

MÉTODOS CUANTITATIVOS EN PALEOECOLOGÍA DE COMUNIDADES

Quantitative methods in community paleoecology

EPISTEMUS

ISSN: 2007-8196 (electrónico)

Francisco Javier Cuen Romero ¹
 Héctor Arturo Noriega Ruiz ²
 Elizabeth Chacón Baca ³
 Rogelio Monreal ⁴
 Reyna Amanda Castillo Gámez ⁵

Recibido: 15/03/2021

Aceptado: 02/08/2021

Publicado: 13/08/2021

DOI: <https://doi.org/10.36790/epistemus.v14i29.138>

Autor de Correspondencia:

Francisco Javier Cuen Romero

Correo: francisco.cuen@ciencias.uson.mx**Resumen**

En este trabajo se describen los métodos cuantitativos más comunes empleados para la caracterización de paleocomunidades, estableciendo una guía breve y simple que incluye los principales índices utilizados en paleoecología. La secuencia combina atributos que incluye los siguientes pasos: 1) estimar patrones espaciales, 2) coleccionar, identificar y cuantificar el material paleontológico, 3) determinar la diversidad de especies mediante índices ecológicos, métodos de rarefacción, así como coeficientes de similitud y diferenciación composicional. Esto conlleva finalmente a poder reconocer atributos como el número y abundancia relativa de las especies, la naturaleza de sus interacciones y la estructura física de las comunidades. El conocimiento de los cambios ecológicos que han ocurrido en el pasado geológico contribuye no sólo a mejorar el entendimiento y manejo de los ecosistemas actuales, sino a fundamentar predicciones documentadas sobre las posibilidades futuras de cambio en uno o varios parámetros.

Palabras clave: paleoecología, paleocomunidades, índices ecológicos.

Abstract

This work describes the most common quantitative methods for characterization of paleocommunities and proposes a brief and simple guide that includes the main indicators used in paleoecology. The sequence combines the following steps: 1) estimating spatial patterns, 2) collecting, identifying, and quantifying paleontological material, 3) determining species diversity through ecological indicators, rarefaction methods, as well as compositional, similarity, and differentiation coefficients. This stepwise progression finally results in the recognition of attributes such as number and relative abundance of species, the nature of their interactions and the physical structure of communities. The knowledge of past ecological changes not only improves our understanding and management of current ecosystems, but also helps to predict and elaborate educated guesses about possible future changes in one or several parameters.

Keywords: paleoecology, paleocommunities, ecological indices.

¹ Doctor, Departamento de Geología, Universidad de Sonora, Hermosillo, Sonora, México, Correo electrónico: francisco.cuen@ciencias.uson.mx

² Candidato a doctor, Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, Universidad de Sonora, Hermosillo, Sonora, México, Correo electrónico: hector.noriegar93@gmail.com

³ Doctora, Facultad de Ciencias de la Tierra, Universidad Autónoma de Nuevo León, Nuevo León, México. Correo electrónico: cienciafct@gmail.com

⁴ Doctor, Departamento de Geología, Universidad de Sonora, Hermosillo, Sonora, México, Correo electrónico: rogelio.monreal@unison.mx

⁵ Doctora, Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, Universidad de Sonora, Hermosillo, Sonora, México, Correo electrónico: reyna.castillo@unison.mx

INTRODUCCIÓN

La humanidad desde tiempos remotos, se ha interesado en entender la naturaleza de los organismos y su comportamiento en condiciones naturales. La ecología es la ciencia y rama de la biología que estudia las relaciones entre los seres vivos en su medio ambiente, analizando las interacciones entre los diferentes grupos de organismos y su ambiente. Así, la ecología se encarga del flujo de materia y energía a través de los diferentes procesos entre los organismos y su ecosistema, enfocándose en factores bióticos (p.e. redes tróficas, mutualismos, especies clave) y abióticos (como temperatura, salinidad, luminosidad, humedad, presión, entre otros), los cuales influyen en su desarrollo, así como en los procesos biológicos, distribución y abundancia de los organismos [1] [2]. El análisis de estos factores permite entender la forma en que dichos factores afectan la manera en que los organismos interactúan con el medio ambiente [3] [4]. Todas estas interacciones permiten un intercambio de materia y energía, y como resultado un sistema biológico funcional, el cual es dividido en diferentes niveles de organización ecológica como son la población, la comunidad, el ecosistema y la biósfera.

