992, cuando Palmer publica su experimento con el análisis de correspondencia canónica y coenoplanos simulados sobre los cuales se levantan funciones beta. Por lo visto, el algoritmo tuvo un buen desempeño, pero no hay que olvidar la unimodalidad de esas poblaciones. Si Palmer hubiera incluido curvas con más de una moda, seguramente hubiera sido menor la eficacia de ACC. De cualquier manera, lo importante a señalar es que la moneda ordenación-continuo siguió en el aire durante los noventa. Confesamos no saber bien a bien cómo se desarrolló el tema a lo largo del decenio, pero hubo nuevos desarrollos teóricos, como el continuo jerárquico de Scott *et al.* (1993) y nuevas propuestas de ordenamiento, como el análisis de correspondencia asimétrico de Gimaret-Carpenteir y colaboradores (1998). También han salido a relucir errores soterrados del pasado, como el artefacto informático incrustado en DECORANA (el programa de Hill y Gauch para ejecutar promediaciones recíprocas y análisis de correspondencia sin tendencia) que fue traspasado a CANOCO (el *software* de ter Braak para llevar a cabo el análisis de correspondencia canónica) y que genera soluciones distintas según el orden de captura de los datos. Por último, merece la pena mencionar una vertiente interesante: el ordenamiento con base en la lógica borrosa y la teoría de conjuntos borrosos (un conjunto borroso es aquél donde la función de inclusión, ϵ , toma valores entre 0 y 1; la idea es que el elemento x pertenece a la colección Y en determinado grado -no en términos de "sí" o "no"-, y conforme más cerano a 1 sea su pertenencia, más factible es que x figure en Y). De entrada, admitimos nuestra más completa ignorancia del tema, por eso ni lo tocamos en las páginas anteriores. Basta decir que dicha línea de investigación surge en los ochenta pero realmente destaca en la década siguiente.

En fin, luego de medio siglo, la ordenación como instrumento para revelar directrices en el entramado vegetación-ambiente sigue ofreciendo terreno que explorar, tanto para los ecólogos imbuidos en el mundo de las plantas, como para quien estudia el mundo que nos dibujan los ecólogos.

APÉNDICE 1

ESTRUCTURA DEL GRADIENTE AMBIENTAL

¿De qué le sirve a un biólogo recurrir a la filosofía de la ciencia? Es un campo vasto que, por lo regular, desconoce: no cuenta con el instrumental adecuado para incursionar por tales dominios, sus intuiciones filosóficas suelen ser ingenuas y, a fin de cuentas, el provecho que pueda obtener, luego de semejante desvío temático, quizá sea de poca utilidad para hacer biología. Sin embargo, también puede verse de pronto situado en un terreno familiar, donde su formación y destrezas vienen bien a cuento. Al respecto, el filósofo U. Moulines ofrece las siguientes palabras alentadoras:

La tarea que se le plantea a la actual filosofía de la ciencia es, en gran medida, *taxonómica*. Es análoga a la labor del zoólogo que se propone identificar y clasificar diferentes especies de animales que se encuentran en la naturaleza. En el caso de la filosofía de la ciencia, las especies animales representan las diversas teorías científicas propuestas hasta ahora, los animales individuales corresponden a las exposiciones concretas de dichas teorías en los libros de texto y artículos científicos, y la "naturaleza" es la cultura humana en general. Al igual que en el caso de la zoología, el filósofo de la ciencia puede analizar su objeto de investigación haciendo un corte sincrónico en el material de estudio, o bien diacrónicamente al tomar en cuenta los aspectos evolutivos de las teorías. Y, siguiendo la analogía, así como el zoólogo moderno sabe que un estudio medianamente completo de una especie animal determinada requiere la consideración de sus relaciones con otras especies, también un análisis profundizado de las teorías científicas nos llevará necesariamente a detectar sus relaciones interteóricas.

Ahora bien, tanto en el caso del zoólogo como del filósofo que quieren emprender una taxonomía de sus objetos de estudio y de las relaciones que existen entre ellos, ocurre que su labor viene

grandemente facilitada por la investigación de índole *morfológica*, es decir, por la identificación de los diversos componentes estructurales que constituyen cada objeto y sus interconexiones...¹

Moulines es un destacado representante de la llamada concepción estructural y, tal como señala la cita, esta escuela lleva a cabo estudios "anatómicos comparados", por así llamarlos, de las diversas teorías científicas. Para ello despliega una serie de herramientas distintivas que la diferencian de otras líneas filosóficas, herramientas que reseñaremos a lo largo de este apéndice. Nuestra intención es utilizarlas para resaltar la "morfolología" de una entidad que hemos mencionado hasta el cansancio a lo largo de 13 capítulos: el gradiente ambiental. Parece una tarea ociosa, luego de tanta tinta invertida, pero no creemos que sea así. Los libros y artículos que tratan el tema, así como el presente trabajo, lo describen en un lenguaje natural, cargado de matices, estilos narrativos, metáforas y, con frecuencia, expresiones poco claras. El aparato de la concepción estructural se esfuerza por explicitar todos aquellos puntos oscuros: expone la teoría bajo estudio en un lenguaje formal, de modo que sus partes constituyentes y las articulaciones entre ellas quedan nítidamente plasmadas. Aunque parece ser una simple traducción, el cambio de forma puede revelar cuestiones importantes que no han recibido la atención adecuada.

Por supuesto, no pretendemos transitar por las laberínticas discusiones que dan los filósofos de la ciencia, como si fuéramos miembros con igualdad de derechos de ese gremio. Quien esto escribe no goza de una formación filosófica institucional. Aún así, los biólogos podemos recurrir a herramientas de esa disciplina para aclararnos cuestiones de la nuestra. Tal es la idea de este apéndice: vamos sólo a dar una muestra del potencial que tiene la concepción estructural. Puesto que la finalidad es simplemente ilustrar, nos limitamos al concepto de gradiente ambiental; no profundizaremos en una exposición estructuralista del continuo vegetacional, pues eso da pie a un extenso trabajo que rebasa al presente.

A1.1. ¿Cuál es el estatus científico del gradiente ambiental y del continuo vegetacional?

¹ Moulines (1991) p.201-202.

Whittaker (1967) respondió la pregunta de la siguiente manera:

El análisis de gradientes es un enfoque para investigar patrones espaciales de la vegetación. Busca dar cuenta de la estructura y variación de la cubierta vegetal de un paisaje en términos de gradientes, en un espacio de variables que consta de tres niveles - factores ambientales, poblaciones de especies y características comunitarias. El presente artículo revisa el análisis de gradientes en dos sentidos: como un grupo de técnicas para analizar y describir la vegetación, y como fuente teórica para una nueva comprensión de las comunidades naturales. Quizá sea justo decir que el análisis de gradiente ha transformado las concepciones en torno a la vegetación tanto como las investigaciones sobre las bases genéticas de la variación y evolución han cambiado el concepto de especie vegetal. En ambos casos, el cambio comprendió un traslado de énfasis de la clasificación de los objetos de estudio al análisis de tipos y grados de relación entre dichos objetos.²

A lo largo del presente escrito, hemos puesto de manifiesto que el o los gradientes ambientales son el cimiento del continuo vegetacional, y esta última entidad le dimos el estatus de teoría; incluso, hemos dicho que hay varias teorías relativas a esta expresión. Pero cabe mencionar que destacados ecólogos no le han conferido tal distinción. Por ejemplo, Harper (1982) señala que la ordenación de comunidades es un mero recurso descriptivo, útil para ciertas cuestiones prácticas, como elaborar mapas. Roughgarden, May y Levin (1989), editores del libro *Perspectives in Ecological Theory*, si bien incluyen algunos textos que

² Whittaker (1967), p. 207. En el original dice así:

Gradient analysis is a research approach for study of spatial patterns of vegetation. It seeks to understand the structure and variation of the vegetation of a landscape in terms of gradients in space of variables on three levels -environmental factors, species populations and characteristics of communities. This article reviews gradient analysis both as a group of techniques for analyzing and describing vegetation and as a source of new theoretical understanding of natural communities. It may be fair to say that gradient analysis has changed the conception of vegetation as much as research on the genetic basis of variation and evolutions has changed the concepts of plant species. In both cases the change involved a shift of emphasis from classification of the objects of study to analysis of kinds and degrees of relationship among these objects.

hacen referencias de pasada a gradientes ambientales, en ninguna parte de la obra resaltan el continuo vegetacional como una entidad teórica importante. Como ya hemos visto, Austin es uno de los protagonistas del debate en torno a métodos de ordenación, curvas de respuesta, etcétera, por tanto, resultan muy interesantes sus juicios respecto al estatus que merece el continuo vegetacional. Tales consideraciones aparecen en un artículo que publicó a fines de los años ochenta (Austin, 1987); allí, primero establece lo que él entiende por teoría: "un grupo coherente de proposiciones generales que se utilizan como principios de explicación para una clase de fenómenos". Luego caracteriza el continuo con las siguientes palabras:

Mucha de la hoy llamada teoría de vegetación es simplemente una serie de proposiciones descriptivas. Por ejemplo, el concepto de continuo, asociado a curvas de respuesta de tipo campana, carece de cualquier proceso mecanístico capaz de generar tales respuestas acampanadas. Mientras no estén disponibles teorías orientadas hacia procesos, el análisis de vegetación seguirá dependiendo de conceptos descriptivos para guiar el diseño de muestreos, el análisis de patrones y la aplicación de métodos de correlación ambiental. La inconsistencia entre teoría y metodología queda claramente demostrada por el debate en boga sobre métodos de ordenación.³

El pasaje está dirigido hacia los prototipos de coenoclina y coenoplano que ofrecieron Gauch y Whittaker (1972, 1976), reseñados en el capítulo 10. No queda claro, entonces, si Austin considera esas propuestas como teorías: para empezar, les antepone el calificativo de "llamadas", cosa que se puede interpretar como un desdén: se les llama teorías, pero no merecen tal nombre. Por otro lado,

³ Austin (1987), p. 37. El texto original dice así:

Much of the current so-called vegetation theory is simply a set of descriptive propositions. For example, the continuum concept, with its associated ideas of bell-shaped response curves is devoid of any mechanistic processes which will generate the bell-shaped response. Until process-oriented theories are available, vegetation analysis will remain dependent on descriptive concepts to guide survey design, pattern analysis and environmental correlation methods. The inconsistency between theory and methodology is clearly demonstrated by the continuing debate over ordination methods.

no queda claro si "una serie de proposiciones descriptivas" -como Austin caracteriza al continuo- empata con la definición de teoría que da el mismo autor, pues uno puede argumentar que describir no es lo mismo que explicar. No obstante, Austin denominó los supuestos de Gauch y Whittaker como "proposiciones teóricas".

En fin, la cuestión no es transparente, pero buena parte del problema estriba en que "un grupo coherente de proposiciones generales que se utilizan como principios de explicación para una clase de fenómenos" es una frase nebulosa. Por tanto, necesitamos de enunciados menos ambiguos; la concepción estructural, antes mencionada, ofrece elementos para despejar el panorama.

A1.2. Las teorías son conjuntos de modelos.

La concepción estructural no parte de proposiciones generales, como decía Austin, más bien plantea lo siguiente:

Una teoría se caracteriza en primer lugar ... por determinar un conjunto de modelos; presentar-identificar una teoría es presentar-identificar la familia de sus modelos.⁴

Pero, ¿qué es un modelo en esta cita? A grandes rasgos, se trata de un complejo \mathcal{A} , de modo que:

$$\mathcal{A} = \langle A, r_1, r_2, \dots, r_n, f_1, f_2, \dots, f_p, c_1, c_2, \dots, c_q \rangle,$$

donde A es un conjunto no vacío; r_1, r_2, \dots, r_n y f_1, f_2, \dots, f_p son diversas relaciones y funciones sobre A , y c_1, c_2, \dots, c_q son constantes pertenecientes a A . Todas las relaciones y funciones tienen una *aridad*, es decir, se les asigna un número natural positivo.

Alcemos con un ejemplo: supóngase que tenemos el conjunto N de números naturales, $\{0, 1, 2, \dots\}$, y elaboramos el siguiente modelo:

$$\mathcal{A} = \langle N, \leq, +, \times, 0 \rangle.$$

⁴ Diez y Moulines (1997), p. 331.

Para darle un nombre a \leq llamémosle "aritmética" que se enseña en el segundo año de primaria en la escuela Fulana de Tal". El símbolo \leq pone de relieve una relación binaria entre los elementos de N ; de hecho \leq es un subconjunto del producto cartesiano $N \times N$ (o bien N^2):

$$\leq = \{(i, j) \mid i, j \in N \text{ e } i \text{ es menor a } j \text{ o } i \text{ es igual a } j\}.$$

De ahí que \leq es una relación binaria o de *aridad* 2. Los símbolos $+$ y \times indican dos funciones binarias, cuyos dominios son el producto N^2 y sus codominios son el mismo conjunto N . Así:

$$+: N \times N \rightarrow N;$$

$$\times: N \times N \rightarrow N;$$

$+$ expresa la suma de dos números y \times la multiplicación de dos números.

Ahora supóngase que en la escuela Fulana de Tal hay dos maestros, M1 y M2, que enseñan aritmética de segundo año. Por supuesto, no van a utilizar todos los números naturales para dar clases, cada uno ilustra la suma, multiplicación y relación de orden con una serie de ejemplos y, digamos, que no son siempre los mismos. Por tanto, las cátedras de M1 y M2 son dos modelos de la aritmética de segundo año que se imparte en esa escuela. Así, \mathcal{A} plantea un vocabulario general y las clases de M1 y M2 son dos presentaciones concretas de él.

Algo similar se puede hacer con una teoría científica: demarcar sus modelos estipulando el vocabulario de dicha teoría. Conviene ilustrar esto con un pasaje, tomado de Mōuliñes (1982); es una cita bastante larga, pero se justifica pues pone de relieve el *modus operandi* de la concepción estructural. He aquí cómo el autor reconstruye un caso concreto, el Segundo Principio de Newton:

...disponemos de [un] procedimiento para definir el concepto de modelo... que, aunque no es completamente formal, es suficientemente exacto. Con este procedimiento se puede axiomatizar perfectamente la teoría e indicar inmediatamente qué cosas son los modelos de la misma sin necesidad de presuponer un

lenguaje formal y una interpretación. Se trata de lo que se llama "axiomatización por un predicado conjuntista"...

Consideremos un ejemplo concreto de axiomatización de una teoría física: la mecánica clásica de partículas (en versión algo simplificada), que nos servirá también para todas las discusiones subsiguientes.

La estructura básica de esta teoría se axiomatiza definiendo, mediante el instrumental de la lógica y la teoría de conjuntos, el predicado "MCP" (léase "mecánica clásica de partículas"). Las condiciones de definición de este predicado son lo que normalmente se considerarían como axiomas de la teoría:

Definición: MCP (x) si y sólo si existen P, T, s, m, f , tales que:

- 1) $x = \langle P, T, s, m, f \rangle$.
- 2) P es un conjunto finito no-vacío (que representa un conjunto de *partículas físicas*).
- 3) T es un intervalo cerrado de números reales (que representa el *intervalo temporal* durante el cual se consideran las partículas).
- 4) s es una función del producto cartesiano $P \times T$ en el espacio vectorial \mathcal{R}^3 , y s es dos veces diferenciable en T (s representa la función que determina la *posición* en el espacio de cada partícula en cada instante).
- 5) m es una función de P en los números reales positivos (que representa la *masa* de cada partícula).
- 6) f es una función de $P \times T$ en \mathcal{R}^3 (que representa la *fuerza* resultante que actúa sobre cada partícula en cada instante).
- 7) Para toda p en P y para toda t en T se cumple:

$$m(p) \cdot D_t^2 s(p, t) = f(p, t)$$

(es decir, la masa de una partícula multiplicada por la derivada segunda de su posición respecto al tiempo es igual a la fuerza resultante).

La condición (7) es naturalmente la condición esencial o ley fundamental de esta axiomatización: se trata del famoso "segundo

principio de Newton", que suele enunciarse en forma breve diciendo que 'fuerza es igual a masa por aceleración'.⁵

El tuplo $\langle P, T, s, m, f \rangle$ abarca muchísimas cosas, desde un disparo de bala hasta el movimiento de los planetas. Cualquier imagen de la realidad en la que intervienen partículas, un intervalo de tiempo, una función de posición, una de masa y una función de fuerza es un modelo que potencialmente se puede someter al Segundo Principio de Newton. Si acaso esa representación además cumple el rubro 7, entonces es un modelo efectivo de la mecánica clásica de partículas: lo que Moulines llama ley fundamental engarza todos los elementos del tuplo.

El ejemplo plantea algunos elementos adicionales, por lo cual conviene recapitular. Decimos que una teoría consta de un vocabulario:

$\langle A, r_1, r_2, \dots, r_n, f_1, f_2, \dots, f_p, c_1, c_2, \dots, c_q \rangle$.

Incluso, en lugar de un sólo conjunto A , podemos tener varios: A, B, C , etcétera, finalmente si estipulamos la unión de todos ellos quedamos con un sólo conjunto. Pero debemos especificar a qué se refiere cada elemento del vocabulario: qué tipo de cosas alberga A , cuáles son las relaciones y funciones, etcétera. Es decir, hay que asentar el universo de aplicaciones posibles o, dicho de otro modo, a qué trozos de la realidad se destina la teoría en cuestión. Además, tenemos un principio guía que dicta como se deben comportar los elementos del vocabulario. Puestas así las cosas, podemos decir que una teoría cualquiera T alberga dos grandes conjuntos de modelos:

- 1) los modelos potenciales -llamemos el conjunto de ellos M_p - son aquellos que contienen todos los elementos del vocabulario T y pueden o no responder al principio guía de T ;
- 2) los modelos efectivos de T son aquellos donde sí opera la ley fundamental de dicha teoría; designemos la colección como M_e .

