

Métodos de análisis estructural en comunidades naturales, en particular del fitobentos

ENRIC BALLESTEROS

Departament d'Ecologia, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona. Diagonal, 645. Barcelona 08028.

Recibido: Junio 1985.

INTRODUCCIÓN

El problema de la representatividad de las muestras es básico en cualquier estudio ecológico. Una muestra de una comunidad tiene que ofrecer una imagen completa, cualitativa y cuantitativa, de ésta. En este punto reposa toda la filosofía de lo que podríamos denominar estudios sobre área mínima de muestreo. La pregunta a responder es: ¿cuál es el área mínima que nos permite obtener una idea suficiente de la comunidad de tal manera que estudiemos muestras de un tamaño que no sea demasiado pequeño (poco representativo) pero tampoco demasiado grande (pérdida de eficacia), ya que el trabajo realizado es claramente antieconómico respecto a la información obtenida?

Para poder afirmar que una muestra es representativa, tiene que representar la comunidad en dos aspectos fundamentales: el específico y el estructural. Una muestra satisfactoria debe tener representados todos los elementos, estratos y especies constitutivos de la comunidad (excepto, eventualmente, las especies menos frecuentes) y, además, tiene que ser representativa de

las proporciones cuantitativas de las especies de la comunidad (MEIJER DRIES, 1954; GOUNOT, 1969).

En nuestra opinión, los estudios que abordan el problema del área mínima tienen un significado que va más allá del sencillo hecho de encontrar un área representativa de muestreo. Y, es más, consideramos que la delimitación de esta área es un objetivo secundario ante el cúmulo de información aprovechable que pueden proporcionarnos los estudios para determinarla. La forma de las curvas especies/área y diversidad/área, el número total de especies, los valores de los índices de similitud cualitativos y, sobre todo, cuantitativos, para diferentes tamaños de área, el aumento de la biomasa en función del área y, en concreto, el comportamiento de su varianza son, entre otros parámetros, unos excelentes descriptores de la comunidad.

En este trabajo describiremos distintos métodos para estudiar estructuralmente las comunidades vegetales, haciendo especial hincapié en el muestreo y el tratamiento de datos en las comunidades fitobentónicas. En particular, afrontaremos el

problema mediante el estudio del comportamiento de las curvas que relacionan una variable (número de especies, diversidad...) y el área de muestreo. Propondremos realizar diversos ajustes de las curvas experimentales a curvas analíticas e intentaremos interpretar las diferentes constantes obtenidas en estos ajustes. La determinación de unos valores de área mínima será un objetivo secundario, puesto que, en todo caso, siempre reposa sobre un criterio subjetivo.

MÉTODOS

CARACTERÍSTICAS DE LAS MUESTRAS

En nuestra opinión, es preferible una elección subjetiva del lugar de muestreo. Algunos autores (BOUDOURESQUE, 1971) consideran que la elección al azar de la zona de recolección es un punto básico en su metodología: sólo así se pueden comparar válidamente las comunidades estudiadas y los «tests» estadísticos pueden ser aplicados con un cierto sentido. No obstante, cuando se realizan estudios estructurales no se pretende (al menos como un primer objetivo) comparar las distintas comunidades muestreadas, sino que se intenta estudiar detenidamente su estructura. Es prioritario, pues, la elección de un lugar de condiciones y aspectos homogéneos, de dimensiones considerables, de donde sea posible extraer varias muestras representativas de la comunidad en cuestión.

Para realizar estudios estructurales de la vegetación se han utilizado tres métodos distintos de muestreo: el método de las submuestras imbricadas de tamaño creciente, el método de las submuestras no imbricadas de tamaño creciente y el método de las submuestras en retículo (figura 1). El estudio por separado de un número elevado de submuestras del mismo tamaño (muestra reticulada) es, evidentemente, mucho más largo que el estudio de submuestras, imbricadas o no, de tamaño creciente. Pero este método permi-

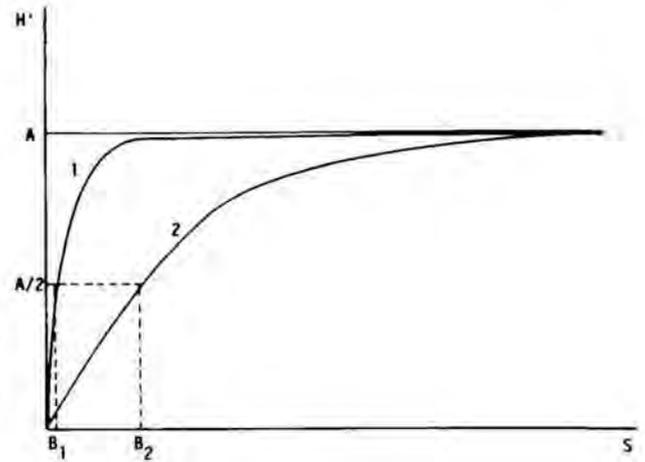


FIG. 1. Métodos de recolección utilizados en estudios estructurales: método de las submuestras imbricadas de tamaño creciente (A), método de las submuestras no imbricadas de tamaño creciente (B) y método de la muestra reticulada en submuestras del mismo tamaño (C). - *Sampling methods used in structural studies: imbricated subsamples of increasing size (A), non-imbricated subsamples of increasing size (B) and reticulated sample with subsamples of the same size (C).*

te efectuar diversas recombinaciones de las submuestras y, por tanto, podemos, además de establecer la varianza de cada punto en las curvas obtenidas, realizar estudios de similitud entre las muestras y sus recombinaciones. Por otra parte, el método de las submuestras imbricadas no es totalmente correcto para establecer la curva especies/área, ya que una especie rara que aparezca en la primera submuestra influirá en el resto de la curva (GOODALL, 1952). Por estas razones creemos que el muestreo reticulado, ampliamente experimentado en estudios estructurales (GOUNOT & CALLEJA, 1962; BOUDOURESQUE & LUCK, 1972; NÉDÉLEC, 1979) es el más válido en este tipo de estudios.

La elección del tamaño de las muestras puede establecerse subjetivamente, teniendo en cuenta que el total de la muestra debe ser superior al área mínima establecida visualmente (*a priori*). El número de submuestras debe fijarlas el investigador y está en función del tamaño de grano que se quiera detectar. Para estudios normales son suficientes 16 submuestras (reticulado de 4×4). Para estudios muy

detallados es necesario un mayor número de submuestras; no obstante, debe tenerse en cuenta —sobre todo en trabajos bentónicos— el aumento del error relativo que supone la recolección de muestras demasiado pequeñas.

CUANTIFICACIÓN

En los estudios cuantitativos es preferible utilizar el método de cuantificación que refleje de forma más precisa la abundancia y la importancia estructural de las distintas especies. Los métodos utilizados en ecología terrestre son diversos (GOUNOT, 1969). Un método que arroja buenos resultados por su simplicidad, rapidez y objetividad es el punto cuadrado (GOODALL, 1952).