Los estudios ecológicos analizan las interacciones geobiológicas de los organismos a diferentes escalas a través del espacio y el tiempo. Este análisis incluye desde elementos locales hasta globales, los cuales incluyen los diferentes niveles de organización del mundo biológico como son: individuos, población, comunidad, ecosistema, bioma y biosfera; entre éstas, la comunidad es la unidad ecológica funcional más comúnmente utilizada en paleoecología [2].

Una comunidad se define como el conjunto de poblaciones que interactúan de manera directa o indirecta en espacio y tiempo. Por lo tanto, el estudio de la ecología de comunidades del pasado (paleocomunidades), basado en fósiles, se denomina paleoecología de comunidades. Una paleocomunidad representa grupos de organismos que vivieron en lugares únicos durante un tiempo dado (Figura 1). Las asociaciones fósiles se encuentran relativamente li-

mitadas debido a que demuestran la composición general de una porción de la comunidad que se preservó, sin embargo, enfatizan la fuerte señal ecológica que transmiten estos grupos fósiles.



Figura 1. Paleocomunidad del Período Cámbrico en Sonora, donde se han conservado diferentes especies de trilobites. Estos organismos compartieron relaciones intra e interespecíficas. Tomado de Noriega-Ruiz, 2019 [5].

La paleoecología es una rama de la paleontología, que estudia la ecología del pasado con base en datos empíricos derivado de los fósiles [6]. Los fósiles son considerados como indicadores naturales para datación, y a su vez, sirven para inferir la variabilidad ambiental y el comportamiento de los organismos que prevalecieron en distintos ecosistemas del pasado geológico, y que se conservaron en las rocas (Figura 2).



Figura 2. Detalle de un macizo rocoso siendo descrito por un geólogo en una localidad de Sonora, México.

La paleoecología permite determinar los principales procesos ecológicos en un corto período, la respuesta de una comunidad en un rango de escalas temporales y espaciales, las características y la dinámica de los sistemas bio-





lógicos que ocurrieron miles o millones de años anterior a la actividad humana [7], y a la influencia antropogénica sobre la biota; lo anterior incluye la evaluación de respuesta de las especies en condiciones ambientales con cambios de magnitudes bastante diferentes a los que ocurren hoy en día [8]. En suma, la paleoecología proporciona una vista retrospectiva de la historia de la biota y ambientes en escalas temporales relevantes para los ecólogos modernos, por lo que es potencialmente importante para comprender y predecir cómo los ecosistemas modernos responderán al cambio climático y cómo ha ido respondiendo a los diferentes cambios a lo largo de la evolución biológica [9]. Los enfoques experimentales y la medición directa de parámetros ambientales utilizados por la ecología moderna son relativamente imposibles para la paleoecología, debido a diversos procesos biológicos, químicos y geológicos que complican la identificación de estructuras taxonómicas originales de una comunidad, y a su vez, complican el análisis de paleoecología comunitaria. En estos procesos interfieren diversos factores como es la tafonomía y la conservación de partes blandas en el registro fósil. Es por ello

por lo que la paleoecología de poblaciones resulta ser aún más complicada, debido a la falta de información sobre las partes blandas y la anatomía correspondiente de un organismo.

Así, la paleoecología establece un marco que vincula conceptos como tiempo geológico, cambio climático, adaptación, supervivencia, extinción, impacto humano e interacciones ecológicas [7], y también se relaciona directamente con otras ramas de la geología como la sedimentología y la estratigrafía, incluso con el estudio de ambientes sedimentarios modernos [8] [10].