De este modo, M_e es un subconjunto de M_p .

⁵ Moulines (1982), p. 78-79.

Arriba vimos que los M_p de la mecánica clásica de partículas constan del vocabulario $\langle P, T, s, m, f \rangle$; imaginemos ahora el caso donde no figuran las funciones de masa y fuerza, nos queda $\langle P, T, s \rangle$. Este último tuplo pone de relieve una cinemática de partículas y alberga modelos que describen la trayectoria de un proyectil y cosas por el estilo. La mecánica se diferencia de la cinemática por que incluye dos conceptos adicionales -masa y fuerza- que, en el lexico de la concepción estructural, se denominan conceptos T -teóricos de la mecánica clásica de partículas. A grandes rasgos, podemos decir que masa y fuerza son conceptos "acuñados" por la mecánica; se desenvuelven en el contexto de esta teoría. Pero nótese que los modelos de la cinemática pueden ser estudiados en el marco de la mecánica; son, pues, modelos potenciales parciales (M_{pp}) de la mecánica.

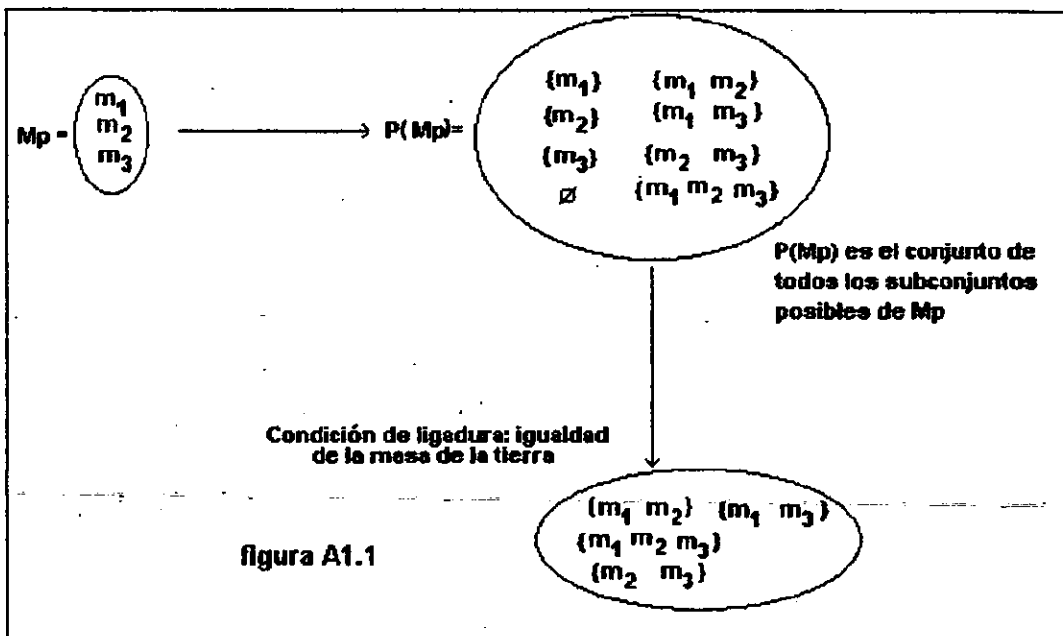
Así, una determinada teoría científica la podemos vislumbar como un conjunto de aplicaciones posibles, dentro del cual existen modelos potenciales parciales, entre estos últimos figuran ciertos modelos potenciales, los cuales dan cabida a modelos efectivos. Todavía es menester especificar algunas cuestiones más; por ejemplo, ¿que cosas "ligan" a los modelos entre sí? La ley fundamental vincula los elementos del vocabulario, pero ¿acaso existe algún tejido conectivo entre los modelos? La diferencia es sutil y por eso mismo cabe hacer hincapié en ella. Considérese la siguiente situación: tenemos tres modelos, m_1 , m_2 y m_3 , y todos ellos están pautados por el mismo principio guía; necesitamos algo que nos diga que es posible transferir información de uno a otro. Supóngase que m_1 corresponde al sistema sol-tierra, m_2 al marco tierra-luna y m_3 describe el sistema tierra-cápsula espacial; todos están gobernados por la ley de gravitación, pero además tienen otro rasgo en común: la masa de la tierra es la misma en los tres. Este dato se puede traspasar de un modelo a otro para hacer los cálculos y pronósticos que se requieran en cada contexto. Tales enlaces se denominan condiciones de ligadura y son tan obvios que hasta parece ocioso abundar en ellos. Sin embargo, con frecuencia su evidencia dista de ser palmaria. El "adhesivo" de la ley fundamental se diferencia del "cemento" que proporcionan las condiciones de ligadura en tanto que el primero discrimina un conjunto de modelos mientras que el segundo aglutina conjuntos de conjuntos de modelos. La figura A1.1 ilustra el caso para los m_1 , m_2 y m_3 de arriba, con la condición de ligadura: "igualdad de la masa de la Tierra" ($C_{=masa\ tierra}$). Para poner las cosas con todo detalle, decimos que cualesquiera de las colecciones:

$\{\{\text{sol, tierra}\}, T, s, m, f\}, \{\{\text{tierra, luna}\}, T, s, m, f\},$
 $\{\{\text{sol, tierra}\}, T, s, m, f\}, \{\{\text{tierra, cápsula espacial}\}, T, s, m, f\}$
 ~~$\{\{\text{tierra, luna}\}, T, s, m, f\}, \{\{\text{tierra, cápsula espacial}\}, T, s, m, f\}$~~

y

$\{\{\text{sol, tierra}\}, T, s, m, f\}, \{\{\text{tierra, luna}\}, T, s, m, f\}, \{\{\text{tierra, cápsula espacial}\}, T, s, m, f\}$

satisface la ligadura $C_{\text{masa tierra}}$, pues, en todas, si tomamos cualesquier dos elementos, m_i y m_j , sucede que la masa de Tierra en m_i es igual a la masa de la Tierra en m_j . Si acaso una teoría determinada consta de n ligaduras, C_1, C_2, \dots, C_n , entonces existe una condición global $C = C_1 \cap C_2 \cap \dots \cap C_n$.



Los cuatro ingredientes descritos -modelos potenciales parciales, modelos potenciales, modelos efectivos y condiciones de ligadura- constituyen lo que la concepción estructural denomina el *núcleo de un elemento teórico*. De hecho, en la literatura estructuralista los términos *elemento teórico* y *teoría* pueden ser sinónimos, pero no siempre es así. La diferencia queda manifiesta al introducir otra entidad llamada *red teórica*, la cual se ha definido como sigue:

Una *red teórica* es un conjunto de elementos teóricos que guardan cierta relación entre sí. La idea es que el conjunto

representa la estructura (sincrónica) de una teoría es sus diferentes estratos, esto es, en sus diversos niveles de especificidad. Tal conjunto, partiendo de elementos muy generales, se va concretando progresivamente en direcciones diversas cada vez más restrictivas y específicas, las "ramas" de la teoría-red. La relación que se ha de dar entre los elementos teóricos para considerar el conjunto una red ha de ser de "concreción" o "especificación" o, como se dice en terminología estructural, una *relación de especialización*.⁶

Conforme se va ramificando la red, los modelos efectivos van haciéndose menos, pues la ley fundamental va siendo más explícita, es decir, se le van agregando limitantes que acotan su campo de aplicación, dado que se especifica en mayor grado los conjuntos y/o las funciones del vocabulario. Para ilustrar esto, dejemos las alusiones a la física y enfoquémonos en la ecología, que es la materia de nuestro interés. El principio: "un gradiente ambiental es una trayectoria de nutrientes" es una restricción de la proposición más general: "un gradiente ambiental es una trayectoria compleja de factores bióticos y abióticos". Con este ejemplo podemos introducir la hipótesis a desarrollar en las páginas siguientes, a saber: la entidad "gradiente ambiental" que figura en los artículos de *Ecology*, *Journal of Ecology*, *Vegetatio* y demás literatura especializada se adecua al concepto de teoría-red esbozado en la cita anterior. Vamos a construir esa red, pues creemos que hacerlo puede revelar algunas cuestiones implícitas, pero no siempre claras. De cualquier manera, el ejercicio ilustra un método para representar la naturaleza (más bien, cómo la concebimos), cosa que a cualquier ecólogo debe interesar -sea proclive o no a entretenerse con discusiones filosóficas-, dado el importante papel que cumple el modelado en las ciencias de la vida.⁷

A1.3. Modelos potenciales parciales del gradiente ambiental

A1.3.1. Paisaje

M es un modelo de paisaje (PAI) si y solo si existen T, E, V, A, α , β , χ , δ , ϵ , ϕ .

⁶ Moulines y Diez (1997), p. 361.

⁷ Para lo que sigue, conviene revisar la sección 1.2, "Recordatorio de conjuntos", del capítulo 1.

0) $M = \langle T, E, V, A, \alpha, \beta, \delta, \varepsilon, \phi \rangle$

1) T, E, V y A son conjuntos no-vacios y ajenos tomados dos a dos.

definición 1) L es isomorfo con una región de R^3 .

definición 2) $X \subset \wp(L) \times T$ tal que para todo $\langle \{z\}, t \rangle \in X$ y todo $u, w \in \{z\}$, existe alguna curva C_{uw} que conecta a u con w y para todo punto y en C_{uw} , $y \in \{z\}$.

2) $\alpha: V \rightarrow E$.

3) $\beta: X \rightarrow \wp(V)$

definición 3) $\chi: X \rightarrow \wp(E)$ tal que para toda $x \in X$, $\chi(x) = \{w \mid w = \alpha(z) \text{ y } z \in \beta(x)\}$.

4) $\delta: X \rightarrow A$, tal que δ es biyectiva.

5) $\varepsilon: A \rightarrow \wp(V)$,

6) $\phi: A \rightarrow A$

7) para toda $x \in X$, toda $\{z\} = \pi_1(x)$ y toda $t_i, t_{i+1} \in T$ sucede que:

i) si $\delta(\langle \{z\}, t_i \rangle) = a$ y $\delta(\langle \{z\}, t_{i+1} \rangle) = b$ entonces:

$\phi(a) = b$;

$\varepsilon(a) = \beta(\langle \{z\}, t_i \rangle)$ y $\varepsilon(b) = \beta(\langle \{z\}, t_{i+1} \rangle)$;

si $w^* \in \varepsilon(a)$ y $w \in \varepsilon(b)$ entonces $\alpha(w^*) \in \chi(\langle \{z\}, t_i \rangle)$ y $\alpha(w) \in \chi(\langle \{z\}, t_{i+1} \rangle)$.

Notas sobre PAI.

0) El vocabulario de los modelos de PAI está indicado por el tuplo. Las mayúsculas latinas representan conjuntos, las letras griegas simbolizan funciones. Esta convención la vamos a seguir en todas las reconstrucciones que hagamos; asimismo, el rubro cero de aquí en adelante pone de relieve el vocabulario de la entidad en cuestión y, por tanto, ya no será necesario insistir en ello.

1) T representa un conjunto de intervalos de tiempo secuenciados, E es un conjunto de especies y V es la colección de seres vivos individuales. Los elementos de A representan ambientes y constituyen conjuntos de interacciones espacio-temporales entre organismos, complejos moleculares (minerales, masas de aire, etcétera), fuerzas físicas, procesos termodinámicos, ondas electromagnéticas etcétera. Sin duda, el modo en que hemos caracterizado ambiente es ambiguo, pero es igualmente ambiguo en los textos de ecología. De hecho, son muy pocos los que ofrecen una definición explícita; por lo regular, el

término ambiente se asienta sin preámbulos. La obra de Pianka (1983) es una de las excepciones, en ella se establece que:

La ecología se ha definido de maneras diversas como 'historia natural científica', 'el estudio de la estructura y función de la naturaleza', 'la sociología y economía de animales', 'bionómicas', 'el estudio de la distribución y abundancia de organismos' y 'el estudio de las interrelaciones entre organismos y su ambiente'. La última de estas definiciones es quizá la mejor, definiendo 'ambiente' como la *suma total de todos los factores físicos y biológicos que inciden sobre una unidad orgánica particular*. En lugar de 'unidad orgánica' podemos sustituir 'individuo', 'grupo familiar', 'población', 'especie' o 'comunidad'.⁸

Más adelante, dice:

Ambiente incluye todo, desde luz solar y lluvia, a suelos y otros organismos. El ambiente de un organismo consiste no solo de otras plantas y animales con los que se encuentra directamente (tales como alimentos, árboles que sirven como sitios de anidamiento, predadores y competidores), sino también de procesos enteramente físicos y sustancias inorgánicas, tales como fluctuaciones diarias de temperatura y de concentraciones de oxígeno y dióxido de carbono. Por supuesto, lo último se puede ver afectado por otros organismos, los cuales forman parte, de manera indirecta, del ambiente del primer organismo. De hecho, cualquier conexión o interacción

⁸ Pianka (1983), p. 2. En el idioma original (inglés), el pasaje reza así:

Ecology has been variously defined as "scientific natural history", "the study of the structure and function of nature", "the sociology and economics of animals", "bionomics", "the study of the distribution and abundance of organisms", and "the study of the interrelationships between organisms and their environments". The last of these definitions is probably the best, with "environment" being defined as *the sum total of all physical and biological factors impinging on a particular organismic unit*. For "organismic unit" one can substitute either "individual", "family group", "population", "species", or "community".

remota entre dos unidades orgánicas significa que una es parte del ambiente de la otra.⁹

Como puede verse, la redacción de Pianka es muy general, pero difícilmente habrá otro autor que ofrezca un hilado más fino. Dada la imprecisión, decidimos introducir el conjunto A sin mayor adorno.

Quizá podríamos haber estipulado conjuntos de eventos químicos (Q), físicos (F) y biológicos (B), y definir A como un subconjunto de:

$$\wp(\dots \wp(\wp(Q \times F \times B)).$$

Es decir, tomamos el producto cartesiano de nuestras clases de eventos y obtenemos su conjunto potencia, luego tomamos el potencia de éste y así n veces; finalmente tendremos combinatorias muy complejas de sucesos físico-químico-bióticos que corresponden a ambientes. Claro está que Q, F y B se pueden remitir a cosas más fundamentales como átomos (At), tiempo (T), espacio (R^3) y fuerzas físicas (Fi), de modo que: $A \subset \wp(\dots \wp(\wp(\text{At} \times T \times R^3 \times \text{Fi}))$. Sin embargo, semejantes propuestas no merecen la pena, pues con ellas sólo complicamos la reconstrucción.

definición 1. L es el espacio tridimensional que ocupa el paisaje; R es la recta de los números reales y R^3 denota un sistema de coordenadas de tres ejes.

definición 2. Puesto que L es un conjunto de puntos, $\wp(L)$ es el conjunto de todos los subconjuntos de L, y $\wp(L) \times T$ son todas esas colecciones en cada intervalo temporal. Definimos X para que solamente albergue espacios conexos o regiones, por lapso de tiempo.

⁹ Pianka (1983), p. 3. La cita original dice así:

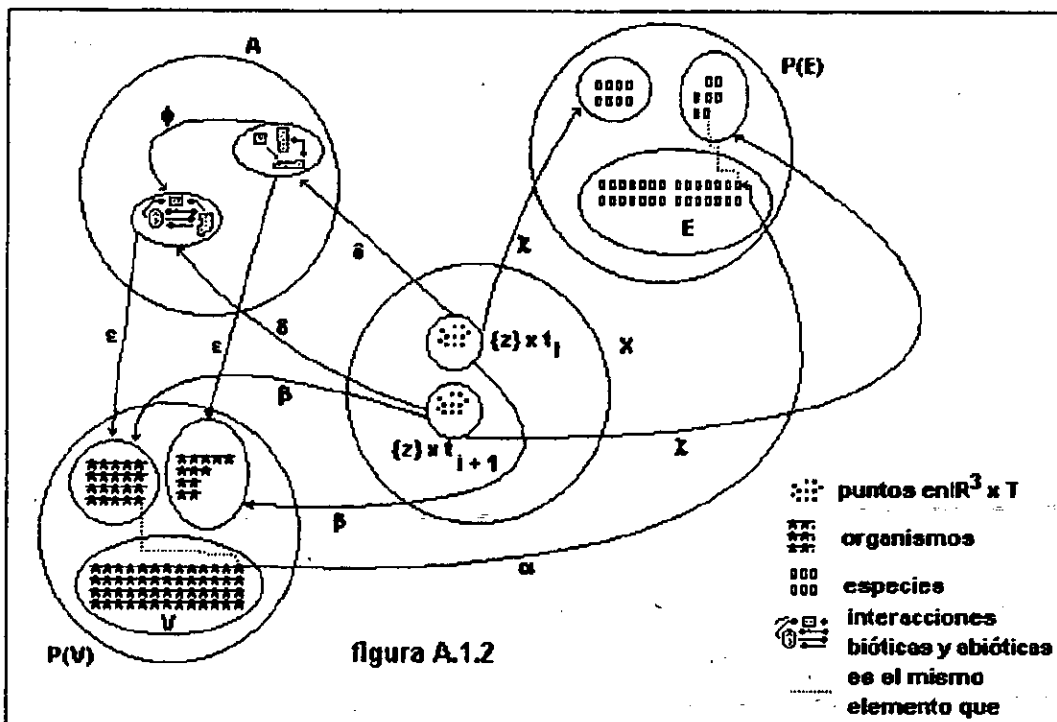
Environment includes everything from sunlight and rain to soils and other organisms. An organism's environment consists not only of other plants and animals encountered directly (such as foods, trees used for nesting sites, predators, and competitors), but also of purely physical processes and carbon dioxide concentrations. Of course, the latter may be affected by other organisms which are then indirectly a part of the environment of the first organism. Indeed, any remote connection or interaction between two organismic units means that each is part of the other's environment.