Para estimar la abundancia de las especies en comunidades fitobentónicas se han utilizado diversos métodos basados en la biomasa (HUGHES & THOMAS, 1971; NIELL, 1974; HOLM, 1978), el recubrimiento (BOUDOURESQUE, 1971; NÉDÉLEC, 1979) o el biovolumen (ROMERO, 1984). Nosotros proponemos la utilización de dos medidas distintas.

Por una parte el recubrimiento, entendido no como el tanto por ciento aproximado de la superficie de substrato recubierta en proyección por la especie en cuestión (GOUNOT, 1969; BOUDOURESQUE, 1971), sino como la superficie algal. Esta medida está sometida a un error relativamente bajo si las especies son laminares, pero puede ser considerable en las especies de forma arborescente. En estos casos es conveniente romper el alga en distintos trozos y distribuirlos uniformemente, de tal modo que formen una capa continua. La medida definitiva de superficie se realiza dando al conjunto una forma geométrica (cuadrado, rectángulo) y estimándola mediante una regla.

Por otra parte, la biomasa expresada en gramos de peso seco. Para estimarla se seca el ejemplar en una estufa y se mantiene 12-24 horas a 105-110 °C (ROMERO, 1984). La biomasa también puede expresarse en términos de materia orgánica.

Ello puede realizarse calcinando las muestras en el horno a 450-500 °C durante 5 horas (ROMERO, 1984) y obteniendo el contenido en cenizas. La diferencia entre peso seco y cenizas nos da a conocer la materia orgánica.

Mucho se ha discutido sobre cuál es el método de cuantificación más adecuado para el estudio de comunidades cuando la densidad de individuos no es aplicable (WILHM, 1968; MARGALEF, 1974). En nuestra opinión, la biomasa y el recubrimiento (tal y como lo definimos aquí) presentan sus ventajas e inconvenientes. El recubrimiento (superficie algal) es imperfecto por problemas de tipo geométrico (ROMERO, 1985), pero tiene la ventaja de ser rápido y, además, preciso, para especies poco abundantes. La biomasa tiene varios inconvenientes.

a) Sobrevalora la importancia de las especies con esqueleto carbonatado.

b) Está sometida a errores relativamente elevados en las muestras que retienen sedimento. Incluso pequeños epífitos como las diatomeas o las coralináceas incrustantes pueden modificar la biomasa real de determinadas especies.

c) Es prácticamente inaplicable a valores inferiores a 0,01 gramos.

En este caso, la biomasa puede estimarse a partir de los valores de recubrimiento, utilizando factores de conversión (BALLESTEROS, 1984).

Probablemente la cuantificación óptima sea la expresión de la materia orgánica (peso seco sin cenizas) aunque tiene el inconveniente de que el proceso para calcularla es muy largo; además, resulta totalmente inaplicable cuando las submuestras son de reducido tamaño. Tanto el recubrimiento como la biomasa se correlacionan positivamente y de forma significativa con la materia orgánica en un análisis efectuado con 46 especies de algas (BALLESTEROS, 1984). La correlación entre recubrimiento y materia orgánica es la más elevada ($r^2 = 0,724$), mientras que la correlación entre biomasa y materia orgánica es mucho menor ($r^2 = 0,570$). Sin embargo, cuando eliminamos del análisis todas las

especies calcificadas y aquellas que aparecen en ambientes con mucha sedimentación, la correlación entre biomasa y materia orgánica alcanza valores de 0,997 ($n = 20$).

En definitiva, el recubrimiento potencia la importancia de las algas foliáceas, que son las que ofrecen una mayor superficie fotosintética (tanto en términos absolutos como referidos a la biomasa total); en cambio, minimiza la importancia de las especies arboresecntes, con una menor superficie fotosintética. La biomasa maximiza la importancia del esqueleto calcáreo y está muy influida por la presencia de sedimento entre los talos. En nuestra opinión, la cuantificación de las especies mediante ambos parámetros, biomasa y recubrimiento, ofrece, en conjunto, una buena idea de cómo interviene cada especie en la estructuración global de la comunidad.

Hay numerosos casos en los que la cuantificación de las especies por uno u otro método es difícil. Éste es el caso de las coralináceas y otras algas incrustantes que, en ocasiones, no se pueden extraer totalmente del substrato. La cuantificación puede hacerse *in situ*, anotando el recubrimiento en una pizarra. En el laboratorio puede averiguarse la relación biomasa/recubrimiento y estimar la biomasa total. Otro problema lo presentan los epífitos. Si su cantidad es despreciable, puede asignarse un valor arbitrario de biomasa y recubrimiento (por ejemplo, 0,001 g y 0,1 cm²). Si, en conjunto, la cantidad puede ser medida, puede calcularse la biomasa y el recubrimiento totales. El tanto por ciento atribuible a cada especie puede estimarse a partir de repetidas observaciones bajo la lupa binocular. Un método parecido es utilizado normalmente en cartografía (GODRON, 1967 y 1968; POISSONET, 1968) y ha sido aplicado por NIELL (1974) al estudio de la vegetación algal.

Tras la separación de las submuestras, con la subsiguiente determinación y cuantificación de las especies vegetales y/o animales presentes se procede a la confección del inventario especies/submue-

tras. En la matriz obtenida cada x_{ij} representa la biomasa o el recubrimiento de la especie i en la submuestra j . Esta matriz se utiliza como punto de partida en todos los análisis estructurales.