El muestreo es una parte fundamental en la realización de estudios paleoecológicos, dado que provee la información necesaria que posteriormente será interpretada en función de diversos índices ecológicos. Las muestras de rocas con contenido fosilífero, así como las que no contienen fósiles son importantes, debido a que hablan de cambios en la biota a través del tiempo, permitiendo distinguir causas como la extinción biológica y/o características del muestreo. El muestreo por parcelas de aproximadamente 1 x 1 m en estratos rocosos permite registrar y coleccionar ejemplares, teniendo en cuenta la densidad poblacional de estos, además de obtener información como ejemplares completos, articulados y/o desarticulados con partes en estrecha proximidad anatómica para su posterior identificación taxonómica. Una vez concluido el muestreo, casi siempre estratificado y/o sistemático en las unidades litológicas en intervalos regulares, es necesario evaluar la distribución espacial de los individuos de la paleocomunidad. Estos patrones espaciales determinan el establecimiento y desarrollo de los individuos en un ambiente específico [11].

Posterior a la identificación taxonómica y el registro cuantitativo de individuos y especies, se deben conocer



atributos como dominancia, riqueza y equitatividad de especies, similitud de comunidades, la naturaleza de las interacciones y la estructura física de la comunidad. Además de la mezcla de especies e interacciones entre estas (estructura biológica), las comunidades se caracterizan por sus propiedades físicas [12]. Por lo tanto, comúnmente se utilizan diversos índices ecológicos que permiten representar una aproximación de la dinámica ecológica de una comunidad, que interaccionan de manera directa o no, entre los que destacan los índices de diversidad (riqueza y equitatividad de especies), similitud y rarefacción.

Este trabajo proporciona una visión general sobre la importancia de la paleoecología y los métodos cuantitativos más comunes empleados para estudiar la estructura de las paleocomunidades. Además, su importancia también radica en la gran cantidad de localidades fosilíferas en México, en los cuales es posible realizar estudios paleoecológicos, y, por lo tanto, que ayuden comprender la existencia de diversos recursos naturales, así como discutir sobre temas asociados al cambio climático, y tratar de predecir la respuesta de los ecosistemas al episodio actual de cambio ambiental global.

MÉTODOS CUANTITATIVOS

El uso de criterios cualitativos es generalmente subjetivo, así que el problema se resuelve utilizando lo que se conoce como “datos duros” es decir, conteos y aproximaciones expresadas mediante números. La utilización de métodos cuantitativos en paleoecología ha mejorado en años recientes debido a los avances en los instrumentos de medición digital, facilidad de almacenamiento de cantidades enormes de resultados en forma numérica, además de permitir la apreciación de variaciones sutiles que sólo pueden ser documentadas con cifras numéricas [13] [6]. Años de investigación han permitido el desarrollo de diversos índices ecológicos, los cuales se pueden resumir de la siguiente manera: dominancia, diversidad (riqueza y equitatividad de especies), similitud y rarefacción.

Distribución espacial de los individuos

Actualmente existen tres patrones espaciales básicos [11], los cuales se pueden estimar mediante la relación de la media (μ) y la varianza (σ^2) del número de individuos por unidad muestreada: 1) distribución aleatoria, 2) distribución uniforme y 3) distribución agregada. Cabe mencionar, sin embargo, que existen otros métodos cualitativos cuyo uso depende especialmente del tipo de fósiles que se esté investigando [6].

La **distribución aleatoria** está representada por $\sigma^2 = \mu$, y sugiere que la variación del número de individuos por parcela sigue una distribución de Poisson. Especialmente, la distribución aleatoria, no presenta ningún orden, por lo cual la distribución de cada individuo se presenta de forma independiente con respecto a los demás. La distribución aleatoria en una población involucra homogeneidad ambiental y/o patrones de conducta no selectivos (Figura 3).