2) α le asigna a cada organismo individual su pertenencia a una determinada especie.

3) β es una función que asocia a cada elemento de X un conjunto de organismos. Es decir, en cada periodo de tiempo, las regiones de L están ocupadas por conjuntos de organismos. Si acaso alguna de ellas, en cierto momento t , no alberga seres vivos, entonces β le asigna el conjunto vacío.

definición 3) χ le concede una colección de especies a cada elemento de X , o bien le asigna el conjunto vacío, pues éste es un elemento de $\wp(E)$.

4) δ vincula regiones en momentos determinados con ambientes. Decimos que δ es biyectiva pues suponemos que los ambientes son dinámicos y ninguno es exactamente igual a sí mismo de un periodo a otro. En consecuencia cada elemento de X está representado por un integrante particular de A , y viceversa.



5) ε vincula los ambientes de A con grupos de organismos en $\wp(V)$.

6) ϕ es una función que nos permite pasar de un ambiente a otro; dicho en otras palabras, ϕ pone de relieve que un determinado ambiente x se transforma en uno x' .

7) Este punto viene a ser el principio guía de PAI, pues todas las partes constituyentes quedan entrelazadas. Sean t_i y t_{i+1} periodos consecutivos; para cualquier región $\{z\}$ de nuestro espacio, el transcurso de t_i a t_{i+1} implica que el ambiente de $\{z\}$ cambia de un estado a a uno b , cada uno de estos estados soporta un determinado grupo de organismos y, en consecuencia, alberga un determinado conjunto de especies. En términos visuales, tenemos algo parecido a la figura A1.2

La estructura expuesta en la figura corresponde a una población de modelos: podríamos estar hablando de un terreno selvático de 5 hectáreas, la provincia biótica tamulipeca, la taiga canadiense, la copa de un árbol, el trácto digestivo de un ciervo y todos los etcéteras imaginables. Sería deseable que hubiera condiciones que engarzarán todos estos modelos entre sí; por ejemplo, que vincularan el paisaje de una determinada región J con el de una región K , contenida en J . En consecuencia, PAI requiere de algo más que lo dicho hasta ahora, es menester asentar determinadas condiciones de ligadura.

A1.3.1.1. Condiciones de ligadura de PAI

$C \subseteq \text{PAI}$ satisface la ligadura ($\alpha=$) "igualdad de asignación especie", $C \in (\alpha=)$, si y solo si:

para toda $m_1, m_2 \in C$, para todo $z \in V_{m_1} \cap V_{m_2}$ sucede que $\alpha_{m_1}(z) = \alpha_{m_2}(z)$.

Notas sobre $\alpha=$

Lo expuesto arriba señala que si tenemos dos modelos de paisaje, tal que ambos comparten algún organismo, entonces la especie a la que pertenece ese individuo es la misma en los dos modelos.

$C \subseteq \text{PAI}$ satisface la ligadura ($\beta=$) "igualdad de composición orgánica", $C \in (\beta=)$, si y solo si:

para toda $m_1, m_2 \in C$, para todo $z \in X_{m_1} \cap X_{m_2}$ sucede que $\beta_{m_1}(z) = \beta_{m_2}(z)$.

Notas sobre $\beta=$

Aquí decimos que si contamos con dos modelos de paisaje, tal que compartan alguna localidad en un mismo periodo determinado, entonces el conjunto de organismos presentes en ambos modelos, para ese sitio, es el mismo.

$C \subseteq \text{PAI}$ satisface la ligadura ($\chi=$) "igualdad de composición específica",
 $C \in (\chi=)$, si y solo si:

para toda $m_1, m_2 \in C$, para todo $z \in X_{m_1} \cap X_{m_2}$ sucede que $\chi_{m_1}(z) = \chi_{m_2}(z)$.

Notas sobre $\chi=$

Esta condición se puede derivar de las dos anteriores. En resumen, indica lo siguiente: si dos modelos de paisaje comparten algún sitio (en el mismo lapso temporal), entonces el complemento de especies es el mismo en la localidad del modelo 1 y la del modelo 2.

$C \subseteq \text{PAI}$ satisface la ligadura ($\delta=$) "igualdad ambiental", $C \in (\delta=)$, si y solo si:

para toda $m_1, m_2 \in C$, para todo $z \in X_{m_1} \cap X_{m_2}$ sucede que $\delta_{m_1}(z) = \delta_{m_2}(z)$.

Notas sobre $\delta=$

Si algún paraje -en un intervalo de tiempo x - figura en dos modelos de paisaje, entonces tanto en uno como otro modelo se le asigna el mismo ambiente.

Ahora bien, las entidades que satisfacen los axiomas de PAI son trozos completos de biosfera, por llamarlos de algún modo; es decir, incluyen todos los seres vivos existentes en una zona geográfica, a lo largo del tiempo. De hecho, ningún ecólogo trabaja con objetos tan complejos, más bien toma muestras con

determinadas características espaciales, en las que privilegia cierto tipo de especies. Para el caso que nos concierne a nosotros, la atención estriba en las muestras representativas de la cubierta vegetal.

A1.3.2. Muestra representativa de comunidades vegetales homogéneas.¹⁰

M es una muestra representativa de comunidades vegetales homogéneas (MRCVH) si y solo si existen T, E, V, A, α , β , χ , δ , ε , ϕ .

0) MRCVH \in PAI

1) para toda $x \in V$, x es una planta.

definición 1) $S = \{S_1, S_2, \dots, S_m\}$ tal que para todo $S_i \in S$:

$S_i \in X$, $\pi_2(S_i) = t_w$, $\beta(S_i) \neq \emptyset$ y existe alguna $S_h \in S$ tal que $\chi(S_i) \cap \chi(S_h) \neq \emptyset$.

2) para toda $S_j, S_i \in S$ sucede que $\pi_1(S_j) \cap \pi_1(S_i) = \emptyset$.

definición 2) para toda $S_i \in S$ definimos:

$$S^*_i = \{ \{a, b\} \mid \text{tal que: } a, b \in X, \pi_1(a) \cup \pi_1(b) = \pi_1(S_i), \pi_1(a) \cap \pi_1(b) = \emptyset, \\ \pi_2(a) = \pi_2(b) = \pi_2(S_i) \text{ y } |\# \pi_1(a) - \# \pi_1(b)| \leq 1 \}$$

3) para toda $\{a, b\} \in S^*_i$ sucede que: $\#(\chi(a) \cap \chi(b)) > \#(I \cup J)$, donde:

$$I = \chi(a) - (\chi(a) \cap \chi(b)),$$

$$J = \chi(b) - (\chi(a) \cap \chi(b)),$$

significa cardinalidad.

Notas sobre MRCVH

0) Las muestras representativas de comunidades vegetales son modelos de paisajes.

1) Con este rubro restringimos nuestro campo de acción a plantas. Por supuesto que al sustentar esto para todo elemento de V, el contradominio de la función α será un conjunto de especies vegetales; pero esto es obvio y por eso no se incluyó la especificación en los axiomas de MRCVH.

¹⁰ Estamos utilizando la palabra comunidad con el siguiente significado: los organismos existentes en un determinado lugar y pertenecientes a especies que el investigador ha decidido privilegiar; esta acepción del término incluye a los sitios de muestreo. Por ende, cuando decimos comunidad no nos referimos a comunidades-tipo tales como asociaciones, formaciones, etcétera.

definición 1) S es el conjunto de sitios o censos que el investigador establece para representar un determinado paisaje; es un subconjunto de X, pero con la peculiaridad de que todos los integrantes de S se consideran en el mismo intervalo temporal t_w . Puesto que cualquier elemento de X es un par ordenado del tipo $\langle \{z\}, t_h \rangle$, podemos estipular que dicho duplo tiene dos proyecciones, representadas como π_1 y π_2 respectivamente. π_1 equivale a $\{z\}$ y π_2 a t_h . Por eso arriba usamos la fórmula $\pi_2(S_i) = t_w$ para señalar que todos los elementos de S son localidades fijas en el tiempo t_w . Nuestros sitios representan comunidades vegetales pues asentamos que $\beta(S_i) \neq \emptyset$, es decir a cada una de ellos se les asocia un conjunto de plantas -arriba ya dijimos que los elementos de V son plantas, β es una función que mapea a X en el potencia de V y S_i pertenece a X. En consecuencia, a cada sitio le corresponde un conjunto de especies botánicas. Pero además subrayamos que si seleccionamos una localidad S_i habrá algún otro paraje S_h en S que alberga una o varias de las especies que figuran en S_i . Esta última condición garantiza cierto lazo entre los censos, que los ubica más o menos en la misma escala con la cual se enfoca el estudio y les confiere un "aire de familia", por así decir, en cuanto a su composición florística. Todo investigación orientada al ordenamiento de comunidades y la revelación de gradientes plantea algo similar; no es el caso que, para la misma ordenación, unos sitios sean terrenos boscosos de media hectárea y otros sean pedazos de corteza de árbol en los cuales crecen líquenes. Quizá podríamos haber agregado algo respecto al área o volumen de cada localidad: por ejemplo, que fueran más o menos de la misma magnitud. Sin embargo, la literatura da numerosos ejemplos donde la extensión de los censos varía en un rango considerable. Una muestra de ello es el trabajo de Whittaker (1956) donde se dice que el tamaño del sitio osciló según el número de árboles que se consideraron necesarios para indicar la composición de dicha locación.¹¹

2) Al señalar que $\pi_1(S_j) \cap \pi_1(S_i) = \emptyset$ estamos diciendo que los espacios que ocupan cualesquiera dos elementos de S no comparten puntos en común, son disyuntos.

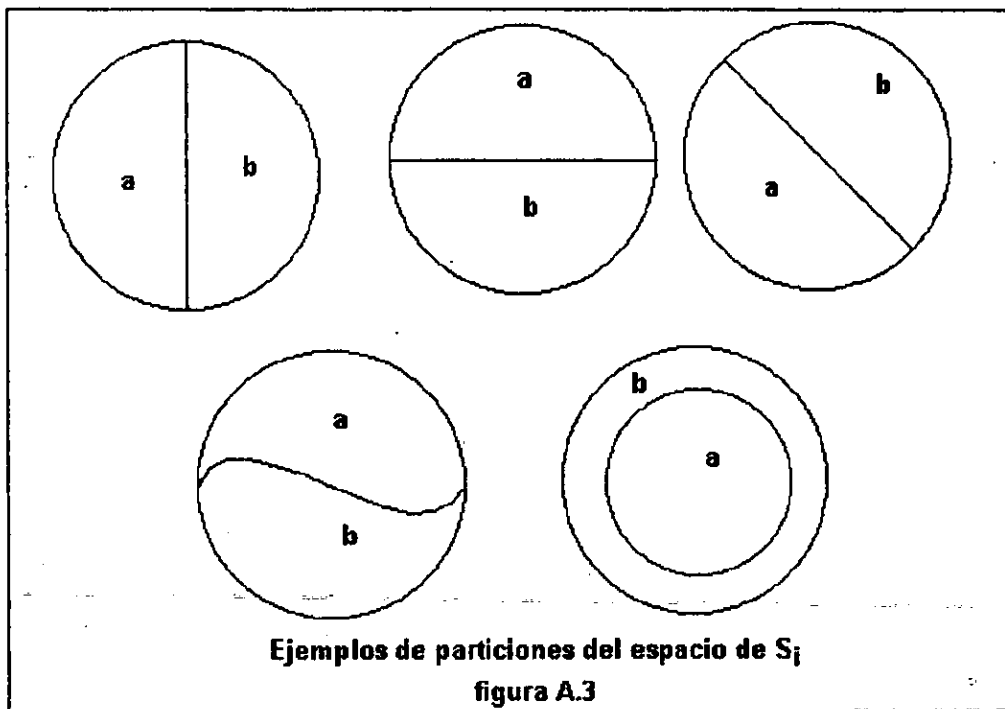
definición 2). S^*_i es el conjunto de todas las particiones -más o menos a la mitad- posibles del espacio que ocupa el sitio S_i , y dichas particiones se toman en

¹¹ Whittaker (1956), p. 6.

cuenta durante el mismo lapso temporal en que se establece S_i . Para decirlo en términos llanos, la colección abarca todas las "mitades" posibles del censo en cuestión. La figura A.3 ofrece algunos ejemplos de ellas, bajo la suposición ideal de que el espacio ocupado por S_i es un círculo.

Quizá resulta un poco difícil entender la notación para definir a S_i^* , por lo cual conviene exponerla con todo detalle. Al plantear:

$$S_i^* = \{ \{a, b\} \mid \text{tal que: } a, b \in X, \pi_1(a) \cup \pi_1(b) = \pi_1(S_i), \pi_1(a) \cap \pi_1(b) = \emptyset, \\ \pi_2(a) = \pi_2(b) = \pi_2(S_i) \text{ y } |\# \pi_1(a) - \# \pi_1(b)| \leq 1 \}$$



estamos diciendo que 1) S_i^* es un conjunto de conjuntos de dos elementos; 2) esos dos elementos, que en términos generales hemos denominado a y b , son integrantes de X , es decir, son espacios conexos considerados en un determinado lapso de tiempo; 3) por tanto, si juntamos el espacio que ocupa a con el que abarca b nos queda el espacio que ocupa S_i , el sitio en cuestión; 4) no obstante, los espacios de a y b son disyuntos (en la figura A.3, la representación ubicada en extremo derecho inferior del recuadro parece indicar que a está contenida en b , pero no es así: a en efecto es el círculo del centro pero b se limita al "anillo" alrededor de a); 5) a , b y S_i se toman en el mismo intervalo temporal; y

6) el número de puntos en el espacio de a y en el espacio de b es o bien el mismo, o uno de los dos conjuntos tiene un punto más que el otro. Dicho en términos simples, son del mismo tamaño o son casi del mismo tamaño.

3) Aquí ponemos de relieve que los sitios que conforman a S son homogéneos en cuanto a composición florística. Por eso, si uno de ellos se subdivide en dos mitades cualesquiera, el número de especies que figuran en ambas porciones es mucho mayor al número de aquellas exclusivas de una u otra parte. Tal es el significado de la notación:

$\#(\chi(a) \cap \chi(b)) > \#(I \cup J)$, donde:

$$I = \chi(a) - (\chi(a) \cap \chi(b)),$$

$$J = \chi(b) - (\chi(a) \cap \chi(b)).$$

El símbolo $\#$ denota cardinalidad o número de elementos que contiene un conjunto; $\chi(a)$ son las especies asociadas al trozo a de S_i y $\chi(b)$ a la mitad b . I es la colección de especies exclusivas de a y J es el conjunto de aquellas que sólo figuran en la otra parte, b . Puesto que el número de taxas compartidos es mayor al número de exclusivos para cualesquiera dos "cortes" a la mitad que hagamos del sitio, la composición específica es más o menos la misma en toda la localidad. De hecho existen pruebas estadísticas para evaluar la homogeneidad, pero para esta reconstrucción nos inspiramos en el siguiente pasaje de Whittaker (1967):

Un área particular y limitada de vegetación que parece ser homogénea -el área está limitada para que no haya cambios marcados y/o progresivos hacia otro tipo de vegetación- es una comunidad vegetal.¹²

Dicho en términos muy simplistas pero efectivos, una localidad S_i puede ser un pastizal o puede ser un bosque, pero no puede ser mitad uno y mitad otro, de ahí su carácter homogéneo.

¹² Whittaker (1967), p. 211. Dice así:

A particular, limited area of vegetation which seems homogeneous -the area is limited so that there is no marked, progressive change within toward a different kind of vegetation- is a plant community.

A1.3.3. Relación de similitud entre comunidades vegetales

M es una relación de similitud entre comunidades vegetales (RSCV) si y solo si existen $T, E, V, A, F_1, F_2, \dots, F_r, \alpha, \beta, \chi, \delta, \varepsilon, \phi, \eta_1, \eta_2, \dots, \eta_r, \gamma, \iota$.

0) $RSCV = \langle T, E, V, A, F_1, F_2, \dots, F_r, \alpha, \beta, \chi, \delta, \varepsilon, \phi, \eta_1, \eta_2, \dots, \eta_r, \gamma, \iota \rangle$

1) $\langle T, E, V, A, \alpha, \beta, \chi, \delta, \varepsilon, \phi \rangle = MRCVH$

2) F_1, F_2, \dots, F_r son no vacíos y ajenos tomados dos a dos.

2.1) para toda $i \in \{1, 2, \dots, r\}$ y toda $x \in F_i$ existen $p_i, q_i \in \{\text{números enteros}\}$ tal que: $x \in R \times R^{p_i} \times T^{q_i}$.

definición 1) $H = \{H_1, H_2, \dots, H_m\}$ tal que para toda $H_i \in H$ sucede que $H_i \in A$ y $H_i = \delta(S_i)$.