ESTUDIOS CUALITATIVOS: LA CURVA ESPECIES/ÁREA

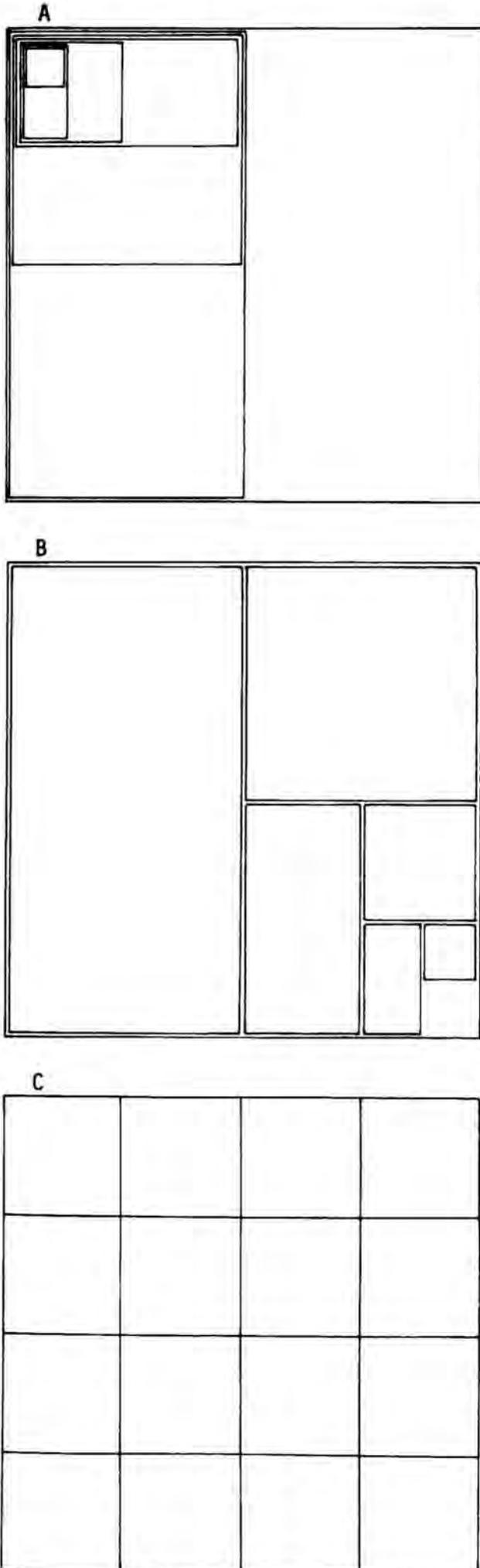
El estudio del aumento del número de especies en función del área resulta fundamental cuando se trata de acotar una superficie de muestreo adecuada (MARGALEF, 1974; BRAUN-BLANQUET, 1979). Muchos han sido los intentos para fijar un método para hallar el área mínima cualitativa (DU RIETZ *et al.*, 1920; CAIN, 1938 y 1943; VESTAL, 1949; CALLEJA, 1962; BOUDOURESQUE & BELSHER, 1979; NÉDÉLEC, 1979; ver revisión en BALLESTEROS, 1984). Merecen especial atención las definiciones de los puntos denominados de Calleja y Molinier.

Según CALLEJA (1962) el área mínima se alcanza cuando el aumento del número de especies por aumento de unidad de superficie se encuentra por debajo de un límite arbitrario.

BOUDOURESQUE & BELSHER (1979) consideran que el área mínima de muestreo se sitúa entre los puntos Molinier 20/1 y 20/2 y proponen el punto Molinier 20/1 (M 20/1) como área de muestreo. Un punto Molinier x/y corresponde a aquel punto de la curva especies/área, tal que para un incremento de un $x\%$ del área le corresponde un incremento de un $y\%$ en el número de especies.

Todos los métodos anteriormente citados tienen varios inconvenientes, en parte ya comentados por BOUDOURESQUE & BELSHER (1979). Dejando aparte los métodos en los que la subjetividad es absoluta (DU RIETZ *et al.*, 1920) o aquellos influidos por el tamaño de la muestra (CAIN, 1938 y 1943), el resto de métodos tienen dos inconvenientes principales:

- 1) El criterio definitivo para establecer el área mínima es siempre subjetivo. En este sentido, la mejor solu-



ción la plantean HAWKINS & HARTNOLL (1980), según la cual cada científico fija el área mínima. El muestreo debe continuarse hasta que el aumento de una superficie determinada (a escoger) suponga menos de un tanto por ciento determinado (a escoger) del aumento en el número de especies. En la práctica cada investigador debería fijar su punto Molinier (o Calleja) siendo consciente del error que comporta la elección de puntos Molinier con un valor de y elevado o puntos Calleja, en los cuales el aumento del número de especies por unidad de superficie sea todavía considerable.

2) La elección de los puntos se hace casi siempre sobre las curvas experimentales que resultan de una única ordenación determinada de las submuestras mediante el método de las superficies imbricadas de tamaño creciente (BOUDOURESQUE, 1974; NÉDÉLEC, 1979. En algunos casos se representan varias ordenaciones distintas (NIELL, 1977; FERNÁNDEZ & NIELL, 1981), lo cual permite obtener una idea aproximada de la varianza del número de especies por unidad de área. En este sentido HAWKINS & HARTNOLL (1980) ajustan la curva especies/área a una recta en coordenadas semilogarítmicas, lo cual ya había sido propuesto por GLEASON (1925) y aplicado por GOUNOT & CALLEJA (1962) (fig. 2).

Nuestro método consiste en hallar la curva media especies/área considerando todas las combinaciones posibles de submuestras contiguas de tamaño $n \times n$ y $n \times (n-1)$ con $n = 1, 2, 3, 4$ (para un reticulado de 4×4). Posteriormente, en base a los puntos obtenidos, ajustamos la curva experimental a una recta en coordenadas semilogarítmicas por el método

FIG. 2. Representación de la curva especies/área y su transformación logarítmica para las comunidades de *Codium vermilara* y *Halimeda tuna* de Tossa de Mar en el mes de enero. - Species/area curves and their logarithmic transformation for the *Codium vermilara* and the *Halimeda tuna* communities from Tossa de Mar (Girona, NE of Spain) in January.

TABLA I. Valor de los distintos puntos Molinier y el punto Vestal a partir del parámetro k .
Values of the different Molinier points and of the Vestal point from the parameter k .

PUNTO	AUTOR	AREA
Vestal	VESTAL (1949)	$x = 250 k$
Molinier 20/1	BOUDOURESQUE & BELSHER (1979)	$x = 82805082 k$
Molinier 20/2	BOUDOURESQUE & BELSHER (1979)	$x = 9100 k$
Molinier 20/4	NEDELEC (1979)	$x = 95.4 k$
Molinier 20/5	BALLESTEROS (1984)	$x = 38.3 k$

de los mínimos cuadrados:

$$y = a \cdot \ln x + b$$

donde

$$y = n.^{\circ} \text{ de especies}$$

$$x = \text{área en cm}^2$$

La recta ajustada puede expresarse en forma potencial como

$$x = k \cdot e^{\lambda y}$$

con

$$k = e^{-b/a}$$

$$\lambda = 1/a$$

Los puntos Molinier x/y pueden hallarse resolviendo el sistema

$$x = k \cdot e^{\lambda y}$$

$$x + dx = k \cdot e^{\lambda(y+d'y)}$$

donde dx y $d'y$ representan los incrementos relativos, expresados en tantos por ciento, del tamaño de área y del número de especies.