La **distribución uniforme** se representa por $\sigma^2 < \mu$, y sugiere que la variación del número de individuos por parcela es menor a lo esperado, entonces el patrón será más uniforme que aleatorio. Los individuos distribuidos uniformemente se encuentran distribuidos en el espacio de manera más o menos equitativa. Por lo general, se relaciona con una interacción negativa entre individuos, como la competencia por el alimento o el espacio, manteniendo distancias equivalentes entre los miembros de una población (Figura 3).

La **distribución agregada** está representada por $\sigma^2 > \mu$, y sugiere que, si la presencia de un individuo en un punto determinado aumenta la probabilidad de que haya otra cerca, entonces el patrón espacial será agregado. La distribución agregada resulta ser la más común en donde los individuos se encuentran agrupados, resultado de varios factores como un comportamiento gregario, el modo reproductivo, la heterogeneidad ambiental, la disposición de los recursos, entre otros (Figura 3).

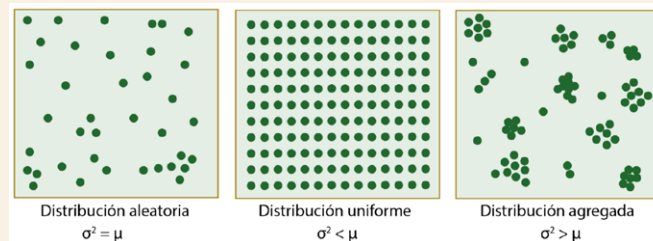


Figura 3. Patrones de distribución espacial (Modificado de Smith y Smith, 2007) [12].

Se han identificado varios factores causantes de la distribución espacial de los organismos dentro de una comunidad [14]: 1) Factores ambientales como son corrientes de agua, viento, y gradientes de luz y temperatura. 2) Factores de reproducción, como la clonación y regeneración. 3) Fac-



tores sociales debido al comportamiento innato, como es el comportamiento territorial. 4) Factores coactivos, como interacciones intraespecíficas (competencia). 5) Factores estocásticos resultantes de variaciones aleatorias de los factores antes mencionados.

Riqueza y abundancia de especies

Las distribuciones espaciales demuestran la interacción de especies dentro de una asociación, mismo que está estrechamente relacionado con la diversidad de especies. A mayor diversidad, mayor diversidad de interacciones entre las especies. Los principales componentes relacionados con la diversidad son la riqueza y la abundancia de especies, los cuales son posibles de obtener en un muestreo paleoecológico.

La curva de rango-abundancia constituye uno de los métodos de uso más frecuente para comparar la riqueza de especies y abundancia entre comunidades. El diagrama muestra una distribución logarítmica de las abundancias relativas, donde las frecuencias de cada especie se delimitan en orden decreciente con respecto a la secuencia de especies, representando una aproximación a la estructura biológica de la comunidad [15]. Para entender mejor el concepto anterior se presenta el siguiente ejemplo.

En un área determinada, se realiza un estudio paleoecológico donde se han cuantificado 232 individuos distri-



buidos en 16 especies identificadas (riqueza de especies), esto con base en la colecta de cuatro muestras. La muestra 1 contiene un total de 50 individuos distribuidos en tres especies; la muestra 2 posee un total de 64 individuos distribuidos en tres especies; la muestra 3 contiene un total de 37 individuos distribuidos en cuatro especies; y la muestra 4 posee un total de 81 individuos distribuidos en siete especies (Tabla 1).

Tabla 1. Distribución de especies en cada muestra colectada. Estimar la abundancia relativa de cada especie en muestras determinadas permite identificar cambios en la diversidad. Cada muestra contiene especies dominantes, subordinadas y raras, además de observar las distintas sucesiones de biota, riqueza de especies, y grupos funcionales.