3) para toda $i \in \{1, 2, \dots, r\}, \eta_i: H \rightarrow F_i$.

4) $\gamma: H \rightarrow F_1 \times F_2 \times \dots \times F_r$.

4.1) $\gamma(H_i) = \langle \eta_1(H_i), \eta_2(H_i), \dots, \eta_r(H_i) \rangle$

definición 2) $Y \subset F_1 \times F_2 \times \dots \times F_r$ tal que Y es la imagen de γ .

5) $\iota: Y \times Y \rightarrow |\mathbb{R}$

6) para todo $S_j, S_i \in S$ sucede que:

i) $\iota(\langle \gamma(\delta(S_j)), \gamma(\delta(S_i)) \rangle) = \iota(\langle \gamma(\delta(S_i)), \gamma(\delta(S_j)) \rangle) = k$.

ii) $\iota(\langle \gamma(\delta(S_i)), \gamma(\delta(S_i)) \rangle) = \iota(\langle \gamma(\delta(S_j)), \gamma(\delta(S_j)) \rangle)$

iii) si $S_i \neq S_j$ entonces $\iota(\langle \gamma(\delta(S_i)), \gamma(\delta(S_j)) \rangle) < k$.

Notas sobre RSCV

1) La base de RSCV es la muestra representativa de comunidades vegetales.

2 y 2.1) Los conjuntos F_1, F_2, \dots, F_r se refieren a los valores de r variables ambientales. Es necesario introducirlas pues los ecólogos no trabajan con ambientes "en crudo", por así llamarlos; traducen las múltiples interacciones bióticas y abióticas a diversas escalas. Temperatura media anual, pendiente del terreno, concentración del nutriente z en el suelo, pH, salinidad, productividad, intensidad de herbivoría, flujo de luz, cobertura de la especie w y demás factores hábitat se conforman a la fórmula general:

$R \times R^{p_i} \times T^{q_i}$,

donde R se refiere a los números reales y los exponentes adquieren los valores *ad hoc*, según el caso.¹³ Por ejemplo, productividad anual se mide como gramos (g) por metro (m) cuadrado por año (a), esto es: $gm^{-2}a^{-1}$; radiación solar diaria se mide como megajoules (MJ) por metro cuadrado por día (d), es decir: $MJm^{-2}d^{-1}$; las escalas que no presentan dimensionalidades temporales y/o espaciales, v.g. el porcentaje de cobertura de una especie determinada, las podemos expresar como $u \times R^0 \times T^0$, con u en el intervalo de 0 a 100.

definición 1) H es el conjunto de ambientes que corresponden a los elementos de S .

3) En este apartado introducimos r funciones, cada una de las cuales asigna a los ambientes de H el valor de una variable ambiental. Parece extraño que todo un hábitat se traduzca a un valor numérico, pero eso es una de las peculiaridades holistas -en el sentido de que todo está relacionado con todo- de la ecología. Tomemos el caso del pH: la definición de libro de química es el menos logaritmo de la concentración de protones; pero si nos enfocamos al pH edáfico de un cierto lugar, el valor que toma depende del microclima, de procesos fisico-químicos del suelo, la hojarasca que se acumula, el tipo de organismos detritívoros que allí abundan, etcétera.

4) γ es una función que asigna a cada componente de H un vector cuyos valores son las expresiones que toman las r variables ambientales en ese sitio.

definición 2) Y es el conjunto de tuplos que representan el "ambiente medido" de cada H_i ; Y es la imagen de γ y, en términos prácticos, representa la matriz de datos.

5) ι nos da la similitud entre cualesquiera dos vectores de Y .

6) Aquí ligamos todas las partes constituyentes de RSCV. El inciso nos dice que podemos tomar cualesquiera dos localidades -homogéneas en cuanto a su

¹³ Incluye el subíndice i en los exponentes p y q para remarcar que sus valores son exclusivos para la variable ambiental i .

composición de especies-, traducirlas a ambientes medidos y luego compararlas para ver cuál es el grado de similitud ambiental entre ellas. Existe una semejanza máxima, k , que es la identidad de un sitio consigo mismo; la similitud no depende del orden de las parejas y si los dos hábitats son distintos, entonces el parecido entre ellos es menor a k . Los rubros 5 y 6 no se comprometen con un índice de asociación o proximidad particular, por eso hemos dejado el dominio de ι prácticamente sin definir. El punto 6.iii da cabida a la hipótesis de Gleason pues pone de relieve que no hay dos comunidades vegetales distintas que presenten ambientes idénticos.

A1.3.3.1. Condiciones de ligadura de RSCV

Diversos investigadores pueden medir el ambiente de una localidad de muchas formas: algunos pueden privilegiar ciertas variables, otros no. Pero si todos acuerdan medir los mismos factores, con los mismos instrumentos, al mismo tiempo, el vector de valores que representa al sitio en cuestión debería ser el mismo, en condiciones ideales donde no hubiera errores de medición. Además, si los estudiosos comparan las mismas dos localidades (representadas por las mismas variables) durante el mismo intervalo de tiempo y con el mismo índice de proximidad, también en condiciones ideales la similitud debería ser igual para todos. Sobre estos dos aspectos versan las ligaduras a continuación:

1) $C \subseteq \text{RSCV}$ satisface la ligadura $(\gamma=)$ "igualdad de medición ambiental", $C \in (\gamma=)$, si y solo si:

para toda $m_1, m_2 \in C$, para todo $z \in H_{m_1} \cap H_{m_2}$ sucede que $\gamma_{m_1}(z) = \gamma_{m_2}(z)$.

2) $C \subseteq \text{RSCV}$ satisface la ligadura $(\iota=)$ "igualdad de similitud", $C \in (\iota=)$, si y solo si:

para toda $m_1, m_2 \in C$, para todo $z \in (Y_{m_1} \times Y_{m_1}) \cap (Y_{m_2} \times Y_{m_2})$ sucede que $\iota_{m_1}(z) = \iota_{m_2}(z)$.

A1.4. Modelos potenciales y efectivos del gradiente ambiental

RSCV es la base para dos entidades teóricas: el gradiente ambiental complejo (GAC), que implica una ordenación de sitios, y la teoría de asociación-

unidad, como la llamó Whittaker (1962), que supone un agrupamiento de censos en clases (asociaciones, formaciones, sociedades y demás conceptos que vimos en el capítulo 7). Solo vamos a desarrollar la primera línea -el gradiente-, pero dejamos constancia de la existencia de esta segunda vía. Dicho esto, pasemos sin mayor preámbulo al centro de nuestro interés.

M es un gradiente ambiental complejo (GAC) si y solo si existen T, E, V, A, F₁, F₂, ..., F_r, G, α, β, χ, δ, ε, φ, η₁, η₂, ..., η_r, γ, ι, φ.

0) $M = \langle T, E, V, A, F_1, F_2, \dots, F_r, G, \alpha, \beta, \chi, \delta, \varepsilon, \phi, \eta_1, \eta_2, \dots, \eta_r, \gamma, \iota, \varphi, \mu \rangle$

1) $\langle T, E, V, A, F_1, F_2, \dots, F_r, \alpha, \beta, \chi, \delta, \varepsilon, \phi, \eta_1, \eta_2, \dots, \eta_r, \gamma, \iota \rangle = \text{RSCV}$

2). G es isomorfo con un segmento de R

3) $\varphi: Y \rightarrow G$.

4) $\mu: \{S\} \rightarrow S^m$.

4.1) $\mu(\{S\}) = x$ tal que:

i) $\varphi(\gamma(\delta(\pi_1(x)))) \preceq \varphi(\gamma(\delta(\pi_2(x)))) \preceq \dots \preceq \varphi(\gamma(\delta(\pi_m(x))))$ &

ii) $\iota(\gamma(\delta(\pi_1(x))), \gamma(\delta(\pi_2(x)))) \geq \iota(\gamma(\delta(\pi_1(x))), \gamma(\delta(\pi_3(x)))) \geq \dots \geq \iota(\gamma(\delta(\pi_1(x))), \gamma(\delta(\pi_m(x))))$ &

iii) existen algunos $h, k \in \{1, 2, \dots, m\}$, $h \neq k$, tal que:

$\iota(\gamma(\delta(\pi_1(x))), \gamma(\delta(\pi_h(x)))) \neq \iota(\gamma(\delta(\pi_1(x))), \gamma(\delta(\pi_k(x))))$.

Notas sobre GAC

1) El rubro uno pone de relieve el vocabulario de la relación de similitud entre comunidades vegetales, pues ésta es un requisito necesario antes de plantear un gradiente ambiental.

2) El conjunto G es propiamente el gradiente; al señalar que la colección G es isomorfa con un segmento de los números reales estamos diciendo que hay tantos puntos en G como números en un cierto intervalo de R. Esto nos garantiza que G es efectivamente una trayectoria ecológica continua.

3) Cuando reconstruimos RSCV introducimos Y , el conjunto de vectores de medidas ambientales. Pues bien, φ es la función que asigna a cada elemento de Y un punto de G . Los modelos que cumplen estos tres primeros axiomas son modelos potenciales de GAC.

4) Como hemos visto, S es el conjunto de sitios. En consecuencia, $\{S\}$ es el conjunto del conjunto de sitios; la cardinalidad de $\{S\}$ es 1. La función μ tiene como único elemento en su dominio a $\{S\}$, y le asigna un elemento de S^m , la colección de todos los ordenamientos posibles de localidades. Por ejemplo, si S solo constan de 3 censos, $S = \{S_1, S_2, S_3\}$, y S^m (donde $m = 3$) adopta la siguiente forma:

$$S^m = \{ \langle S_1, S_1, S_1 \rangle, \langle S_1, S_1, S_2 \rangle, \langle S_1, S_1, S_3 \rangle, \langle S_1, S_2, S_1 \rangle, \langle S_1, S_2, S_2 \rangle, \\ \langle S_1, S_2, S_3 \rangle, \langle S_1, S_3, S_1 \rangle, \langle S_1, S_3, S_2 \rangle, \langle S_1, S_3, S_3 \rangle, \langle S_2, S_1, S_1 \rangle, \\ \langle S_2, S_1, S_2 \rangle, \langle S_2, S_1, S_3 \rangle, \langle S_2, S_2, S_1 \rangle, \langle S_2, S_2, S_2 \rangle, \langle S_2, S_2, S_3 \rangle, \\ \langle S_2, S_3, S_1 \rangle, \langle S_2, S_3, S_2 \rangle, \langle S_2, S_3, S_3 \rangle, \langle S_3, S_1, S_1 \rangle, \langle S_3, S_1, S_2 \rangle, \\ \langle S_3, S_1, S_3 \rangle, \langle S_3, S_2, S_1 \rangle, \langle S_3, S_2, S_2 \rangle, \langle S_3, S_2, S_3 \rangle, \langle S_3, S_3, S_1 \rangle, \\ \langle S_3, S_3, S_2 \rangle, \langle S_3, S_3, S_3 \rangle \}$$

4.1) Este apartado constituye la ley fundamental de GAC. El conjunto S abarca una serie de espacios conexos sobre los cuales se erigen comunidades vegetales homogéneas, cada una de ellas representativa de un determinado ambiente, el cual se puede subrogar por un vector de medidas ambientales. Decimos que la secuencia obtenida luego de aplicar la función μ pone de relieve una trayectoria de comunidades vegetales; que ese orden es el mismo que guardan los sitios en relación a la dirección ecológica representada por G . Además, la similitud entre el primer y segundo elemento de $\mu(\{S\})$ es mayor a la que hay entre el primero y tercero, y así sucesivamente. Por otro lado, es menester asentar que existen diferencias ambientales entre las diversas localidades; por eso el inciso 4.1iii destaca que dichas comunidades no se colapsan todas en un punto. Aquellos modelos que, además de respetar los incisos 1 a 3, observan 4 y 4.1 son modelos efectivos de GAC.

En sí, lo dicho es bastante sencillo pero quizá parece complicada la notación conjuntista utilizada; conviene entonces desmenuzarla para empatarla con el contenido del párrafo anterior. Decimos que x es el resultado de $\mu(\{S\})$, por

tanto x es un integrante del conjunto S^m . Para simplificar las cosas, supóngase que S solo consta de tres sitios y $x = (S_1, S_2, S_3)$. La primera proyección de x - que hemos representado como $\pi_1(x)$ - es S_1 , la segunda $\pi_2(x)$ es S_2 y la tercera S_3 . El conjunto G es isomorfo con un segmento de los números reales, pero esto no significa que los elementos de G sean números, más bien son puntos y son tantos como números hay en un determinado intervalo de los reales. Ahora bien, si tomamos cada uno de nuestros sitios y lo vislumbramos como un ambiente, lo representamos como un vector de medidas ambientales y a este vector, a su vez, le asignamos un punto de G , resulta que el punto correspondiente a S_1 , es anterior al que se le otorga a S_2 y éste antecede al punto reservado a S_3 . Tal es el significado de

$$\varphi(\gamma(\delta(\pi_1(x)))) \preceq \varphi(\gamma(\delta(\pi_2(x)))) \preceq \dots \preceq \varphi(\gamma(\delta(\pi_m(x))))$$

si consideráramos m sitios y m proyecciones de la ordenación de esos censos. Y para que esto suceda, la similitud entre el ambiente medido de $\pi_1(x)$ y el de $\pi_2(x)$ es mayor o igual a la semejanza entre el ambiente medido de $\pi_1(x)$ y $\pi_3(x)$, y así sucesivamente. Tal es el contenido del inciso 4.1ii:

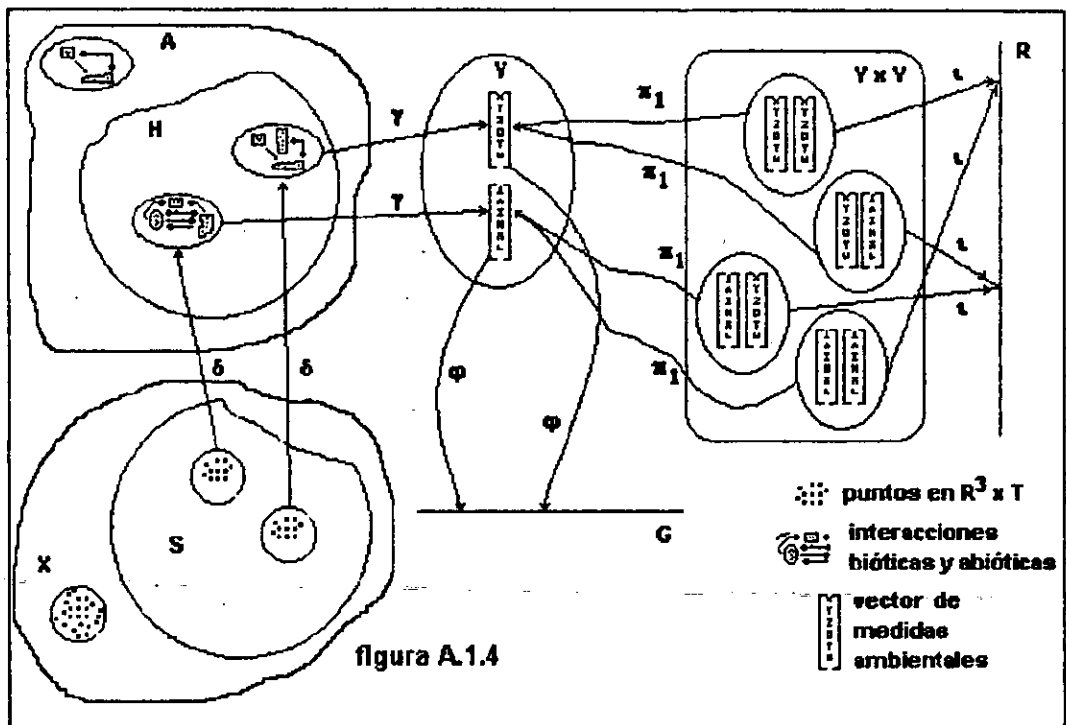
$$i(\gamma(\delta(\pi_1(x))), \gamma(\delta(\pi_2(x)))) \geq i(\gamma(\delta(\pi_1(x))), \gamma(\delta(\pi_3(x)))) \geq \dots \geq i(\gamma(\delta(\pi_1(x))), \gamma(\delta(\pi_m(x))))$$

Finalmente, hay algún sitio cuyo ambiente es distinto al de los otros habitats. Por eso incluimos el rubro 4.1.iii:

$$i(\gamma(\delta(\pi_1(x))), \gamma(\delta(\pi_h(x)))) \neq i(\gamma(\delta(\pi_1(x))), \gamma(\delta(\pi_k(x))))$$

Hay una cuestión poco esclarecida respecto a GAC: puesto que el gradiente se concibe como un eje donde los censos que selecciona el investigador ocupan posiciones fijas, cabe preguntar cuál es el significado de todos los puntos entre dichas posiciones, pues éstos también forman parte de la gradación. Una primera respuesta es plantear que igualmente representan sitios reales que no han sido muestreados. La idea es atractiva, pues una zona de estudio se puede particionar de infinito número de maneras, incluso siendo rigurosos en cuanto a la homogeneidad de dichas parcelas. Pero es factible que ciertas coordenadas no tengan conexión alguna con el paisaje que se observa. Por ejemplo, la comarca puede presentar sitios con suelos ácidos y básicos en

distinto grado -lo cual nos permite construir o postular un gradiente de pH- y al vez no albergar localidades de suelo neutro. Por tanto, el trayecto ambiental incluye puntos para los cuales no hay correspondencia con nuestra área de observación. Esos puntos representan "estados potenciales", por llamarlos de alguna manera. Dar cuenta de ellos nos obliga a plantear argumentos como el siguiente: si hubiera una localidad en la que figurasen determinados eventos ambientales que redundaran en un pH edáfico neutro, entonces ese paraje tendría un posición reservada en nuestro gradiente. La figura A1.4 constituye un modo alternativo -más visual- de presentar la reconstrucción conjuntista de GAC.