Resolviendo el sistema se deduce que

$$x = k \cdot e \left[\frac{\ln(1 + dx)}{d'y} \right]$$

La superficie de muestreo («área mínima») depende, pues, de los incrementos relativos de superficie y número de especies escogidos (es decir, de x e y en el punto Molinier x/y) y del valor de k , característico de cada curva. Por esto consideramos el parámetro k como un buen

índice definidor de la forma de la curva que nos indica cómo varía la pendiente para tamaños de área distintos. Este método (que nosotros denominamos *método de la k*) tiene en cuenta los incrementos de superficie y del número de especies en valores relativos (es decir, en tantos por ciento de valores preexistentes). Al aplicarlo, hallamos un punto para el cual un aumento de un $x\%$ del área comporta un aumento de un $y\%$ del número de especies. En nuestra opinión, antes de dar un valor de área mínima (recordemos que el criterio reposa siempre sobre una base subjetiva), es preferible dar el valor de k como representativo de cada comunidad (o, mejor, de cada inventario). Obtenido k es inmediato hallar los distintos puntos Molinier y el punto Vestal (tabla 1).

Otro método paralelo para hallar una área mínima puede consistir en considerar que la curva se estabiliza cuando su pendiente disminuye por debajo de un límite determinado, esto es, cuando el aumento del número de especies por unidad de superficie se encuentra por debajo de un límite arbitrario (punto Calleja). Lo que pretendemos ahora es encontrar el punto en el cual una recta con pendiente conocida, y' , sea tangente a la curva empírica obtenida. Este método, al que denominamos *método de la a* , tiene en consideración los aumentos absolutos de superficie y número de especies. Depende, evidentemente, del inverso de λ , es decir, de la pendiente de la recta ajustada en coordenadas semilogarítmicas, y su valor es

$$x = a/y'$$

donde y' lo establece el investigador.

En nuestra opinión el método de la k es preferible al método de la a para determinar los valores del área mínima cualitativa. Al buscar una área representativa de una comunidad, tenemos que pretender, no obtener un número elevado de especies, sino que el número de especies obtenido constituya una fracción significativa del número de especies reales de la comunidad.

Por otro lado, el valor de k es importante como descriptor de la comunidad, puesto que valores elevados de k comportan el muestreo de una superficie mayor para obtener un número representativo de especies en la comunidad; las especies se distribuyen más laxamente y, por tanto, es de esperar que el patrón estructural de la comunidad se obtenga para tamaños de área mayores. Por el contrario, valores bajos de k nos indican una distribución específica concentrada, situación propia de las comunidades más miniaturizadas. El parámetro k es, pues, una manera elegante y objetiva de describir la distribución específica de la comunidad en un sentido cualitativo (es decir, distribución en el sentido de presencia/ausencia de especies).

Por otro lado, el valor de a podría ser considerado como un indicador de la riqueza específica. En efecto, siendo a la pendiente de la recta especies/ \ln del área es probable que las mayores pendientes correspondan a comunidades más ricas en especies. Este razonamiento es matemáticamente incorrecto, puesto que muestras con la misma pendiente de la recta especies/ \ln del área pueden diferir en el número de especies para un mismo tamaño de área si b es distinto. No pudiendo utilizar a como indicador de la riqueza específica de la comunidad proponemos un método para estimar la riqueza en especies de una comunidad, independientemente del tamaño de área que tenga la muestra. De esta forma nos será posible comparar la riqueza específica de dos comunidades que se hayan muestreado con superficies distintas. El método consiste en encontrar el número de especies correspondiente al punto Calleja $5 \cdot 10^{-2}$. Lla-

maremos R a este número de especies y proponemos utilizarlo como indicador de la riqueza específica. La elección del punto Calleja $5 \cdot 10^{-2}$ es subjetiva y lo hemos escogido porque se adecuaba a nuestras gráficas (BALLESTEROS, 1984). De hecho, se puede hallar la R para cada punto Calleja que se considere oportuno.

ESTUDIOS CUANTITATIVOS

Las curvas diversidad/área

La diversidad es un índice que mide conjuntamente la riqueza específica (número de especies) y las abundancias relativas de las especies (equitabilidad) de una comunidad. MARGALEF (1957) propone el índice de Shannon (SHANNON, 1948) para medir la diversidad. Una comunidad puede ser considerada como un sistema portador de información, la cual puede medirse como

$$H' = - \sum_{i=1}^k p_i \cdot \log_2 p_i$$

donde H' es la diversidad, p_i la probabilidad que un individuo tomado al azar dentro de la comunidad pertenezca a la especie i , y k el número de especies. La probabilidad p_i se obtiene dividiendo el número de individuos de la especie i por el número total de individuos de la muestra (MARGALEF, 1974):

$$p_i = n_i/n \quad ; \quad n = \sum_{i=1}^k n_i$$

La diversidad puede medirse en función de cualquier medida que cuantifique la abundancia de las especies: biomasa (WILHM, 1968; NIELL, 1977; FERNÁNDEZ *et al.*, 1983) o recubrimiento (BOUDOURESQUE, 1973a y 1973b; VERLAQUE, 1977; NÉDÉLEC, 1979).

Las medidas de diversidad tienen que

hacer referencia al espacio ocupado por las muestras que han servido para calcularlas (MARGALEF, 1956). Resulta insuficiente hablar de diversidad sin más especificaciones, puesto que ésta depende del área muestreada. Por lo tanto, es preferible representar la diversidad como una medida espectral en función del tamaño de muestra (MARGALEF, 1968). En algunos ecosistemas la diversidad aumenta casi indefinidamente al aumentar el tamaño de muestra (espectro diagonal). Esto significa que se añaden nuevas especies al aumentar el área y la representación de sus proporciones es fluctuante; éste es el caso de sistemas muy estructurados. En otros ecosistemas la diversidad crece rápidamente cuando se incrementa el área, pero se estabiliza muy pronto (espectros rectangulares); éste es el caso de sistemas poco estructurados, muy mezclados y, por lo tanto, muy uniformes (MARGALEF, 1974).

PIELOU (1969 y 1977) distingue una alfa-diversidad o diversidad específica, que es sencillamente el valor de diversidad referido a una superficie determinada y una beta-diversidad o diversidad de motivo asociada a la forma del espectro de diversidad. Los espectros rectangulares llevan asociada una baja diversidad de motivo (están poco estructurados), mientras que los espectros diagonales presentan una elevada diversidad de motivo (están muy estructurados). Como es lógico, cualquier estudio estructural tendrá en cuenta la diversidad de motivo y los espectros de diversidad serán lo que realmente nos dé una información valiosa de la estructura de la comunidad.

NIELL (1974) sugiere encontrar el área mínima cuantitativa a partir de la curva diversidad/área. La estabilización de la diversidad es el criterio escogido para fijar el área de muestreo adecuada. Este método ha sido utilizado por NIELL (1977) y FERNÁNDEZ & NIELL (1981).