Especies	Abundancia	Abundancia relativa (%)
Muestra 1		
<i>Amecephalus</i> sp.	23	46
<i>Fieldaspis</i> sp.	17	34
<i>Hyolithes</i> sp.	10	20
Total	50	100
Muestra 2		
<i>Scenella</i> sp.	26	40.6
<i>Ptychagnostus atavus</i>	19	29.7
<i>Hypagnostus parvifrons</i>	19	29.7
Total	64	100
Muestra 3		
<i>Modocia typicalis</i>	14	37.8
<i>Girvanella</i> sp.	13	35.1
<i>Prototreta attenuata</i>	8	21.6
<i>Acrothele</i> sp.	2	5.4
Total	37	100
Muestra 4		
<i>Planolites</i> sp.	21	25.9
<i>Modocia typicalis</i>	21	25.9
<i>Lingulella</i> sp.	20	24.7
<i>Bathyriscus</i> sp.	9	11.1
<i>Chancelloria</i> sp.	4	4.9
<i>Micromitra</i> sp.	3	3.7
<i>Pelagiella</i> sp.	3	3.7
Total	81	100

Los datos representados en Tabla 1 proporcionan una idea más clara sobre la estructura de la comunidad debido a que se muestra la abundancia y abundancia relativa de especies, así como la dominancia y riqueza de especies. Con base en dicha tabla, es posible realizar un diagrama de rango-abundancia para visualizar las frecuencias relativas de diversas especies de un determinado sitio, como el siguiente (Figura 4):

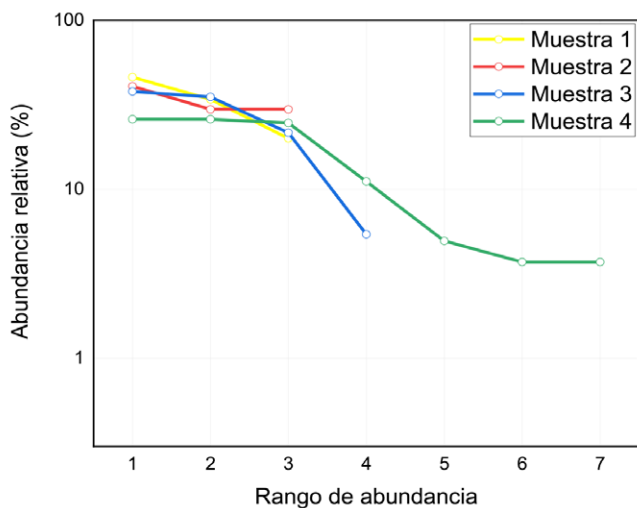


Figura 4. Diagrama rango-abundancia de las especies distribuidas en las muestras colectadas del sitio. El rango de abundancia varía desde el organismo más abundante hasta el de menor abundancia (eje x), y la abundancia relativa se expresa en un eje \log_{10} . La aplicación de curvas de rango-abundancia se encuentran menos limitadas por los cambios taxonómicos que otros métodos cuantitativos, lo que permite evaluar la respuesta ecológica del conjunto de diferentes organismos ante el estrés ambiental en el ecosistema.

Índices ecológicos

Algunos autores han realizado análisis exhaustivos sobre los diversos índices ecológicos que han sido propuestos para medir la diversidad de especies, concluyendo que existen ventajas y desventajas en cada método, y todo depende de seleccionar el método más adecuado para un caso en particular [16] [17]. Existen decenas de índices ecológicos propuestos por ecólogos que se utilizan para la medición de distintos atributos dentro de una comunidad, como estimar el número de especies existentes en un sitio, comparar biológicamente distintos sitios y determinar la distribución de recursos entre las especies [17]. Los métodos de medición para evaluar la diversidad de especies de comunidades se enfocan en la cuantificación de diversidad alfa, beta y gamma, los cuales comprenden los cambios de la biodiversidad relacionado a la estructura del entorno.