A1.4.1 Condiciones de ligadura de GAC.

Imaginemos la siguiente situación: en el mismo intervalo de tiempo el investigador fulano construye un gradiente ambiental para una zona de estudio A y otro académico mengano lo hace para la comarca B que contiene a A. Los dos ecólogos confeccionan sus trayectorias con base en las mismas variables y censan el mismo sitio S_i . Tenemos dos modelos de GAC, m_1 (el gradiente de fulano) y m_2 (el gradiente de mengano), vinculados entre sí por el hecho de que

los conjuntos G en ambos comparten algunos puntos. Por tanto tenemos una ligadura:

$C \subseteq GAC$ satisface la ligadura (PS=) "igualdad de posición en el gradiente" si y sólo si para toda $m_1, m_2 \in C$ sucede:

- i) $G_{m_1} \cap G_{m_2} \neq \emptyset$ &
- ii) $m_1, m_2 \in (\alpha=) \cap (\beta=) \cap (\chi=) \cap (\delta=) \cap (\gamma=)$ &
- iii) existe algún $z \in X_{m_1} \cap X_{m_2}$ tal que:

a) si definimos $z^* = \{ \{z_1, z_2\} \mid \text{tal que: } \pi_1(z_1) \cup \pi_1(z_2) = \pi_1(z), \pi_1(z_1) \cap \pi_1(z_2) = \emptyset, \pi_2(z_1) = \pi_2(z_2) = \pi_2(z) \text{ y } |\# \pi_1(z_1) - \# \pi_1(z_2)| \leq 1 \}$ entonces:

$\#(\chi(z_1) \cap \chi(z_2)) > \#(I \cup J)$, donde:

$$I = \chi(z_1) - (\chi(z_1) \cap \chi(z_2)),$$

$$J = \chi(z_2) - (\chi(z_1) \cap \chi(z_2)),$$

significa cardinalidad.

b) $\varphi_{m_1}(\gamma_{m_1}(\delta_{m_1}(z))) = \varphi_{m_2}(\gamma_{m_2}(\delta_{m_2}(z)))$.

La condición agrupa todos los modelos de gradientes ambientales que comparten puntos, los cuales corresponden efectivamente a habitats reales, medidos con los mismos parámetros. Esta ligadura nos permite vincular, por ejemplo, un gradiente topográfico de humedad en el rango de altitud q para el corredor Ajusco-Chichinautzin con un gradiente topográfico de humedad correspondiente a la misma franja altitudinal pero en relación al eje neovolcánico transversal: las posiciones del primero están incluidas en el segundo. PS dice que si dos modelos presentan conjuntos G cuya intersección no es vacía esto significa que hay algún sitio z -entendido como un lugar en un momento dado- cuya composición de especies es homogénea (inciso iii a) y esa localidad está representada en las dos trayectorias con la misma posición. En otras palabras, los dos gradientes indican la misma dirección ecológica.

Ahora bien, un recurso muy socorrido en la literatura es vincular gradaciones de distinta índole pero construidas a partir de los mismos censos. Tal operación es la piedra angular de los planos y espacios ambientales; por ejemplo, para un mismo conjunto de localidades estipular un gradiente

topográfico de humedad y uno de altitud sobre el nivel del mar, luego construir una plano estableciendo que el primero es la abscisa y el segundo la ordenada. Semejante maniobra no obedece tanto a una condición de ligadura sino que es una posibilidad que se puede llevar a efecto sin violentar ninguno de los rubros de GAC. Es un teorema que se puede deducir de esos axiomas. Afirmar que se derivan teoremas de la entidad GAC parece extraño, incluso artificial, como si quisieramos formalizar demasiado el quehacer científico. Sin embargo, tal deducción está implícita en los artículos de Goodall, Whittaker y los ecólogos de Wisconsin, que se publicaron durante los cincuenta: luego de concebir la noción de gradiente ambiental los investigadores dieron el paso siguiente y establecieron que un paisaje puede estar surcado por varias trayectorias hábitat. El desarrollo de la idea es muy claro cuando se compara, por ejemplo, el trabajo de Curtis y McIntosh (1951) que establece una dirección ecológica preponderante para los bosque del sur de Wisconsin, con el escrito de Bray y Curtis (1957) que señala la conveniencia de representar las unidades de vegetación en relación a varias líneas-ambiente ensambladas en un plano o espacio. Sin mayor preambulo, anunciamos el teorema y procedemos a demostrarlo.

Primer teorema de GAC: Dos gradientes ambientales distintos que se remiten al mismo conjunto S , definen un plano ambiental.

Si m_1, m_2 son modelos de GAC y reúnen las siguientes condiciones:

- i) $(G_{m_1} \cup 0) \cap (G_{m_2} \cup 0) = \{0\}$;
- ii) $S_{m_1} = S_{m_2}$;
- iii) $\{m_1, m_2\} \in (\alpha=) \cap (\beta=) \cap (\chi=) \cap (\delta=)$;

entonces para toda $z \in S_{m_1} \cap S_{m_2}$ existe una y sólo una $z^0 \in G_{m_1} \times G_{m_2}$ tal que:

$$\pi_1(z^0) = \varphi_{m_1}(\gamma_{m_1}(\delta_{m_1}(z))) \text{ y } \pi_2(z^0) = \varphi_{m_2}(\gamma_{m_2}(\delta_{m_2}(z))).$$

Esto lo podemos demostrar por reducción al absurdo. Supóngase que para todo $z \in S_{m_1} = S_{m_2}$ existen dos puntos $f, g \in G_{m_1} \times G_{m_2}$, $f \neq g$, tal que:

$$\begin{aligned} \pi_1(f) &= \varphi_{m_1}(\gamma_{m_1}(\delta_{m_1}(z))) \text{ y } \pi_1(g) = \varphi_{m_1}(\gamma_{m_1}(\delta_{m_1}(z))) \text{ y} \\ \pi_2(f) &= \varphi_{m_2}(\gamma_{m_2}(\delta_{m_2}(z))) \text{ y } \pi_2(g) = \varphi_{m_2}(\gamma_{m_2}(\delta_{m_2}(z))). \end{aligned}$$

Entonces:

- | | |
|--|---|
| 1) $\delta_{m1}(z) = \delta_{m2}(z)$. | premisa iii |
| 2) si $k, k' \in A_{m1}$ y $p, p' \in A_{m2}$ y $\delta_{m1}(z) = k$ y $\delta_{m1}(z) = k'$ y $\delta_{m2}(z) = p$ y $\delta_{m2}(z) = p'$ entonces $k = k' = p = p'$. | 1 & quinto axioma de PAI |
| 3) si $h, h' \in Y_{m1}$ y $\gamma_{m1}(\delta_{m1}(z)) = h$ y $\gamma_{m1}(\delta_{m1}(z)) = h'$ entonces $h = h'$. | 2 & tercer axioma de RSCVH |
| 4) si $q, q' \in Y_{m2}$ y $\gamma_{m2}(\delta_{m2}(z)) = q$ y $\gamma_{m2}(\delta_{m2}(z)) = q'$ entonces $q = q'$. | 2 & tercer axioma de RSCVH |
| 5) si $i, i' \in G_{m1}$ y $\varphi_{m1}(\gamma_{m1}(\delta_{m1}(z))) = i$ y $\varphi_{m1}(\gamma_{m1}(\delta_{m1}(z))) = i'$ entonces $i = i'$. | 3 & tercer axioma GAC |
| 6) si $r, r' \in G_{m2}$ y $\varphi_{m2}(\gamma_{m2}(\delta_{m2}(z))) = r$ y $\varphi_{m2}(\gamma_{m2}(\delta_{m2}(z))) = r'$ entonces $r = r'$. | 4 & tercer axioma GAC |
| 7) si $f, g \in G_{m1} \times G_{m2}$ y $\pi_1(f) = \varphi_{m1}(\gamma_{m1}(\delta_{m1}(z)))$ y $\pi_1(g) = \varphi_{m1}(\gamma_{m1}(\delta_{m1}(z)))$ y $\pi_2(f) = \varphi_{m2}(\gamma_{m2}(\delta_{m2}(z)))$ y $\pi_2(g) = \varphi_{m2}(\gamma_{m2}(\delta_{m2}(z)))$ entonces $\pi_1(f) = \pi_1(g)$ y $\pi_2(f) = \pi_2(g)$ | 1,2,3,4,5 y 6 |
| 8) si $f, g \in G_{m1} \times G_{m2}$ y $\pi_1(f) = \pi_1(g)$ y $\pi_2(f) = \pi_2(g)$ entonces $f = g$. | definición de producto cartesiano, definición de proyección |

El inciso 8 se contradice con el supuesto $f \neq g$ que planteamos arriba, en consecuencia sólo puede haber un $z^0 \in G_{m1} \times G_{m2}$ tal que:

$$\pi_1(z^0) = \varphi_{m1}(\gamma_{m1}(\delta_{m1}(z))) \text{ y } \pi_2(z^0) = \varphi_{m2}(\gamma_{m2}(\delta_{m2}(z))).$$

Veamos de cerca el contenido de las condiciones en las que se cumple el teorema: partimos de dos modelos de gradiente ambiental complejo que no comparten ningún punto entre sí; sin embargo, se remiten al mismo conjunto de sitios y cumplen las ligaduras $(\alpha=)$, $(\beta=)$, $(\delta=)$; es decir, en ambos esquemas se privilegian los mismo conjuntos de organismos, a éstos se les otorga las mismas asignaciones específicas y a cualquier censo x le corresponde el mismo ambiente en el modelo 1 y en el 2. Todo lo demás -variables ambientales, función de similitud y ordenamiento de sitios- puede ser distinto. En lo tocante a la demostración, los apartados 2, 3, 4, 5 y 6 se cumplen, pues cuando reconstruimos PAI, RSCVH y GAC puntualizamos que δ , γ , ϕ son funciones: asignan a cada elemento de su dominio un solo valor del contradominio.

A1. 5. Especializaciones de GAC.

A1.5.1. Gradiente florístico

M es un modelo de gradiente florístico (GF) si existen: $T, E, V, A, F_1, F_2, \dots, F_r, G, \alpha, \beta, \chi, \delta, \varepsilon, \phi, \eta_1, \eta_2, \dots, \eta_r, \gamma, \iota, \varphi, \mu, \kappa$.

0) $M = \langle T, E, V, A, F_1, F_2, \dots, F_r, G, \alpha, \beta, \chi, \delta, \varepsilon, \phi, \eta_1, \eta_2, \dots, \eta_r, \gamma, \iota, \varphi, \mu, \kappa \rangle$

1) $\langle T, E, V, A, F_1, F_2, \dots, F_r, G, \alpha, \beta, \chi, \delta, \varepsilon, \phi, \eta_1, \eta_2, \dots, \eta_r, \gamma, \iota, \varphi, \mu \rangle = \text{GAC}$

2) $\kappa: ExS \rightarrow R^+$.

2.1) $\kappa(x, y) > 0$ si $x \in \chi(y)$

3) para toda $i \in \{1, 2, \dots, r\}$, $F_i = \{u \mid u = \kappa(w) \text{ y } \pi_1(w) = E_i\}$

1) GAC es una subestructura de GF, pues este último incluye un elemento adicional, la función κ .

2) κ asigna a cada especie en cada sitio una medida de desempeño ecológico, es decir, qué tan exitosa ha sido para colonizar y desarrollarse ahí; por lo general, κ adopta valores de abundancia, ya sea biomasa, cobertura, frecuencia, diámetro a la altura del pecho, etcétera, todo depende de los criterios del investigador y de las formas de vida -hierbas, arbustos, árboles- de las especies que él considera pertinentes. Las posibilidades recién mencionados (frecuencia, densidad, etcétera) son especializaciones de la función κ , en este sentido, la propuesta de

Curtis y McIntosh (1951) fue de lo más interesante: si todos estos parámetros miden algún aspecto del éxito que tiene un taxón para aprovechar los recursos presentes en una cierta localidad, es factible suponer que si dichos índices se combinan en una sumatoria, el resultado redunde en una medida general del desempeño ecológico que tiene esa especie en ese lugar. Con base en tal argumento, los autores confeccionaron su índice de importancia (otra especialización de κ) descrito en el capítulo 5.

2.1) La expresión " $\kappa(x, y) > 0$ si $x \in \chi(y)$ " plantea que la abundancia de la especie x en el censo y es mayor a cero si x efectivamente está presente en y . Recuérdese que la función χ asigna a cada espacio conexo su complemento específico. Pero, nótese que nada decimos acerca del valor $\kappa(x, y)$ cuando $x \notin \chi(y)$; obviamente, si nos referimos a biomasa, cobertura, etcétera, la abundancia es 0 cuando la especie no está presente. Sin embargo, decidimos dejar abierta la cuestión para dar cabida a la *probabilidad de ausencia*, índice que emplearon tanto Swan (1970) como Johnson y Goodall (1979) con el fin de relativizar los registros de cero en la matriz de datos (ver capítulos 6 y 11). Estos autores razonaron que la nulidad tiene dos significados: o bien el sitio de plano no es adecuado para el establecimiento y desarrollo del taxón, o bien sí lo es pero por circunstancias fortuitas no se ha asentado ningún propágulo de esa especie allí.

3) En este apartado estipulamos que los conjuntos F_1, F_2, \dots, F_r engloban, respectivamente, las abundancias de las especies 1, 2, ..., r en todos los sitios. Es decir, F_i es la colección de abundancias del i -ésimo taxón en todas las localidades. Ya con estos incisos basta para modelar un gradiente florístico, pues gracias al vocabulario de GF sabemos que la función η_i traduce los ambientes de nuestros censos en una medida de profusión de la especie i ; el operador γ los convierte en vectores cuyos elementos son las abundancias de los r taxos; ι mide la similitud de esos tuplos, tomados dos a dos; y ϕ ordena los sitios según sus composiciones florísticas.

Entre los investigadores dedicados al tema de la ordenación ha persistido el siguiente juicio desde la década de los cincuenta hasta el presente: existe un isomorfismo entre el gradiente florístico y el gradiente ambiental complejo. De hecho esta idea fue la que acicateó la proliferación de métodos que Whittaker

denominó indirectos (aquellos que ordenan sitios con base en sus composiciones específicas). No obstante, hubo voces que aconsejaron cautela: por ejemplo, Beals (1984) sostuvo que si bien un gradiente de vegetación delata una trayectoria ambiental, la relación es complicada. Se requiere tomar en cuenta disturbios, dispersiones, establecimientos accidentales y otras cuestiones históricas. Por tanto una gradación con base en variables abióticas no necesariamente va a ser isomorfa con una gradación florística.

A1.5.2. Gradiente estructural.

Van der Maarel (1969) esbozó una segunda línea de especialización de GAC: el gradiente estructural. En lugar de elaborar sobre abundancias, pH, temperatura, etcétera, centró su atención en las características fisionómicas de la vegetación; esto es, las distintas formas de vida y el área de suelo o sustrato al descubierto.

M es un modelo de gradiente estructural (GE) si existen: T, E, V, A, F₁, F₂, ..., F_r, G, B, α, β, χ, δ, ε, φ, η₁, η₂, ..., η_r, γ, ι, φ, λ, κ*, κ^o.

0) M = ⟨T, E, V, A, F₁, F₂, ..., F_r, G, B, α, β, χ, δ, ε, φ, η₁, η₂, ..., η_r, γ, ι, φ, μ, λ, κ*, κ^o⟩

1) ⟨T, E, V, A, F₁, F₂, ..., F_r, G, α, β, χ, δ, ε, φ, η₁, η₂, ..., η_r, γ, ι, φ, μ⟩ = GAC

2) B es un conjunto finito y no vacío.

definición 1) $D = \bigcup_{i=1}^m \beta(S_i)$.

3) λ: D → B.

4) κ*: B × S → R⁺.

4.1) κ*(x, y) > 0 si existe algún z ∈ β(y) tal que x = λ(z)

5) κ^o: S → R².

5.1) κ^o(S_i) = al área de sustrato descubierto en el sitio i

6) para toda i ∈ {1, 2, ..., r-1}, F_i = {u | u = κ*(w) y π_i(w) = B_i}

7) F_r = {t | t = κ^o(s) y s ∈ S}

Notas sobre GE

1) La sub estructura $\langle T, E, V, A, F_1, F_2, \dots, F_r, G, \alpha, \beta, \chi, \delta, \varepsilon, \phi, \eta_1, \eta_2, \dots, \eta_r, \gamma, \iota, \varphi, \mu \rangle$ es un gradiente ambiental complejo.

2) B es el conjunto de formas de vida, por ejemplo, árboles, arbustos, hierbas, epífitas, etcétera, o en su defecto, podríamos utilizar la clasificación de Raunkiaer (fanerófitas, chameófitas, etcétera; ver capítulo 7).

definición 1) D es el conjunto de todas los individuos que existen en nuestros censos (conviene recordar que al reconstruir MRCVH, restringimos el conjunto de organismos para sólo considerar plantas). El motivo de semejante definición será aparente enseguida.