Nuestro método consiste en hallar la curva diversidad/área media, considerando todas las re combinaciones posibles de submuestras contiguas de $n \times n$ y $n \times (n-1)$ dimensiones con $n = 1, 2, 3, 4$ (para re-

ticulados de 4×4). Posteriormente se ajusta la curva a dos tipos de funciones:

a) Recta en coordenadas semilogarítmicas, como en las curvas especies/área.

b) Función del tipo Michaelis-Menten, expresable como

$$y = \frac{Ax}{B + x}$$

El ajuste puede realizarse mediante el método de los mínimos cuadrados efectuando la transformación:

$$\frac{1}{y} = \frac{B}{A} \frac{1}{x} + \frac{1}{A}$$

Si aumentamos la superficie de muestreo al infinito:

$$\lim_{x \rightarrow \infty} \left(\frac{Ax}{B + x} \right) = A$$

es decir, el valor de A es un estimador de la diversidad global de la comunidad (alfa-diversidad).

Supongamos que igualamos $x = B$. Entonces

$$y = A/2$$

Por lo tanto, el valor de B es la superficie a la cual se obtiene una diversidad igual a la mitad de la diversidad global de la comunidad. Observemos que un espectro de diversidad tendrá un valor de B tanto mayor cuanto más diagonal sea; inversamente, un valor muy bajo de B corresponderá a un espectro rectangular (figura 3). El valor de B puede considerarse, pues, como una medida orientativa de la diversidad de motivo.

Cuando la diversidad tiene una estabilización clara, la curva experimental se ajusta mejor a una función de Michaelis-Menten, mientras que si esta estabilización no existe la función logarítmica es la más indicada. No obstante, si la diversi-

dad ya está estabilizada para tamaños de área iguales a la medida de una submuestra, el coeficiente de correlación es bajo en ambos casos, ya que la diversidad se comporta independientemente del área. Por esta causa los valores de A pueden ser siempre considerados como buenos estimadores de la diversidad global de la comunidad, ya que tiene a A como ordenada en el origen. En el caso del parámetro B el problema se complica, puesto que su valor suele ser inferior al tamaño de una submuestra (BALLESTEROS, 1984). Los valores de B son entonces extrapolaciones matemáticas que podrían modificarse al trabajar experimentalmente con tamaños de submuestra de superficie igual o inferior a B. Cuando la diversidad se mantiene constante, el valor de B es totalmente artificioso.

NIELL (1974) considera que el área mínima estructural se alcanza cuando la diversidad se estabiliza, lo cual significa que la pendiente de la curva diversidad/área no es significativamente distinta de cero. El nivel de significación está a la elección de cada investigador y, en todo caso, lo que proponemos es acotar el valor de la pendiente de la curva. Es decir, aplicamos el método de la α , anteriormente descrito, cuando el ajuste se haya realizado a una función logarítmica. Si la curva se ha ajustado a una ecuación de Michaelis-Menten, el valor de la pendiente para cada punto x puede hallarse derivando la función:

$$y' = \frac{A \cdot B}{B^2 + 2Bx + x^2}$$

Si fijamos el valor de y' en z , la superficie a la cual la curva tendrá una pendiente z será:

$$x = -B + \sqrt{\frac{A \cdot B}{z}}$$

Proponemos el punto Calleja $1 \cdot 10^{-3}$ como el valor de área mínima para estudios estructurales (BALLESTEROS, 1984). Este punto, al que denominamos S, puede

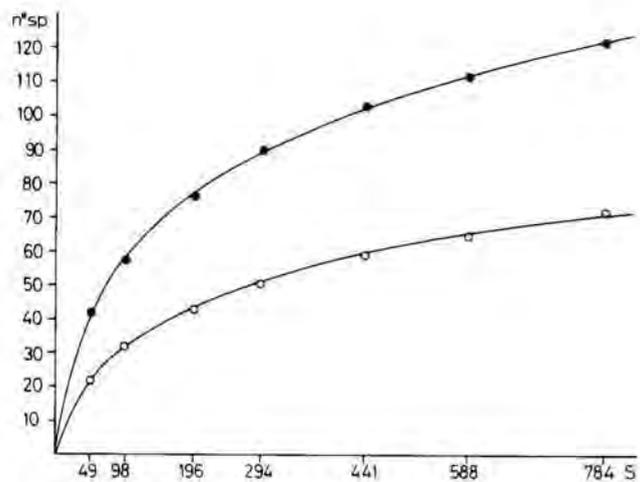
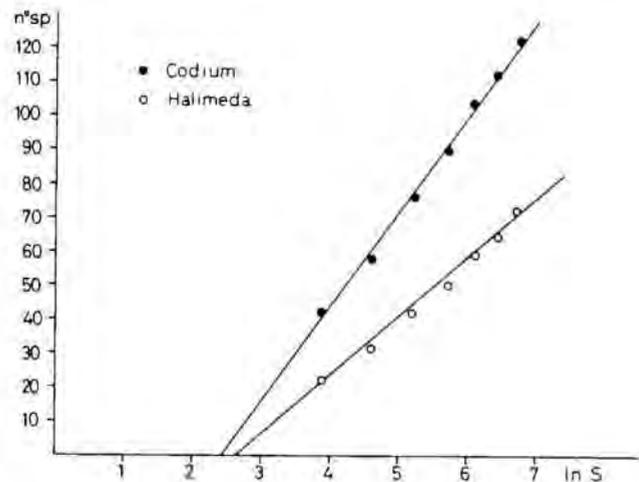


FIG. 3. Significado de A y B en un espectro de diversidad ajustado a una curva de Michaelis-Menten. Obsérvese el distinto valor de B en un espectro rectangular (1) y en un espectro diagonal (2) que poseen una misma diversidad específica. - *Meaning of parameters A and B in a diversity spectrum adjusted to a Michaelis-Menten curve.*

utilizarse como estimador de la beta-diversidad. En efecto, la diversidad se estabiliza para áreas pequeñas en los espectros rectangulares, lo cual se corresponde con unos puntos Calleja bajos. Al contrario, en los espectros diagonales la diversidad tarda mucho más en estabilizarse y, por lo tanto, los puntos Calleja son muy superiores. Los valores de S son mucho mayores que el tamaño de una submuestra (BALLESTEROS, 1984), y por ello resultan más útiles que los valores de B para, al menos, comparar comunidades muestreadas con tamaños de submuestras muy distintos.

Resulta útil, también, calcular las curvas diversidad (sin considerar las especies incrustantes)/área y diversidad (sin considerar las especies incrustantes ni la dominante)/área, puesto que nos aportan una información suplementaria sobre la estructura de la comunidad al desproveerla del estrato incrustante (el cual tiene muchas veces una gran importancia en términos de biomasa, pero es estructuralmente poco importante) y/o de la especie dominante, la cual, si tiene una distribución muy uniforme, enmascara la estructuración del resto de las especies.