Para establecer una interpretación más sólida sobre la estructura de una comunidad, es necesario aplicar índices de diversidad, los cuales toman en cuenta variables como el número y la abundancia relativa de las especies dentro de las comunidades. Dado que existen numerosos métodos, en el presente trabajo se describen algunos de los principales índices ecológicos como Dominancia y Equitatividad de Simpson [18], Diversidad de Shannon [19], riqueza de especies de Menhinick [20], Riqueza Total de Chao [21], así como también las curvas de rarefacción [22] [23].

Índice de Diversidad de Simpson

El índice de Simpson (1949) mide la dominancia de especies o baja equidad de especies, en donde los valores numéricos aumentan a medida que disminuye la diversidad [24] [25]. El índice de Simpson (D) calcula la probabilidad de que dos individuos muestreados de manera azarosa pertenezcan a la misma especie (categoría). Estos valores numéricos de D son representados por valores en una escala de probabilidad de 0 a 1. La ausencia de diversidad implica que existe solo una especie (dominancia), por lo que el valor de D es 1. En este índice se estima mediante la siguiente relación (Ecuación 1), donde: S = Es el número total de especies, N = Número total de organismos presentes, y n = Número de ejemplares por especies.

$$D = \frac{\sum_{i=1}^S n_i(n_i-1)}{N(N-1)} \quad (1)$$

Por otro lado, el índice de diversidad de Simpson calcula la posibilidad de que dos individuos, muestreados de manera azarosa, pertenezcan a diferentes especies, es decir, ahora el valor se incrementa con la diversidad, y está representada por el método (Ecuación 2):

$$\text{Índice inverso de Simpson} = \frac{1}{D} \quad (2)$$

Se ha sugerido que el índice de Simpson es posible que sea afectado por la abundancia de dos o tres especies abundantes dentro de una comunidad. Mediante un método gráfico, Loya (1972) representó la relación de los valores de diversidad de Simpson y el número de especies, determinando que el índice de Simpson alcanza valores máximos después de encontrar las primeras 10 a 12 especies, concluyendo que se trataba principalmente de un índice de uniformidad como el índice de Shannon (1949) [24] [26]. Los índices basados en dominancia son parámetros inversos al concepto de equidad de la comunidad.

Índice de Equitatividad de Simpson

La diversidad de especies en una comunidad implica tanto la riqueza de especies como la equitatividad de especies. Por un lado, la riqueza de especies es una medida del total de especies de la comunidad; mientras que la equitatividad de especies expresa como eventualmente los individuos de la comunidad se distribuyen entre las distintas especies. Algunos autores incorporan ambos índices para la estructura de una comunidad, sin embargo, otros autores señalan que para que el índice de equitatividad sea útil debe ser independiente de una medida de riqueza de especies [27]. El Índice de Equitatividad de Simpson se calcula de la siguiente manera (Ecuación 3): donde S = Número de especies y D = Índice de Simpson.

$$\text{Equitatividad de Simpson} = \frac{1/D}{s} \quad (3)$$

Lo anterior, demuestra que el índice de equitatividad es una variante del índice de Simpson. De manera similar, a



través de la curva de rango-abundancia, la riqueza y equitatividad de las especies se puede evaluar intuitivamente, donde la mayor riqueza de especies (número de especies) está representada por la mayor extensión de la curva, y la distribución individual de cada especie es más equitativa (equitatividad de especies), lo cual se refleja en el gradiente más gradual de la curva, pero este tipo de gráfico no cuantifica las diferencias observadas [12].

Índice de Diversidad de Shannon

Se utiliza frecuentemente para cuantificar la diversidad de forma específica [19]; es una medida intuitiva de diversidad ya que la certidumbre aumentará a medida que aumenta la diversidad de especies en una comunidad. Mide la información de los individuos en muestras obtenidas de forma azarosa, en donde todas las especies se encuentran representadas en las muestras y pueden ser calculadas mediante la siguiente ecuación (Ecuación 4): donde P_i es la proporción de individuos pertenecientes a la especie i en la muestra.

$$H' = - \sum p_i \log_2 p_i \quad (4)$$

Para estimar la probabilidad de registrar dos especies cuando se seleccionan dos individuos al azar, se obtiene el Índice de Equitatividad de Simpson ($1-D$), mientras que para estimar la incertidumbre de registrar dos individuos de diferentes especies se utiliza el Índice de Diversidad de Shannon (H'). Teóricamente, si los índices de Shannon y de Equitatividad de Simpson obtuvieran valores cercanos a 1 esto indicaría que se conserva la diversidad y no se presenta dominancia de especies.