3) La función λ asigna a cada planta una forma de vida. Ahora bien, ya que los individuos pueden presentar diferentes aspectos a lo largo de su ciclo vital, no podemos estipular una función cuyo dominio sea V y contradominio B, debido a que habría elementos en el primero con dos o más asignaciones en el segundo. Por eso introducimos el conjunto D, el cual sí nos garantiza que un planta tenga una sola forma de vida, pues estamos circunscribiendo los organismos a un periodo específico, t_w , cuando el ecólogo toma sus muestras (ver reconstrucción de MRCVH).

4) A cada par \langle forma de vida x , sitio y \rangle la función κ^* le otorga un valor numérico, correspondiente a la abundancia de x en y .

4.1) Aquí solo decimos que la abundancia de x en y es mayor a cero si en ese sitio existe un vegetal z que acusa la forma de vida x .

5 y 5.1) κ^0 pone de relieve la superficie que cualquier sitio tiene al descubierto, desprovista de plantas.

6) Aquí suponemos que hay $r - 1$ elementos de B, es decir, $r - 1$ formas de vida, y los conjuntos F_1, F_2, \dots, F_{r-1} contienen, respectivamente, las abundancias de las formas 1, 2, ..., $r - 1$ en todos los sitios.

7) F_r es la colección de áreas al descubierto en nuestros censos. En resumen, el gradiente estructural es de tal naturaleza que los sitios quedan subrogados por vectores cuyos elementos son abundancias de formas de vida y, además, uno de esos elementos denota el área de sustrato al descubierto. En consecuencia, la gradación se construye con esos tuplos.

A1.5.3. Gradiente ambiental simple

Además de GF y GE, la literatura menciona otra vía de especialización: el gradiente ambiental simple (GAS), aquél donde los censos se ordenan con base en una sola variable habitat.

M es un modelo de gradiente ambiental simple (GAS) si y solo si existen T, E, V, A, F_1, F_2, \dots, F_r , G, $\alpha, \beta, \chi, \delta, \varepsilon, \phi, \eta_1, \eta_2, \dots, \eta_r, \gamma, \iota, \varphi, \mu$.

0) $\langle T, E, V, A, F_1, F_2, \dots, F_r, G, \alpha, \beta, \chi, \delta, \varepsilon, \phi, \eta_1, \eta_2, \dots, \eta_r, \gamma, \iota, \varphi, \mu \rangle = \text{GAC}$

definición 1) $Y^* = \{y^* \mid y^* = \langle 0, 0, \dots, \pi_j(y), 0, \dots, 0 \rangle \ \& \ y \in Y\}$

1) $\iota: Y^* \times Y^* \rightarrow R$

2) $\varphi: Y^* \rightarrow G$

definición 1) Y^* es un conjunto de vectores cuyos elementos, salvo uno, son cero y dicha excepción es la j -ésima proyección de algún tuplo y de Y . Recuérdese que este último conjunto lo introdujimos al reconstruir RSCVH y corresponde a la imagen de γ ; sus elementos son los sitios, pero representados como hiladas de medidas ambientales. Al estipular Y^* los parajes quedan subrogados por una sola variable.

1 y 2) Las funciones ι y φ cumplen exactamente el mismo papel que en GAC, pero la comparación entre localidades y el ordenamiento subsecuente de éstas es influido por sólo un indicador hábitat.

A1.5.3.1. Gradiente recurso y gradiente regulador.

GAS es una entidad general, pero de ellas se diferencian otras dos dignas de mención, a saber: el gradiente recurso y el gradiente regulador (también

llamado fisiológico directo), desarrollados por Austin durante la década de los ochenta (Austin, 1980; Austin y Smith, 1989). Huston (1994) expuso ambos tipos de una manera sintética, por lo cual conviene citarlo:

1) *Gradientes de recursos*. La propiedad que varía a lo largo del gradiente es un recurso que deben consumir las plantas, para así crecer. Un aspecto importante de estos recursos es que las plantas son capaces de agotarlos o disminuirlos, en el ambiente local. Los recursos incluyen luz, agua, nutrientes minerales esenciales y, potencialmente, dióxido de carbono y oxígeno...

2) *Gradientes reguladores*. La propiedad que varía a lo largo del gradiente regula la tasa de procesos fisiológicos, pero no es consumida o incorporada a la estructura del organismo; tampoco sufre disminuciones el nivel o cantidad del factor en el medio, a causa de los organismos. La temperatura del aire y el pH del suelo son, quizá, los dos mejores ejemplos de estos reguladores...¹⁴

Pasemos a reconstruir ambos entes teóricos:

M es un modelo de gradiente recurso (GR) si existen: $T, E, V, A, F_1, F_2, \dots, F_r, G, \alpha, \beta, \chi, \delta, \varepsilon, \phi, \eta_1, \eta_2, \dots, \eta_r, \gamma, \iota, \varphi, \mu$.

0) $M \in \text{GAS}$.

1) para una y solo una j en $\{1, 2, \dots, r\}$, $F_j = \{x \mid x = \text{una abundancia del recurso } j\}$.

2) para toda $q \in Y^*$, si $z \in q$ y $z \neq 0$, entonces $z \in F_j$.

¹⁴Huston (1994), p. 275. El texto original reza así:

Resource gradients. The property that varies along the gradient is a resource that must be consumed by plants in order for them to grow. An important feature of these resources is that plants are able to deplete them in the local environment. These resources include light, water, essential mineral nutrients, and potentially carbon dioxide and oxygen...

Regulator gradients. The property that varies along the gradient regulates the rate of physiological processes, but is not taken up or incorporated into the organism's structure nor is the level or amount of the factor in the environment depleted by the organisms. Air temperature and soil pH are perhaps the two best examples of regulators...

Notas sobre GR

0) El gradiente recurso es un gradiente ambiental simple

1) F_j es la colección de abundancias de un recurso específico que hemos denominado j . Ninguno de los otros conjuntos F incluye concentraciones de ese recurso.

2) Los vectores que pertenecen a Y^* tiene un sólo elemento distinto a cero y ese elemento corresponde a una abundancia del recurso j .

M es un gradiente regulador (GReg) si existen: $T, E, V, A, F_1, F_2, \dots, F_r, G, \alpha, \beta, \chi, \delta, \varepsilon, \phi, \eta_1, \eta_2, \dots, \eta_r, \gamma, \iota, \varphi, \mu$.

0) $M \in \text{GAS}$.

1) para una y solo una j en $\{1, 2, \dots, r\}$,

$F_j = \{x \mid x = \text{una intensidad de la propiedad reguladora } j\}$.

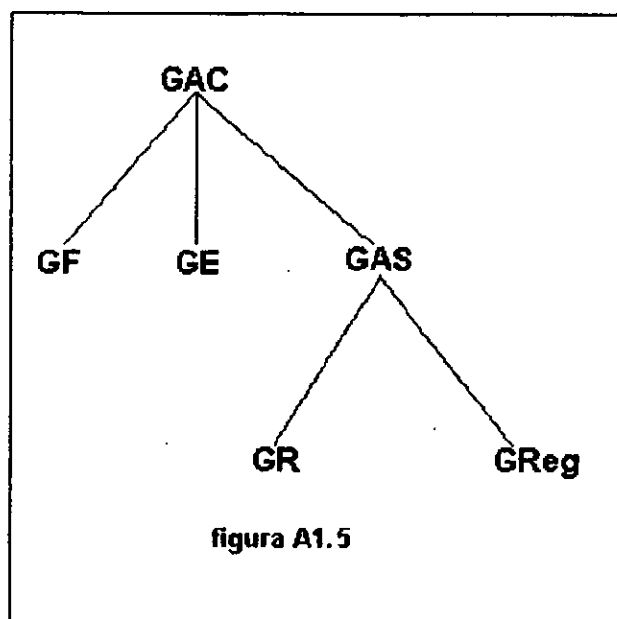
2) para toda $x \in Y^*$, si $z \in x$ y $z \neq 0$, entonces $z \in F_j$.

La formulación de GReg es prácticamente idéntica a la de GR, salvo en lo tocante a como definir el conjunto F_j . Pero es justo ahí donde GReg es ambiguo: se nos pide que pensemos en entidades -a las cuales se les puede asignar un conjunto de valores (por eso son variables)- que no se "introducen" en los tejidos vegetales, pero que por si solas generan, aceleran o inhiben reacciones metabólicas. Temperatura ambiente y pH se ofrecen como paradigmáticas, pero ¿cuáles otras podríamos agregar? Austin y Smith (1989) dejaron la interrogante pendiente, y Huston sólo repite lo dicho por estos dos investigadores. Parece ser entonces que el gradiente fisiológico directo es un concepto apenas en gestación.

Desde principios de los ochenta, Austin (1980) criticaba la gradación ambiental compleja de Whittaker como basamento de una adecuada teoría de continuo. El motivo de ello es que si bien en GAC intervienen factores que influyen directamente en el desarrollo de los organismos, la combinación de efectos es un fenómeno local, no se pueden extrapolar las relaciones entre

plantas y gradiente más allá de la zona de estudio. Por tanto, GAC tiene poca utilidad para derivar una teoría general del continuo. En cambio, GR y GReg se pueden reproducir en laboratorio y de ahí formular conceptos básicos relativos al comportamiento de cualquier población respecto a estas dos clases de trayectorias.

Si uno compara GAC, GR y GReg, es evidente que los últimos dos son mucho más restrictivos que el primero. Definen tipos específicos de variables y no tocan la cuestión de combinatorias. En cambio, GAC es demasiado liberal, por así decir: da cabida a todo tipo de factores, supone que están combinados, pero no indica cómo se articulan. Por ende, los argumentos de Austin parecen una apelación en contra de esa excesiva liberalidad.



GAC y sus cinco derivados conforman una red, tal como se muestra en la figura A1.5. Vale la pena preguntarse: ¿qué tan reales son estos gradientes? La prosa de Whittaker (1956, 1960, 1967) no deja lugar a dudas, son fenómenos que existen en la naturaleza. A veces son evidentes, como es el caso de altitud sobre el nivel del mar; en otras ocasiones permanecen ocultos en el paisaje, pero allí están y es menester revelarlos. Ter Braak y Prentice (1988) fueron menos tajantes, como lo muestra el siguiente pasaje de su artículo:

Los gradientes no necesariamente tienen una realidad física como continuos en el espacio y tiempo, no obstante, constituyen

abstracciones útiles para explicar las distribuciones de organismos en el espacio y tiempo.¹⁴

A1. 6. Breves apuntes para un análisis estructuralista de las teorías de continuo vegetacional.

Ya advertimos que nuestras labores reconstructivas sólo se van a limitar al concepto de gradiente ambiental; pero nos sentimos obligados a, por lo menos, ofrecer algunas intuiciones respecto a cómo debería ser una arquitectura conjuntista del continuo vegetacional (CV) y sus modalidades. En aras de sintetizar, solamente enlistamos las ideas básicas:

- 1) El cimiento de CV es GAC: GAC y sus especializaciones constituyen los modelos potenciales parciales de CV.
- 2) Es menester introducir funciones v_1, v_2, \dots, v_r indicativas de las r repuestas poblacionales al gradiente.
- 3) La ley fundamental de la entidad general CV dice algo semejante a:

para todo $p \in G$ existe algún v_i tal que $v_i(p) \neq 0$, y existen algunas $i, j \in \{1, 2, \dots, r\}$ y alguna $q \in G$ tal que $v_i(q) \neq 0$ y $v_j(q) \neq 0$, y la unión de los dominios de v_1, v_2, \dots, v_r es igual a G .

- 4) Existen cuatro grandes especializaciones de CV: el continuo individualista (CVI), el continuo de respuestas asociadas (CVRA), el continuo Austin-Smith sobre un gradiente recurso (CASGR); el continuo Austin-Smith sobre un gradiente regulador (CASGReg)

4.1) En los modelos de CVI, las r curvas de respuesta alcanzan su valor óptimo en r posiciones distintas del gradiente.

¹⁴ Ter Braak y Prentice (1988), p. 272. La cita textual es:

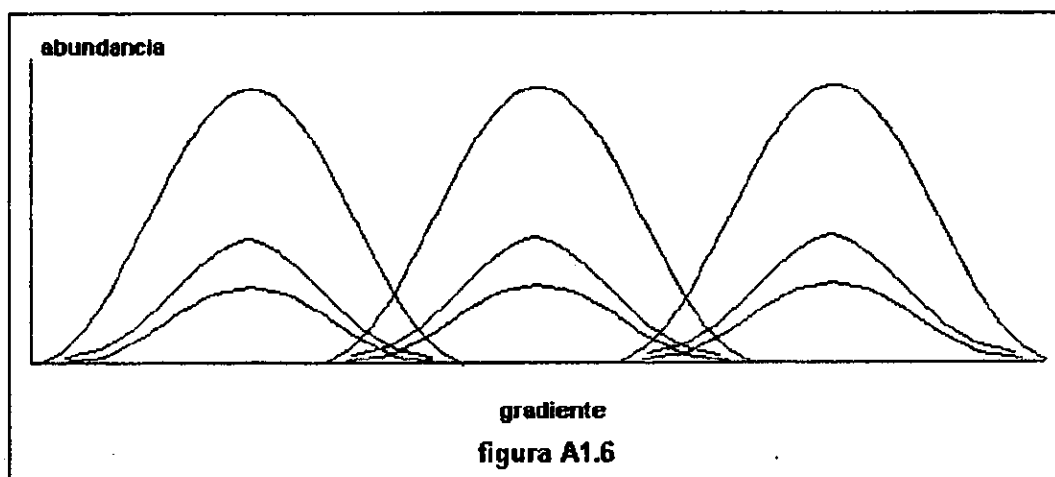
Gradients do not necessarily have physical reality as continua in either space or time, but are a useful abstraction for explaining the distributions of organisms in space and time.

4.1.1) CVI se bifurca en dos especializaciones: 1) CVIU donde todas las respuestas son unimodales y 2) CVIP donde algunas o todas las curvas son plurimodales, pero para todas ellas solo una de sus modas corresponde al punto de desarrollo óptimo, donde la especie en cuestión alcanza su abundancia máxima.

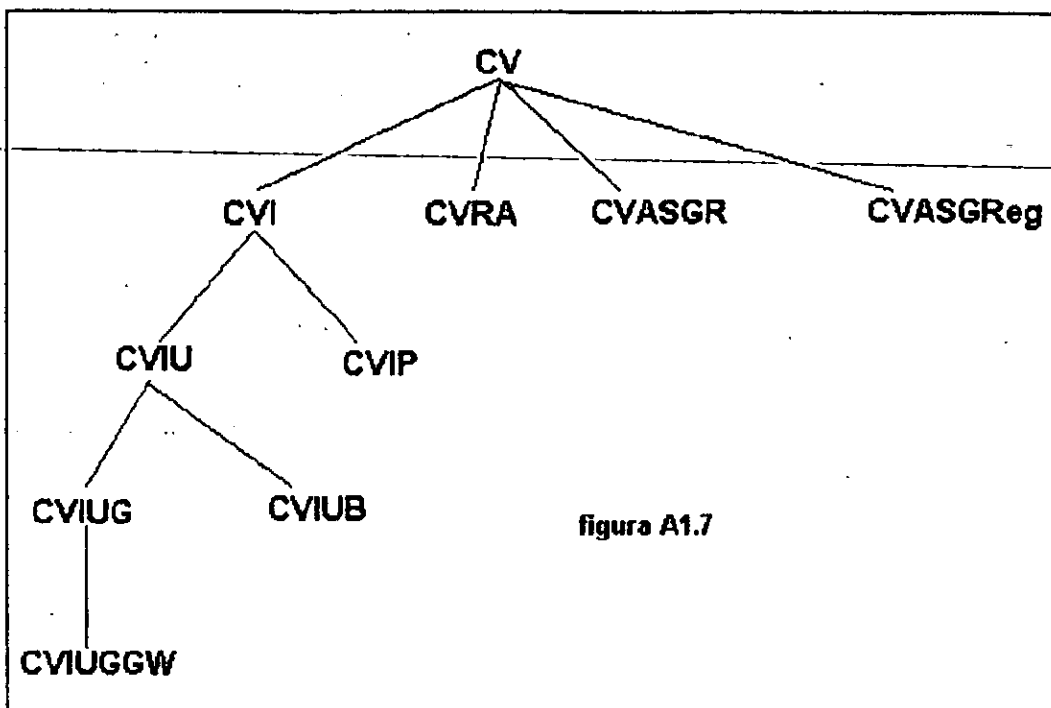
4.1.1.1) Algunos modelos de CVIU siguen dos vías de especialización: CVIUG, todas las respuestas son gaussianas; CVIUB, todas son funciones beta.

4.1.1.1.1) De CVIUG se desprende un conjunto cuyos elementos cumplen los lineamientos de Gauch y Whittaker (1972), planteados en el capítulo 10. Denominamos a éstos CVIUGGW.