La homogeneidad

Los estudios de homogeneidad aplicados a las muestras reticuladas se basan en la variación de uno o más índices de similitud entre agrupaciones de submuestras en función del aumento del número de submuestras por grupo. Para estudios estructurales BOUDOURESQUE (1971) y COPPEJANS (1977) aconsejan el índice de KULCZYNSKI (1927), también denominado de Czekanowski (GOODALL, 1978; VERLAQUE *et al.*, 1981):

$$K_{p,q} = \frac{2 \sum_{i=1}^{i=T} \inf(B_{ip}, B_{iq})}{\sum_{i=1}^{i=T} B_{ip} + \sum_{i=1}^{i=T} B_{iq}}$$

donde $K_{p,q}$ es la similitud entre las submuestras p y q , B_{ip} es la biomasa (o recubrimiento) de la especie i en la submuestra q y T el número total de especies.

Para su cálculo se efectúan distintas agrupaciones de submuestras contiguas, sucesivamente mayores, evitando que las distintas agrupaciones tengan submuestras en común (lo cual aumentaría artificialmente la similitud).

Varios autores han utilizado el criterio de la estabilización de un índice de similitud cuantitativo para fijar el área mínima

estructural de una comunidad (COPPEJANS, 1977, 1980; BOUDOURESQUE *et al.*, 1980; NÉDÉLEC, 1979). Los distintos autores proponen una homogeneidad de 0,6 a 0,7 calculada a partir del coeficiente de similitud de Kulczynski para fijar el área mínima. En nuestra opinión lo realmente interesante es, sin embargo, observar cómo varía un índice de similaridad en función del área, saber interpretar las posibles irregularidades de la gráfica y obtener una idea de cuál es la homogeneidad global de la comunidad (estabilización del índice). La elección de una área mínima depende, como siempre, del criterio del investigador.

Comparación entre las curvas diversidad/área e índice Kulczynski/área

El criterio de la estabilización del índice de Shannon o del índice de Kulczynski en función del área ha sido utilizado indistintamente para fijar una área mínima de muestreo (NIELL, 1974; NÉDÉLEC, 1979). ¿Cuál es el mejor método para delimitar esta área y para representar la complejidad estructural de la comunidad?

Supongamos una comunidad ideal formada por un mosaico regular como un tablero de ajedrez. Supongamos también que el área de una submuestra es inferior a la de un cuadrado del tablero. Es fácil imaginar que tanto la diversidad como el índice de similitud de Kulczynski aumentarían al aumentar el área, alcanzando un valor máximo para el tamaño correspondiente a dos cuadrados del tablero. A partir de aquí observaremos una estabilización de los índices (al duplicar sucesivamente el área), los cuales se mantendrán invariables hasta que el área sea superior al tablero de ajedrez, momento en que el índice de diversidad aumentará y el índice de Kulczynski descenderá. El paralelismo entre un tablero de ajedrez y una comunidad es evidente; el tamaño de dos cuadrados contiguos (necesariamente uno blanco y otro negro) corresponde al área mínima de la comunidad «tablero de

ajedrez». Para la medida de dos cuadros tendremos representado el motivo (*pattern*) de la comunidad, es decir, su patrón estructural; todo el resto de la comunidad es una pura repetición de este motivo. Por ello, el hecho de duplicar el área no nos aumenta la similaridad ni nos aporta nueva información. Son necesarias áreas superiores al tablero de ajedrez para provocar variaciones de los índices; esto equivale a cambiar de comunidad o a pasar a un nivel estructural superior. Evidentemente, si la comunidad está formada por varias estructuras englobadas unas dentro de otras, el espectro de diversidad las detectará (MARGALEF, 1974) y lo mismo ocurrirá con el índice de Kulczynski (NÉDÉLEC, 1979).

El cálculo de las curvas diversidad/área e índice de Kulczynski/área, mediante el promedio de toda una serie de recombinaciones para cada tamaño de área, minimiza las posibles irregularidades; únicamente se detecta su estabilización definitiva. La comparación del comportamiento de ambos tipos de curvas en comunidades simuladas y naturales (BALLESTEROS, 1974 y datos inéditos) nos ha permitido establecer las siguientes conclusiones:

1) Las curvas índice de Kulczynski/área varían dependiendo del punto en que se coge la primera muestra. Este es un problema inherente al método de cálculo e inexistente en las curvas diversidad/área.

2) Únicamente podemos conocer la homogeneidad de la comunidad para un tamaño de área igual a la mitad de la superficie muestreada. Así pues, es necesario duplicar el tamaño de muestra para poder conocer la homogeneidad de la superficie para la cual conocemos la diversidad.

3) La diversidad se estabiliza para un tamaño de área igual al motivo de la comunidad. Para valores altos de diversidad es difícil detectar las desviaciones provocadas por la aparición de nuevas estructuras; ello es debido al carácter logarítmico de la diversidad.

El índice de Kulczynski se estabiliza al alcanzarse el patrón estructural de la comunidad, aunque esta estabilización puede desplazarse para tamaños de área superiores por problemas del método de cálculo.

4) La estabilización de la diversidad coincide con valores de homogeneidad elevados (generalmente situados entre 0,7 y 1).

5) Si la comunidad posee una heterogeneidad direccional marcada (zonación), las curvas no se estabilizan. En estos casos la homogeneidad es siempre inferior a 0,6.

Incremento de biomasa y variación del cociente varianza/media en función del área

La repartición espacial de la biomasa es el único criterio estructural válido para encontrar una área representativa en aquellas comunidades con una dominancia muy fuerte de una especie (FERNÁNDEZ & NIELL, 1981). Además, la repartición de la biomasa en el espacio ofrece un criterio imprescindible para escoger una área de muestreo orientada a evaluar la biomasa y la producción de cualquier comunidad.

La variación del índice varianza/media calculado a partir de los valores de biomasa en función del área, nos informa sobre la agregación de la biomasa. Los valores máximos de este cociente corresponden a superficies para las cuales las diferencias de biomasa son relativamente elevadas (el valor absoluto de este cociente nos indica la importancia de esta agregación) y, por tanto, son asimilables al tamaño de mancha (*patch*) de la comunidad. La presencia de manchas, incluidas unas dentro de otras, se detecta como nuevos picos en la representación gráfica. Debe apuntarse que el tamaño de mancha que se detecta en este análisis no es equiparable al motivo (*pattern*) de la comunidad. El motivo podría definirse como la combinación de manchas unitarias que se repiten dentro de

una comunidad. En el símil del tablero de ajedrez, la superficie de un cuadro sería el tamaño de mancha y la combinación de dos cuadrados contiguos correspondería al motivo. Los máximos en el cociente varianza/media calculado a partir de la biomasa o de cualquier otro parámetro (la diversidad, por ejemplo) nos informan precisamente del área para la cual la heterogeneidad es máxima. Para escoger una área representativa de la comunidad tendremos que coger una área doble a la que presente el último máximo del cociente varianza/media.