No obstante, este índice es sensible tanto al número de especies como a la equitatividad en el número de individuos entre las diferentes especies. El índice de Pielou es otro de los índices ecológicos que estiman la relación de la diversidad observada en una comunidad con la diversidad máxima esperada, esto último como resultado hipotético si la distribución de las abundancias de las especies en la

comunidad es completamente equitativa. El índice de Shannon y de Pielou son utilizados para medir la equidad y su relación con la riqueza de especies; sin embargo, el índice de Shannon varía con la cantidad absoluta de especies en una asociación, mientras el índice de Pielou intenta de normalizar este índice [28].

Índice de Diversidad de Menhinick

El índice de diversidad de Menhinick (1964) [20], mide la riqueza de especies de manera independiente al tamaño de la muestra y considera la relación entre el número de especies y el número total de individuos observados, donde (Ecuación 5): S = Número total de especies y, N = Número total de individuos observados.

$$D_{mn} = \frac{S}{\sqrt{N}} \quad (5)$$

Este índice ajusta de alguna manera el número de especies por el número de individuos encontrados en la muestra.

Riqueza Total de Chao

Por otro lado, para estimar el número de especies esperadas o riqueza total de especies es necesario utilizar la Riqueza Total de Chao (2005) [21], el cual considera la relación de las especies que se representan por un solo individuo (singleton) y el número de especies que se representan por dos individuos (doubleton). El método se calcula mediante la fórmula (Ecuación 6): donde S = Número total de especies, F_1 = Número de especies singleton y, F_2 = Número de especies doubleton.

$$Ch = S + \frac{F_1(F_1-1)}{2(F_2+1)} \quad (6)$$

Índices de similitud

Se sabe que la diversidad de especies que habitan una comunidad no se distribuye generalmente de forma uniforme, sino que presenta variaciones debido a factores que operan a distintas escalas como el clima, asilamientos, barreras geográficas, extinciones, entre otros. Por ello, los coeficientes de similitud y diferenciación composicional son herramientas fundamentales para la evaluar la diversidad de las especies, ya que describen cambios en la composición de especies por medio de distintos gradientes ambientales [29].

Basado en la presencia y ausencia de especies en una región determinada, la similitud composicional comprende de tres tipos de diversidades: 1) la diversidad alfa (α) que consiste en la diversidad local distribuida dentro de un solo tipo de hábitat; 2) la diversidad beta (β) que comprende una región geográfica más amplia en donde el cambio de la composición de especies se establece entre diferentes hábitats; y 3) la diversidad gamma (γ) que corresponde a la diversidad total de las especies en las comunidades de una localidad geográfica [12].

Índice de Jaccard

El Índice de Jaccard (1908) [30], es uno de los primeros índices enfocados en la cuantificación de la diversidad alfa, beta y gamma, y que son empleados para comparar la similitud entre diferentes comunidades. Por otro lado, el índice de Jaccard ha sido considerado exclusivamente cualitativo y que no examina el grado de participación de cada especie en la dominancia ecológica [31]. El Índice de Jaccard puede expresarse de varias formas. Un enfoque común es el siguiente (Ecuación 7): donde S_1 = Número de especies en el área a, S_2 = Número de especies en el área b, y C = Número de especies que están presentes en las dos áreas.

$$J = \frac{C}{S_1 + S_2 - C} \quad (7)$$

En este caso, los valores oscilan entre 0 y 1, el valor que se aproxima a 1 indica mayor similitud. El Índice de Jaccard es el cociente de la intersección entre la suma de todo lo no común, cuando la intersección es nula, $J=0$, y cuando los compuestos son idénticos, $J=1$.