4.2) En los modelos de CVRA, las r curvas de respuesta alcanzan su valor óptimo en n posiciones distintas del gradiente, tal que $n < r$. Por tanto, algunas especies reportan su máxima abundancia en el mismo punto de la trayectoria. Goodall (1963) versó sobre semejante posibilidad (ver capítulo 9) y Austin (1985) mostró una variante gaussiana de ella, misma que reproducimos en la figura A1.6:



4.3) Los modelos de CASGR presentan respuestas fisiológicas "anidadas", la abundancia total por sitio perfila una distribución de campana, la función de porcentaje de dominancia presenta picos en los extremos y parte central del gradiente; en esos mismos segmentos, la diversidad alfa reporta mínimos, pero acusa sus valores más altos en aquellas porciones donde el porcentaje de dominancia llega a sus niveles más reducidos (ver capítulo 10).



4.4) CASGRReg es casi idéntico a CASGR, salvo que las respuestas fisiológicas presentan óptimos diferenciados, es decir, no hay anidamiento.

La red teórica que proponemos -tentativamente, pues hace falta hacer la reconstrucción como es debido- para estas teorías de continuo aparece en la figura A1.7.

APÉNDICE 2

SIMBOLOGÍA MÁS UTILIZADA EN LOS CAPÍTULOS 2 A 6.

a_{ij} : la abundancia de la especie j en el sitio i .

$a_{\bullet j}$: la media de la especie j en todos los sitios (ver capítulos 3 y 5)

$a_{i\bullet}$: la abundancia media del sitio i en relación a todas las especies (ver capítulo 3)

$a_{\bullet\bullet}$: la media total de la matriz de datos (ver capítulo 3).

$a_{(k)}^j$: el k -ésimo valor (leído de arriba abajo) de la columna j de la matriz de datos que es estrictamente mayor a cero (ver capítulo 6).

$a_{(k)}^i$: es k -ésimo valor (leído de izquierda a derecha) de la hilera i de la matriz de datos que es estrictamente mayor a cero (ver capítulo 6).

$a_{\bullet j}^{(h)}$: la abundancia media de la especie j en todos los sitios donde la especie h es dominante (ver capítulo 5)

e_j : la especie j representada como un vector cuyos elementos son las abundancias de j en los sitios $1, 2, \dots, m$: $e_j = [a_{1j} \quad a_{2j} \quad \dots \quad a_{mj}]^T$

$p\varepsilon_{jk}^*$: la coordenada de la especie j en el k -ésimo eje de ordenación, luego de p ciclos de un algoritmo reiterativo y, además, el eje k está estandarizado a una escala particular.

$p\varepsilon_k$: el vector de coordenadas de las especies en el k -ésimo eje de ordenación, luego de p ciclos de un algoritmo reiterativo y, además, el eje k está ortogonalizado respecto a los ejes $k-1, k-2, \dots, 1$.

$p\varepsilon_{jk}$: la coordenada de la especie j en el eje k de la ordenación, luego de p ciclos de un algoritmo reiterativo y, además, el eje k está ortogonalizado respecto a los ejes $k-1, k-2, \dots, 1$.

$P_{\epsilon_k^0}$: el vector de coordenadas de las especies en el k -ésimo eje de ordenación, luego de p ciclos de un algoritmo reiterativo y, además, el eje k está construido de tal modo que la "dispersión intrasitio de las calificaciones de las especies" es constante a lo largo de dicha línea de coordenadas. Tal dispositivo es particular al análisis de correspondencia sin tendencia, ACT, (ver capítulo 5).

$P_{\epsilon_{jk}^0}$: la coordenada de la especie j en el eje k de la ordenación, luego de p ciclos de un algoritmo reiterativo y, además, el eje k está construido de tal modo que la "dispersión intrasitio de las calificaciones de las especies" es constante a lo largo de dicha línea de coordenadas. Tal dispositivo es particular al análisis de correspondencia sin tendencia, ACT, (ver capítulo 5).

E_i el estrés de una ordenación, luego de i reiteraciones del algoritmo EDNM (ver capítulo cuatro).

o_{ij} : el valor que toma la variable ambiental j en el sitio i (ver capítulo 5)

s_i : el sitio i representado como un vector cuyos elementos son las abundancias de las especies 1, 2, ..., n en esa localidad: $s_i = [a_{i1} \ a_{i2} \ \dots \ a_{in}]$

s_j^i : el sitio compuesto j , promedio -en términos de las abundancias de las especies en él- de todos aquellos sitios sujetos a las i -ésimas condiciones ambientales y que, además, presentan coordenadas muy cercanas entre sí en una ordenación (véase ODPP, capítulo 5).

h_{jk} : la coordenada del sitio j en el k -ésimo eje de ordenación.

$h_{jk}^{(x,y)}$: la coordenada del sitio j en el k -ésimo eje de ordenación, eje cuyos polos opuestos y extremos son los sitios x y y (ver capítulo 2).

$P_{h_{ik}}$: la coordenada del sitio i en el k -ésimo eje de ordenación, luego de p ciclos de un algoritmo reiterativo (por ejemplo, PR, ACT, ACC, OGGCW).

$P_{h_{ik}^*}$: la coordenada del sitio i en el k -ésimo eje de ordenación, luego de p ciclos de un algoritmo reiterativo y, además, el eje k está estandarizado a una escala particular.

$h_{(j)k}$: la coordenada del k -ésimo sitio donde está presente la especie j , en el eje que resulta de una ordenación que sólo produce soluciones unidimensionales (véase capítulo 6, sección 6.3).

Pr_k^a : el vector de coordenadas de los sitios en el k -ésimo eje de ordenación, luego de p ciclos de un algoritmo reiterativo y de someter el k -ésimo a un "desesgamiento" en relación al eje $k - 1$. El dispositivo es típico de ACT (ver capítulo 5).

Pr_{ik}^a : la coordenada del sitio i en el eje k de la ordenación, luego de p ciclos de un algoritmo reiterativo y de someter el k -ésimo a un "desesgamiento" en relación al eje $k - 1$ (ver capítulo 5).

Pr_k^b : el vector de coordenadas de los sitios en el k -ésimo eje de ordenación, luego de p ciclos de un algoritmo reiterativo, de modo que estas coordenadas constituyen el valor esperado de una combinación lineal de r variables ambientales, registradas en esos sitios. Esta noción es típica de ACC, el análisis canónico de correspondencia.

Pr_{ik}^b : la coordenada del sitio i en el eje k de la ordenación, luego de p ciclos de un algoritmo reiterativo, de modo que estas coordenadas constituyen el valor esperado de una combinación lineal de r variables ambientales, registradas en esos sitios.

$Pr_k^{b'}$: el vector de coordenadas de los sitios en el k -ésimo eje de ordenación, luego de p ciclos de un algoritmo reiterativo, de modo que estas coordenadas constituyen el valor esperado de una combinación lineal de r variables ambientales, registradas en esos sitios. Además, el eje k está ortogonalizado respecto a los ejes $k - 1, k - 2, \dots, 1$. Esta noción es típica de ACC.

$Pr_{ik}^{b'}$: la coordenada del sitio i en el eje k de la ordenación, luego de p ciclos de un algoritmo reiterativo, de modo que estas coordenadas constituyen el valor esperado de una combinación lineal de r variables ambientales, registradas en esos sitios. Además, el eje k está ortogonalizado respecto a los ejes $k - 1, k - 2, \dots, 1$.

$Pr_k^{b''}$: el vector de coordenadas de los sitios en el k -ésimo eje de ordenación, luego de p ciclos de un algoritmo reiterativo, de modo que estas coordenadas constituyen el valor esperado de una combinación lineal de r variables ambientales, resitradas en esos sitios. Además, el eje k está ortogonalizado

respecto a los ejes $k - 1, k - 2, \dots, 1$ y está estandarizado para que su media sea igual a 0 y la longitud del vector sea igual a 1. Esta noción es típica de ACC.

$p_{i,k}^{b^*}$: la coordenada del sitio i en el eje k de la ordenación, luego de p ciclos de un algoritmo reiterativo, de modo que estas coordenadas constituyen el valor esperado de una combinación lineal de r variables ambientales, registradas en esos sitios. Además, el eje k está ortogonalizado respecto a los ejes $k - 1, k - 2, \dots, 1$ y está estandarizado para que su media sea igual a 0 y la longitud del vector sea igual a 1.

\mathcal{D} : función que asigna una cierta combinación de condiciones ambientales a la partición D_f de la matriz de datos D . Por ejemplo, si

$\mathcal{D}(D_f) = \{1000 \text{ metros sobre el nivel del mar, estrato rocoso basáltico}\}$

entonces todos los sitios de la partición D_f se ubican a los 1000 msnm y en todos la roca madre es basalto. Esta notación se utiliza en la reconstrucción de ODPP (ver capítulo 5).

\mathcal{Q} : función que asigna a cada sitio una posición en un gradiente ambiental preeliminar, que el investigador define *a priori*. Esta notación se utiliza en la reconstrucción de ODPP (ver capítulo 5).

APÉNDICE 3

SIGLAS

AC.- análisis de correspondencia.

ACC.- análisis canónico de correspondencia.

ACT.- análisis de correspondencia sin tendencia.

AF.- análisis factorial.

AP.- análisis de Procrustes.

BC.- método de Bray y Curtis (1957)

CK.- coeficiente de correlación de rangos de Kendall.

CM.- cambios medios, medida de diversidad beta.

CoP.- análisis de coordenadas principales.

CP.- análisis de componentes principales.

CPQ.- análisis de componentes principales, modalidad Q.

CPR.- análisis de componentes principales, modalidad R.

CV.- continuo vegetacional.

CVASGR.- continuo vegetacional tipo Austin-Smith sobre un gradiente recurso.

CVASGRreg.- continuo vegetacional tipo Austin-Smith sobre un gradiente regulador.

CVI.- continuo vegetacional individualista.

CVIP.- continuo vegetacional individualista con al menos una curva de respuesta plurimodal.

CVIU.- continuo vegetacional individualista con curvas de respuesta unimodales.

CVIUB.- continuo vegetacional individualista con curvas de respuesta función beta.

CVIUG.- continuo vegetacional individualista con curvas de respuesta gaussianas.

CVIUGGW.- continuo vegetacional individualista del tipo Gauch-Whittaker.

CVRA.- continuo vegetacional con respuestas asociadas.

DED.- desviación estándar de desplazamientos de las posiciones de los sitios.

DMPS.- el desplazamiento promedio de las posiciones de los sitios.

EAP.- estadístico del análisis de Procrustes.

EC.- espacio de configuraciones.

EDNM.- escalamiento multidimensional no métrico.

EP.- análisis de ejes principales (método de van der Maarel).

GAC.- gradiente ambiental complejo.

GAS.- gradiente ambiental simple.

GE.- gradiente estructural.

GF.- gradiente florístico.

GR.- gradiente recurso.

GRAF.- gráficas de coordenadas-simulación versus coordenadas-ordenación.

GReg.- gradiente regulador.

MP.- mapeo paramétrico.

MRCVH.- muestra representativa de comunidades vegetales homogéneas.

NMTA.- número mínimo de transposiciones adyacentes para recuperar el orden de rango original de sitios.

OEDP.- ordenación mediante especies dominantes principales (método de Curtis y McIntosh, 1951)

ODPP.- ordenación directa mediante promedios ponderados (método de Whittaker, 1956)

OGGCW.- ordenación gaussiana según el método de Gauch, Chase y Whittaker (1974).

OGIG.- ordenación gaussiana según el método de Ihn y van Groenewoud (1975).

OGJG.- ordenación gaussiana según el método de Johnson y Goodall (1979).

OS.- ordenación simple (método de Orloci, 1966)

P.- distancia promedio de los censos al primer eje de ordenación (la letra P sólo se usa con este significado en las secciones 11.1 y 11.3 del capítulo 11; en el capítulo 6 aparecen unos valores P_{ij} que denotan la probabilidad de ausencia de la especie j en un conjunto I de sitios).

PAI.- paisaje.

PR.- promediación recíproca.

PVE.- porcentaje de variabilidad explicada.

R².- el cuadrado de la correlación múltiple

RI.- reiteración de índice.

RSCV.- relación de similitud entre comunidades vegetales.

SDW.- ordenación polar según el método de Swan, Dix y Wehrhan (1969)

SR.- superficie de respuesta.

VE.- variabilidad espuria

VP.- vectores posicionales (método de Orloci, 1966)

BIBLIOGRAFÍA CONSULTADA

Amor Montaña, J.A. (1997) *Teoría de conjuntos para estudiantes de ciencias*. Servicios Editoriales de la Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Anderson, A.J. B. (1971) "Ordination Methods in Ecology", *Journal of Ecology*, 59, pp. 713-726

Anderson, D.J. (1963) "The Structure of Some Upland Plant Communities in Caernarvonshire. III. The Continuum Analysis". *Journal of Ecology*, 51, 403-414.

Anderson, T.W. (1984) *An Introduction to Multivariate Statistical Analysis*. John Wiley and Sons, New York.

Austin, M.P. (1968) "An Ordination Study of a Chalk Grassland Community", *Journal of Ecology*, 56: 739-757.

Austin, M.P. (1976a) "On Non-Linear Species Response Models in Ordination", *Vegetatio*, 33, 33-41.

Austin, M.P. (1976b): "Performance of Four Ordination Techniques Assuming Three Different Non-Linear Species Response Models", *Vegetatio*, 33: 43 - 49.

Austin, M.P. (1980). "Searching for a Model for Use in Vegetation Analysis", *Vegetatio*, 42: 11 - 21.

Austin, M.P. (1985) "Continuum Concept, Ordination Methods and Niche Theory", *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 39-61.

Austin, M.P. (1987). "Models for the Analysis of Species' Response to Environmental Gradients", *Vegetatio*, 69: 35 - 45.

Austin, M.P. (1990) "Community Theory and Competition in Vegetation" en J.B. Grace & D. Tilman (eds.) *Perspectives on Plant Competition*, Academic Press, San Diego, pp. 215 - 238.

Austin, M.P. & P. Grieg-Smith (1968) "The Application of Quantitative Methods to Vegetation Survey. II. Some Methodological Problems of Data from Rain Forests", *Journal of Ecology*, 65: 827-843.

Austin, M.P. & L. Orloci (1966) "Geometric Models in Ecology. II. An Evaluation of some Ordination Techniques", *Journal of Ecology*, 54, 217-227.

- Austin, M.P. & I. Noy-Meir (1971) "The Problem of Non-Linearity in Ordination: Experiments with Two-Gradient Models", *Journal of Ecology*, 59, 763-773.
- Austin, M.P. & T.M. Smith (1989). "A New Model for the Continuum Concept", *Vegetatio*, 83: 35 - 47.
- Bannister, P. (1968). "An Evaluation of Some Procedures used in Simple Ordination", *Journal of Ecology*, 56: 27-34.
- Baum, R. (1975). *Logic*, Holt, Rinehart & Winston, New York.
- Beals, E. W. (1965) "Species Patterns in a Lebanese Poterietum". *Vegetatio*, 13, 68-67.
- Beals, E.W. (1965) "Ordination of Some Corticolus Communities in South-Central Wisconsin", *Oikos*, 16, 1-8.
- Beals, E.W. (1973) "Ordination: Mathematical Elegance and Ecological Naïveté", *Journal of Ecology*, 61, 23-35.
- Beals, E. W. (1984) "Bray-Curtis Ordination: An Effective Strategy for Analysis of Multivariate Ecological Data", *Advances in Ecological Research*, 14: 1 - 55.
- Benzecri, J.P. (1969) "Statistical Analysis as a Tool to Make Patterns Emerge from Data" en S. Watanabe (ed.) *Methodologies of Pattern Recognition*. Academic Press, New York, pp. 35-74.
- Bowler, P. J. (1998) *Historia fontana de las ciencias ambientales*, Fondo de Cultura Económica, México.
- Bray, J.R. (1961) "A Test for Estimating the Relative Informativeness of Vegetation Gradient", *Journal of Ecology*, 49: 631-642.
- Bray, J. R. & J.T. Curtis (1957) "An Ordination of Upland Forest Communities of Southern Wisconsin", *Ecological Monographs*, 27, 325-349.
- Cain, S. A. (1947). "Characteristics of Natural Areas and Factors in their Development", *Ecological Monographs*, 17: 186 - 200.
- Carleton, T.J. (1984) "Residual Ordination Analysis: A Method for Exploring Vegetation-Environment Relationships", *Ecology*, 65: 469-477.
- Casanueva L., M. (1998) *Mendeliana y anexos* (tesis doctoral). Universitat Autònoma de Barcelona.

- Causton, D.R. (1988) *An Introduction to Vegetation Analysis. Principles, Practice and Interpretation*. Unwin Hyman, London.
- Chang, D.H.S. & H.G. Gauch (1986) "Multivariate Analysis of Plant Communities and Environmental Factors in Ngari, Tibet", *Ecology*, 67: 1568 - 1575
- Cittadino, E. (1990). *Nature as the Laboratory. Darwinian Plant Ecology in the German Empire, 1880-1900*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Clements, F.E. (1936) "Nature and Structure of the Climax". *Journal of Ecology*, 24: 252-284.
- Clements, F.E. & V.E. Shelford (1939) *Bio-Ecology*, Wiley & Sons, New York.
- Collins, S. L., S. M. Glenn & D.W. Roberts (1993) "The Hierarchical Continuum Concept", *Journal of Vegetation Science* 4: 149-156.
- Crawley, M. J. (1983) "The Structure of Plant Communities" en M. J. Crawley ed. *Plant Ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Curtis, J. T. & R.P. McIntosh (1951) "An Upland Forest Continuum in the Prairie - Forest Border Region of Wisconsin", *Ecology*, 32, 476-496.
- Curtis, J.T. (1959). *The Vegetation of Wisconsin. An Ordination of Plant Communities*. The University of Wisconsin Press, Madison.
- Dagnelie, P. (1960). "Contribution à l'étude des communautés végétales par l'analyse factorielle", *Bull. Serv. Carte phytogéogr. B* 5: 7 - 71 (primera parte), 93 - 195 (segunda parte).
- Dale, M.B. (1975) "On Objectives of Methods of Ordination", *Vegetatio*, 30:15-22.
- Diez, J.A. & C.U. Moulines (1997). *Fundamentos de la filosofía de la ciencia*. Ariel, Barcelona.
- Digby, P.G.N. & R.A. Kempton (1987). *Multivariate Analysis of Ecological Communities*, Chapman and Hall, Londres.
- Doets, K. (1996) *Basic Model Theory*, CSLI Publications & FoLLI, Stanford.
- Fasham, M.J.R. (1977) "A Comparison of Nonmetric Multidimensional Scaling, Principal Components and Reciprocal Averaging for the Ordination of Simulated Coenclines and Coenplanes", *Ecology*, 58, 551-561.