Área de muestreo para estudios cuantitativos

Proponemos utilizar el criterio de la estabilización de la curva diversidad/área (pendiente inferior a $1 \cdot 10^{-3}$, midiendo la diversidad en bits y el área en cm^2) para hallar una «área mínima» cuantitativa. En todo caso este no es un criterio rígido y, en nuestra opinión, las áreas escogidas deberían cumplir los siguientes requisitos:

- 1) Un índice de Kulczynski igual o superior a 0,7.
- 2) No deberían existir máximos en el cociente varianza/media más allá de la mitad de la superficie establecida como área de muestreo.
- 3) El valor del cociente varianza/media debería ser bajo (distribución uniforme de la biomasa).
- 4) También puede tenerse en cuenta la estabilización de la diversidad de las especies acompañantes.

Finalmente es necesario remarcar la inutilidad que tiene el cálculo de cualquier área mínima (cualitativa o cuantitativa) de una comunidad a partir de una sola muestra (o de varias muestras), tomada en una única estación del año. La variación en la riqueza específica y en la estructura de las comunidades son lo suficientemente importantes como para poder justificar el estudio de un ciclo anual

(BALLESTEROS, 1984). El «área mínima» de la comunidad deberá ser la mayor de las halladas para las distintas épocas del año.

CONCLUSIONES

Hemos intentado presentar algunos métodos que, a nuestro juicio, son útiles en la descripción y análisis estructural de las comunidades. Sin duda hay muchos otros que no hemos discutido, ya sea por desconocimiento o bien porque, en nuestra opinión, no aportaban información suplementaria.

Creemos que la interpretación de las distintas curvas obtenidas pueden proporcionarnos una buena idea de la estructura de la comunidad, siempre y cuando el tamaño de la muestra y las submuestras sea adecuado. La definición de una serie de estimadores de la distribución específica, la riqueza específica, la diversidad alfa y la beta, se ha efectuado con el ánimo de intentar expresar con números los aspectos más notables de las curvas. Somos conscientes de la pérdida de información que presupone el expresar una función a partir de uno o dos parámetros v , más aún si, como es el caso, estos parámetros no han sido estimados a partir de la función original sino de un ajuste más o menos bueno. La contrapartida de esta pérdida de información es meramente práctica: resulta mucho más sencillo, comprensible y visualizable el trabajar con cifras concretas que con funciones. Esta constatación es una admisión de nuestra incapacidad de dar a las curvas obtenidas un tratamiento probablemente más adecuado.

También somos conscientes del punto de vista excesivamente determinista del trabajo. Sin embargo, no es éste nuestro punto de vista personal, entendido en un sentido más amplio de como debe conocerse la Naturaleza. La elaboración de toda la metodología presentada es sencillamente el resultado de pensar sobre el problema de la representatividad de las muestras y nuestra intención es, única-

mente, la de dar una visión distinta, quizás más sintética o esquematizada de este problema.

AGRADECIMIENTOS

Algunas de las ideas aquí expuestas pertenecen a Javier Romero y, en particu-

lar, la del ajuste de las curvas diversidad/área a una función de Michaelis-Menten. Con él y con Xavier Millet y Mikel Zabala hemos discutido ampliamente estos temas. No puedo olvidar tampoco los acertados comentarios de Jordi Catalán, Josep Maria Gili y Agustín Lobo al respecto.

SUMMARY

ANALYSIS OF THE STRUCTURE OF NATURAL COMMUNITIES, CHIEFLY OF BENTHIC PLANT COMMUNITIES. Different methods for the structural study of natural communities, with special reference to the phytobenthos communities, are described. The author proposes, as GLEASON (1925) to fit the species/area curve to a semi-logarithmic function ($y = a \ln x + b$) defined by two parameters. The parameter k , named specific distribution, is defined as

$$k = e^{-b/a}$$

where a and b are the slope and the intersection on the ordinate axis of the lineal function adjusted between y and $\ln x$. In a conceptual sense and in a qualitative aspect k is a good descriptor of the species distribution inside the community. High k values require sampling larger areas in order to obtain a representative number of the species present in the community, while low k values indicate a distribution where a representative number of the species of the community is already present in small sampling areas. The parameter R , named species richness, is the number of species that cor-

respond to a determined Calleja point (CALLEJA, 1962) (for example $5 \cdot 10^{-2}$). With the parameter R it is possible to compare species richness of communities sampled using different areas.

The quantitative studies proposed are: a) the study of the diversity/area curve, b) the study of the similarity between subsamples/area curve (Kulczynski's coefficient) and c) the distribution of biomass versus quadrat size. The diversity/area curve is fitted to a Michaelis-Menten function by the least square method. The parameter A , that corresponds to the V_{max} in the original Michaelis-Menten equation ($y = Ax / B + x$), is a good estimation of alpha-diversity in the sense of PIELOU (1969), while the parameter B , corresponding to the K_M , could be, in theory, an estimate of beta-diversity or pattern-diversity. A better estimate of beta-diversity is parameter s , that is, the Calleja point $1 \cdot 10^{-3}$ in the diversity/area curve. The comparison of the diversity method (NIELL, 1974) and the similarity method (COPPEJANS, 1977; BOUDOURESQUE *et al.*, 1980) in order to find a minimal (quantitative) area indicates that both methods are useful, although the first one is, perhaps, the most reliable.

BIBLIOGRAFÍA

- BALLESTEROS, E., 1984. *Els vegetals i la zonació litoral: espècies, comunitats i factors que influeixen en la seva distribució*. Tesis Doctoral. Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona.
- BOUDOURESQUE, C. F., 1971. Méthodes d'étude qualitative et quantitative du benthos (en particulier du phytobenthos). *Téthys*, 3 (1): 79-104.
- , 1973a. Recherches de bionomie analytique, structurale et expérimentale sur les peuplements benthiques sciaphiles de Méditerranée occidentale (fraction algale): les peuplements sciaphiles de mode relativement calme sur substrats durs. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 33: 145-225.
- , 1973b. Étude *in situ* de la réinstallation d'un peuplement sciaphile de mode battu après sa destruction expérimentale en Méditerranée. *Helgol. wiss. Meeres.*, 24: 202-218.
- , 1974. Aire mínima et peuplements algaux marins. *Soc. Phycol. Fr. Bull.*, 19: 141-157.
- BOUDOURESQUE, C. F. & LUCK, H. B., 1972. Recherches de bionomie structurale au niveau d'un peuplement benthique sciaphile. *Journ. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 8 (2): 133-144.
- BOUDOURESQUE, C. F. & BELSHER, T., 1979. Le peuplement algal du port de Port-Vendres: recherches sur l'aire minimale qualitative. *Cah. Biol. Mar.*, 20: 259-269.
- BOUDOURESQUE, C. F.; MARCOT-COQUEUGNIOT, J.; NÉDÉLEC, H.; PERRET-BOUDOURESQUE, M. & BELSHER, T., 1980. Le phytobenthos d'un port méditerranéen, Port-Vendres. *Comp.*