- Feolli, E. (1977). "On the Resolving Power of Principal Components Analysis in Plant Community Ordination", *Vegetatio*, 33, 119-125.
- Franklin, S.B., D.J. Gibson, P.A. Robertson, J.T. Pohlmann & J.S. Fralish (1995) "Parallel-Analysis: A Method for Determining Significant Principal Components", *Journal of Vegetation Science*, 6: 99-106.
- Galison, P. (1996) "Computer Simulations and the Trading Zone" en P. Galison & D.J. Stump (eds.) *The Disunity of Science. Boundries, Contexts, Power*. Stanford University Press, Stanford, pp. 118 - 157.
- Gauch, H.G. (1973) "The Relationship between Sample Similarity and Ecological Distance", *Ecology* 54, pp. 618-622.
- Gauch, H.G. (1973) "A Quantitative Evaluation of the Bray-Curtis Ordination", *Ecology*, 54, 829-836.
- Gauch, H.G. (1982) "Noise Reduction by Eigenvector Ordinations", *Ecology*, 63, 1643-1649.
- Gauch, H. G. (1982) *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gauch, H.G. & G.B. Chase (1974). "Fitting the Gaussian Curve to Ecological Data", *Ecology*, 55: 1377 - 1381.
- Gauch, H.G., G.B. Chase, & R.H. Whittaker (1974) "Ordination of Vegetation Samples by Gaussian Species Distributions", *Ecology* 55, 1382-1390.
- Gauch, H. G. & Scruggs, W.M. (1979) "Variants of Polar Ordination". *Vegetatio*, 40, 147-153.
- Gauch, H.G. & T.R. Wentworth. (1976) "Canonical Correlation as an Ordination Technique", *Vegetatio*, 33: 17-22.
- Gauch, H.G. & R. H. Whittaker (1972a) "Coencline Simulation", *Ecology*, 53, 446-451.
- Gauch, H.G. & R. H. Whittaker (1972b) "Comparison of Ordination Techniques", *Ecology*, 53, 868-875.
- Gauch, H.G. & R. H. Whittaker (1976). "Simulation of Community Patterns", *Vegetatio*, 33: 13 - 16.

- Gauch, H.G., R. H. Whittaker & S.B. Singer (1981) "A Comparative Study of Nonmetric Ordinations", *Journal of Ecology*, 69:135-152.
- Gauch, H.G., R. H. Whittaker & T.R. Wentworth (1977) "A Comparative Study of Reciprocal Averaging and Other Ordination Techniques" *Journal of Ecology*, 65: 157 - 174.
- Gittins, R. (1965) "Multivariate Approaches to a Limestone Grassland Community. I. A. Stand Ordination. *Journal of Ecology*, 53, 385-401.
- Gittins, R. (1965) "Multivariate Approaches to a Limestone Grassland Community. II. A. Direct Species Ordination. *Journal of Ecology*, 53: 403 - 409..
- Gittins, R. (1968) "Trend Surface Analysis fo Ecological Data" *Journal of Ecology*, 56, 845-859.
- Gittins, R. (1969) "The Application of Ordination Techniques", en *Ecological Aspects of Mineral Nutrition in Plants* (I.H: Rorison, ed.), pp. 37-66, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Gleason, H.A. (1926) "The Individualist Concept of the Plant Association". *Torrey Bot. Club. Bull.* 47, 21-33.
- Goff, F.G. (1975) "Comparison of Species Ordinations Resulting from Alternative Indices of Interspecific Association and Different Numbers of Included Species", *Vegetatio*, 31, 1-14.
- Goff, F.G. & G. Cottam (1967) "Gradient Analysis: The Use of Species and Synthetic Indices", *Ecology*, 48:793-806.
- Goff, F. G. & R. Mitchell (1975) "A Comparison of Species Ordination Results From Plot and Stand Data", *Vegetatio*, vol. 31, 15-22.
- Goodall, D.W. (1954) "Objective Methods for the Classification of Vegetation. III. An Essay in the Use of Factor Analysis." *Austral. Jour. Bot.* 2, 304-324.
- Goodall, D.W. (1963) "The Continuum and the Individualistic Association", *Vegetatio*, 11, 297-316.
- Goodall, D.W. & R.W. Johnson (1982) "Non-linear Ordination in Several Dimensions. A Maximum Likelihood Approach", *Vegetatio*, 48: 197 - 208.
- Gower, J.C. (1966) "Some Distance Properties of Latent Roots and Vector Methods used in Multivariate Analysis. *Biometrika*, 53, 325-338.

Greig-Smith, P. (1980) "The Development of Numerical Classification and Ordination", *Vegetatio*, 42:1-9

Greig-Smith, P. (1983) *Quantitative Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Groenewoud, H. van. (1965). "Ordination and Classification of Swiss and Canadian Coniferous Forests by Various Biometric and other Methods", *Ber. geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich*, 36: 28 - 102.

Hair, J.F., R.E. Anderson, R.L. Tatham & W.C. Black (1992). *Multivariate Data Analysis with readings*. Macmillan Publishing Company, New York.

Hanson, H. C. (1955) "Characteristics of the *Sipa comata-Bouteloua gracilis-Bouteloua curtipendula* Association in Northern Colorado". *Ecology* 36, 269-280.

Harper, J.L. (1982). "After description", en E.I. Newman (ed.) *The plant community as working mechanism*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 11 - 25.

Hill, M.O. (1974) "Reciprocal Averaging: An Eigenvector Method of Ordination" *Journal of Ecology*, 61, 237-249.

Hill, M.O. (1979) *DECORANA: A FORTRAN Program for Detrended Correspondence Analysis and Reciprocal Averaging*. Ecology and Systematics, Cornell University, Ithaca.

Hill, M.O. & H.G. Gauch (1980) "Detrended Correspondence Analysis: An Improved Ordination Technique", *Vegetatio*, 42, 47-58.

Hohn, F.E. (1964) *Elementary Matrix Algebra*, The Macmillan Company, New York.

Hotelling, H. (1933) "Analysis of a complex of statistical variables into principal components", *Journal of Educational Psychology*, 24: 417- 441.

Huston, M. A. (1994) *Biological Diversity: The Coexistence of Species on Changing Landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge.

Ihm. P. & H. van Groenewoud (1975) "A Multivariate Ordering of Vegetation Data Based on Gaussian Type Gradient Response Curves", *Journal of Ecology*, 63, 767-777.

Ivimey-Cook, R.B. & M.C.F. Proctor (1967) "Factor Analysis of Data from an East Devon Heath: A Comparison of Principal Component and Rotated Solutions", *Journal of Ecology*, 55: 405-413.

Jackson, D.A. (1993) "Stopping Rules in Principal Components Analysis: A Comparison of Heuristical and Statistical Approaches", *Ecology*, 74: 2204-2214.

Jackson, D.A. & K.M. Somers (1991) "Putting Things in Order: The Ups and Downs of Detrended Correspondence Analysis", *The American Naturalist*, 137: 704 - 712.

Johnson, R.A. & D.W. Wichern (1992) *Applied Multivariate Statistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey.

Johnson, R.W. & D.W. Goodall (1979). "A Maximum Likelihood Approach to Non-Linear Ordination", *Vegetatio*, 41: 133 - 142.

Kenkel, N.C. & L. Orloci (1986) "Applying Metric and Nonmetric Multidimensional Scaling to Ecological Studies: Some New Results", *Ecology*, 67: 919-928.

Kessell, S.R. & R.H. Whittaker. (1976) "Comparisons of Three Ordination Techniques", *Vegetatio* 32, 21-29.

Krebs, C.J. (1989) *Ecological Methodology*. Harper Collins, New York.

Kruskal, J. (1964a) "Multidimensional Scaling by Optimizing Goodness-of-fit to a Nonmetric Hypothesis", *Psychometrika*, 29: 1 - 28.

Kruskal, J. (1964b) "Nonmetric Multidimensional Scaling: A Numerical Method", *Psychometrika*, 29: 115 - 129.

Kuhn, T. S. (1971). *La estructura de las revoluciones científicas*. Fondo de Cultura Económica, México.

Lakatos, I. (1982) *La metodología de los programas de investigación científica*. editado por John Worall y Gregory Currie, traducción al español de Juan Carlos Zapatero, Alianza, Madrid.

Lipschutz, S. (1991). *Teoría de conjuntos y temas afines*, McGraw-Hill (Schaum), México.

Loucks, O.L. (1962) "Ordinating Forest Communities by Means of Environmental Scalars and Phytosociological Indices" *Ecological Monographs*, 32: 137-166.

Maarel E. van der (1969) "On the Use of Ordination Models in Phytosociology", *Vegetatio*, 19, 21-46.

Maarel E. van der (1971). "Basic Problems and Methods in Phytosociology", *Vegetatio*, 22: 275 - 283.

Maarel E. van der (1980). "On the Interpretability of Ordination Diagrams", *Vegetatio*, 42: 43- 45.

Mason, H.L. (1947). "Evolution of Certain Floristic Associations in Western North America", *Ecological Monographs*, 17: 201 - 210.

Maycock, P.F. (1967) "Jozef Paczoski: Founder of the Science of Phytosociology", *Ecology*, 48: 1031 - 1034.

McIntosh, R.P. (1967) "The Continuum Concept in Vegetation", *Botanical Review*. 33: 130-187.

McIntosh, R.P. (1985) *The Background of Ecology. Concept and Theory*. Cambridge University Press, Cambridge.

Minchin, P.R. (1987) "An Evaluation of the Relative Robustness of Techniques for Ecological Ordination", *Vegetatio*, 69, 89-107.

Moulins, C.U. (1982) *Exploraciones metacientíficas*. Alianza, Madrid.

Moulins, C.U. (1991) *Pluralidad y recursión. Estudios epistemológicos*. Alianza, Madrid.

Noy-Meir, I. (1973) "Data Transformations in Ecological Ordination. I. Some Advantages of Non-centering", *Journal of Ecology*, pp. 329-341.

Noy-Meir, I. (1974) "Catenation: Quantitative Methods for the Definition of Coenclines" *Vegetatio* 29, pp. 89-99.

Noy-Meir, I. & M.P. Austin (1970) "Principal Component Ordination and Simulated Vegetation Data", *Ecology*, 61, pp. 551-552.

Noy-Meir, I. & E. van der Maarel (1987) "Relations between Community Theory and Community Analysis in Vegetation Science: Some Historical Perspectives", *Vegetatio*, 69, 5-15.

Noy-Meir I, Walker, D. & Williams, W.T. (1975) "Data Transformation in Ecological Ordination. II. On the Meaning of Data Standardization". *Journal of Ecology*, 63, 779-800.

- Noy-Meir I. & Whittaker, R.H. (1977) "Continuous Multivariate Methods in Community Analysis: Some Problems and Developments". *Vegetatio*, 33, 79-98.
- Orloci, L. (1966) "Geometric Models in Ecology. I. The Theory and Application of some Ordination Methods", *Journal of Ecology*, 54, 193-215.
- Orloci, L. (1974) "Revision for the Bray and Curtis Ordination", *Can. J. Bot.* 52, 1773-1776.
- Orloci, L. (1980) "An Algorithm for Predictive Ordination", *Vegetatio*, 42: 23 - 25.
- Palmer, M. W. (1993) "Putting things in Even Better Order: The Advantages of Canonical Correspondence Analysis", *Ecology*, 74:2215-2230.
- Palmer, M. W. (1997) "The Ideal Ordination", en *The Ordination Web Page*. <http://www.okstate.edu/artsci/botany/ordinate>.
- Peet, R.K. & O.L. Loucks (1977) "A Gradient Analysis of Southern Wisconsin Forests", *Ecology*, 58: 485-499.
- Peet, R.K., R.G. Knox, J.S. Case & R.B. Allen (1988) "Putting Things in Order: The Advantages of Detrended Correspondence Analysis", *The American Naturalist*, 131: 924 - 934.
- Pianka, E.R. (1983). *Evolutionary ecology*, Harper & Row, New York.
- Pielou, E. C. (1984) *The Interpretation of Ecological Data*, Wiley & Sons, Nueva York.
- Pla, L. E. (1986) *Análisis multivariado: método de componentes principales*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington, D.C.
- Prentice, I.C. (1977) "Non-metric Ordination Methods in Ecology", *Journal of Ecology*, 65, 85-94
- Prentice, I.C. (1980). "Vegetation Analysis and Order Invariant Gradient Models", *Vegetatio*, 42: 27-34.
- Ross, K. A. & C.R.B. Wright (1990) *Matemáticas discretas*. M. de la L. de T de Oteyza (trad.), Prentice-Hall Hispanoamericana, S.A., México.
- Roughgarden, J., R.M. May & S.A. Levin (eds) (1989). *Perspectives in Ecological Theory*. Princeton University Press, Princeton.

Schiffman, S.S., M.L. Renolds & F.W. Young (1981). *Introduction to Multidimensional Scaling. Theory, Methods and Applications*. Academic Press, New York.

Schönemann, P.H. & R. M. Carrol (1970) "Fitting One Matrix to Another Under Choice of a Central Dilation and a Rigid Motion", *Psychometrika*, 35: 245 - 255.

Schott, J.R. (1997) *Matrix Analysis for Statistics*, Wiley Series in Probability and Statistics, John Wiley-Interscience Publication, New York.

Shepard, R.N. & J.D. Carroll. (1966). "Parametric Representation of Nonlinear Data Structures" en P.R. Krishnaiah (ed.) *Multivariate Analysis*, pp. 561 - 592.

Staff of Research and Education Association (1980). *The Linear Algebra Problem Solver*. Research and Education Association, New York.

Strahler, A. H. (1978) "Binary discriminant Analysis: A New Method for Investigating Species-Environment Relationships", *Ecology*, 59: 108-116.

Swan, J. M. A. (1970) "An Examination of Some Ordination Problems by Use of Simulated Vegetational Data", *Ecology*, 51, pp. 89-102.

Swan, J.M.A., Dix, R.L. & Wehrhahn, C.F. (1969) "An Ordination Technique Based on the Best Possible Stand-Defined Axes and its Application to Vegetational Analysis", *Ecology*, 50, 206-212.

Ter Braak, C.J.F. (1983) "Principal Components, Biplots and Alpha and Beta Diversity", *Ecology*, 64, 454-462.

Ter Braak, C.J.F. (1985). "Correspondence Analysis of Incidence and Abundance Data: Properties in Terms of a Unimodal Response Model", *Biometrics*, 41: 859-873.

Ter Braak, C.J.F. (1986) "Canonical Correspondence Analysis: A New Eigenvector Technique for Multivariate Direct Gradient Analysis", *Ecology*, 67: 1167-1179.

Ter Braak, C.J.F. (1987) "The Analysis of Vegetation-Environment Relationships by Canonical Correspondence Analysis", *Vegetatio*, 69, 69-77.

Ter Braak, C.J. F. (1995) "Ordination" en R.H.G Jongman, C.F.J. ter Braak & O.F.R. van Tongeren (eds), *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*, Cambridge University Press, Cambridge; pp. 91 - 168.

Ter Braak, C.J. F. & I.C. Prentice (1988) "A Theory of Gradient Analysis", *Advances in Ecological Research*, 18: 271 - 317.

Wartenberg, D., S. Ferson & F.J. Rohlf. (1987) "Putting Things in Order: A Critique of Detrended Correspondence Analysis", *The American Naturalist*, 129: 434 - 448.

Westman, W.E. (1980) "Gaussian Analysis: Identifying Environmental Factors Influencing Bell-Shaped Species Distributions", *Ecology*, 61: 733-739.

Whittaker, R.H. (1956) "Vegetation of the Great Smoky Mountains". *Ecological Monographs*, 26, 1-80.

Whittaker, R.H. (1960) "Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California", *Ecological Monographs*, 30: 279-338.

Whittaker, R. H. (1962) "Classification of Natural Communities", *Botanical Review*, 28: 1-239.

Whittaker, R.H. (1967) "Gradient Analysis of Vegetation", *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 42, 207-264.

Whittaker, R.H.; S.A. Levin & R.B. Root (1973) "Niche, Habitat, and Ecotope", *The American Naturalist*, vol. 107, 321-338.

Whittaker, R.H. & W.A. Niering. (1965). "Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona: A Gradient Analysis of the South Slope", *Ecology*, 46: 429 - 452.

Yarrington, G.A. (1967) "Organismal and Individualistic Concepts and the Choice of Methods of Vegetation Analysis", *Vegetatio*, 15: 113-116.