- Rend. 105é Cong. Nat. Soc. Sav. Caen Sci.*, 3: 261-273.
- BRAUN BLANQUET, J., 1979. *Fitosociologia*. Blume. Barcelona.
- CAIN, S. A., 1938. The species-area curve. *Amer. midl. Natur.*, 19: 573-581.
- , 1943. Sample-plot technique applied to alpine vegetation in Wyoming. *Amer. J. Bot.*, 30: 240-247.
- CALLEJA, M., 1962. Étude statistique d'une pelouse à *Brachypodium ramosum*. XVI. Étude de la courbe aire-espèces et de l'aire minimale. *Bull. Serv. Carte phytogeogr.*, 2 (B): 161-179.
- COPPEJANS, E., 1977. *Bijdrage tot de studie van der wierpopulaties (Chlorophyceae, Phaeophyceae, Rhodophyceae) van het fotofiel infralittoraal in het noordwestelijk mediterranean bekken*. Doktoraat thesis Rijksuniversiteit. Gent.
- , 1980. Phytosociological studies on Mediterranean Algal Vegetation: Rocky surfaces of the Photophilic Infralittoral zone. In *The shore environment. Vol. 2: Ecosystems* (edits. J. H. Price, D. E. G. Irvine & W. E. Farnham): 371-393. Academic. London.
- DU RIETZ, G.; FRIES, T. & OSVALD, H., 1920. Gesetze der Konstitution natürlicher Pflanzengesellschaften. *Flora och Fauna*, 7: 1-14.
- FERNÁNDEZ, C. & NIELL, F. X., 1981. Distribución espacial del fitobentos en los horizontes inferiores del sistema intermareal rocoso del Cabo Peñas (Asturias). *Inv. Pesq.*, 45 (2): 309-326.
- FERNÁNDEZ, C.; NIELL, F. X. & ANADÓN, R., 1983. Comparación de dos comunidades de horizontes intermareales con abundancia de *Bifurcaria bifurcata* Ros. en las costas N y NO de España. *Inv. Pesq.*, 47 (3): 435-455.
- GLEASON, H. A., 1925. Species and area. *Ecology*, 6: 66-74.
- GODRON, M., 1967. Délimitation des régions et échantillonnage. *Symp. int. probl. Theor. Rech. biol. reg. (Acad. Sci. Bratislava)*, 3 págs.
- , 1968. Quelques applications de la notion de fréquence en écologie végétale (recouvrement, information mutuelle entre espèces et facteurs écologiques, échantillonnage). *Oecol. Plant.*, 3: 79-104.
- GOODALL, D. W., 1952. Quantitative aspects of plant distribution. *Bio. Rev.*, 194-245.
- , 1978. Sample similarity and species correlation. In *Ordination of Plant Communities* (edit. R. H. Whittaker): 99-109. La Haye.
- GOUNOT, M., 1969. *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*. Masson. Paris.
- GOUNOT, M. & CALLEJA, M., 1962. Étude statistique d'une pelouse à *Brachypodium ramosum*. VIII. Coefficient de communauté et aire minimale. *Bull. Serv. Carte Phytogéogr. sér. B*, 2: 181-200.
- HAWKINS, S. J. & HARTNOLL, R. G., 1980. A study of the small-scale relationship between species number and area on a rocky shore. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 10: 201-214.
- HOLM, R. F., 1978. The community structure of a tropical marine lagoon. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 7: 329-345.
- HUGHES, R. N. & THOMAS, M. L. H., 1971. The classification and ordination of shallow water benthic samples from Prince Edward Island, Canada. *Journ. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 7: 1-39.
- KULCZYNSKI, S., 1927. Die Pflanzenassoziationen der Pieninen. *Bull. int. Acad. Pol. Sci. Lett. (Classe Sci. math. nat., sér. B, Suppl.)*, 2: 57-203.
- MARGALEF, R., 1956. Información y diversidad específica en las comunidades de organismos. *Inv. Pesq.*, 3: 99-106.
- , 1968. *Perspectives in ecological theory*. University of Chicago. Chicago.
- , 1957. La teoría de la información en ecología. *Mem. Real Acad. Cienc. Barcelona*, 32 (13): 373-449.
- , 1974. *Ecología*. Omega. Barcelona.
- MEIJER DREES, E., 1954. The minimum area in the tropical rain forest with special reference to some types in Bangka (Indonesia). *Vegetatio*, 5-6: 517-523.
- NÉDÉLEC, H., 1979. *Étude structurale et problèmes d'échantillonnage dans une phytocoenose portuaire*. Mem. Univ. P. et M. Curie. Marseille-Luminy, 71 págs.
- NIELL, F. X., 1974. Les applications de l'index de Shannon à l'étude de la végétation intertidale. *Soc. Phycol. Fr. Bull.*, 19: 238-254.
- , 1977. Método de recolección y área mínima de muestreo en estudios estructurales del macrofitobentos rocoso intermareal de la Ría de Vigo. *Inv. Pesq.*, 41 (2): 509-521.
- PIELOU, E. C., 1969. *An introduction to mathematical ecology*. John Wiley & Sons. New York.
- , 1977. *Mathematical Ecology*. John Wiley & Sons. New York.
- POISSONET, J., 1968. *Essai d'approche quantitative de l'interprétation des termes cartographiques et de son écologie en Sologne*. Thèse. Université de Montpellier.
- ROMERO, J., 1984. Relaciones entre unidades de volumen y unidades de biomasa en distintas especies de algas bentónicas. Aplicación a evaluaciones de biomasa del fitobentos. *Oecol. Aquat.*, 7: 37-42.
- , 1985. *Estudio ecológico de las fanerógamas marinas de la costa catalana: Producción primaria de Posidonia oceanica (L.) Delile en las Islas Medas*. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona.
- SHANNON, C. E., 1984. A mathematical theory of communication. *Bel. Syst. techn. Journ.*, 27: 379-423, 623-656.
- VERLAQUE, M., 1977. *Étude du peuplement phytobenthique au voisinage de la centrale thermique de Martigues-Pointeau (Golfe de Fos, France, Méditerranée)*. Thèse. Université Marseille-Luminy.

- VERLAQUE, M.; GIRAUD, G. & BOUDOURESQUE, C. F., 1981. Le phytobenthos de la zone de décollement de la tache thermique d'une centrale électrique méditerranéenne. *Bot. Mar.*, 24: 69-87.
- VESTAL, A., 1949. Minimum areas for different vegetations. Their determination from species-area curves. *Illinois biol. Monogr.*, 20: 1-129.
- WILHM, J. L., 1968. Use of biomass units in Shannon's formula. *Ecology*, 49 (1): 153-156.