Índice de Sorensen

El índice de Sorensen (1948) [32], es un parámetro estadístico (abreviado como CC) que se utiliza frecuentemente para comparar la similitud entre dos comunidades según la composición de especies, y es enfocado hacia la comparación de la diversidad beta. Dicho índice considera la presencia y ausencia de especies, de modo que se enlista género y/o especie entre ambas comunidades para establecer la comparación. El índice de Sorensen se calcula de la siguiente manera (Ecuación 8): donde S_1 = Número de especies presentes en el área 1, S_2 = Número de especies presentes en el área 2, y C = Número de especies que están presentes en las dos áreas.

$$CC = \frac{C}{S_1 + S_2} \quad (8)$$

Los valores oscilan entre 0 y 1, donde el valor cercano a 0 indica que las composiciones entre las comunidades no presentan alguna similitud; por el contrario, el valor 1 indica que las composiciones entre las comunidades son idénticas.

Curvas de rarefacción

Otro factor que influye en la obtención de los datos es la cantidad de ejemplares utilizados para realizar el muestreo, ya que es posible que se observen diferencias respecto a la muestra estándar o de referencia. La rarefacción asume que todos los individuos tienen probabilidad de ser muestreados en el área de estudio, ya que estos se distribuyen al azar en el ecosistema [23].

Esta técnica fue desarrollada por Sanders (1968) y modificada por Hulbert (1971). Esta técnica calcula el número de especies esperadas si todas las muestras mantienen el mismo número de individuos muestreados [22]. En otras

palabras, mediante el método de rarefacción se estandariza el tamaño de muestra lo que permite realizar comparaciones de la cantidad de especies entre comunidades; no obstante, la rarefacción estandariza todas las muestras basadas en el tamaño de muestra más pequeña, por lo tanto, se ausenta bastante información de otras muestras [11]. La denominada curva de Coleman [33] similar a la rarefacción, sin embargo, la rarefacción parte de dos premisas básicas: primeramente, asume que los individuos se distribuyen forma azarosa en el ecosistema y, por otro lado, que las muestras son aleatorias (Figura 5) [23].

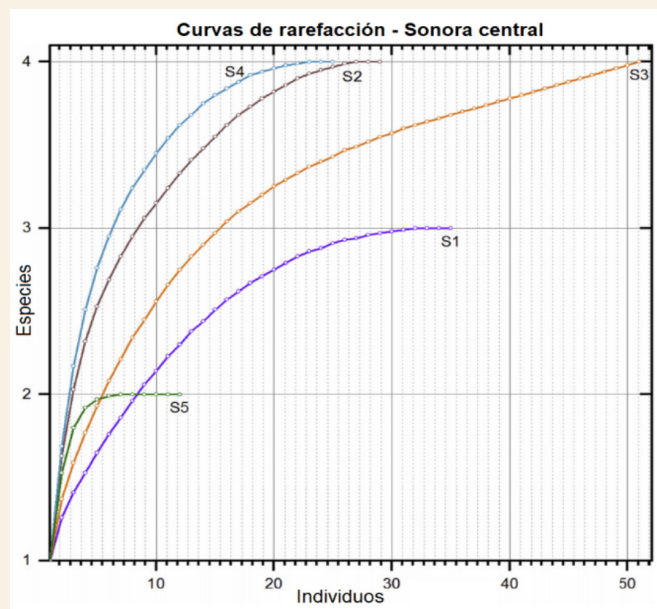


Figura 5. Curvas de rarefacción basadas en el registro y abundancia de organismos fósiles del Cámbrico, distribuidos en una unidad litoestratigráfica del centro del estado de Sonora, México (Tomado de Cuen-Romero et al., 2019) [34]. En este diagrama se observan cinco curvas las cuales corresponden a cinco estratos dentro de la unidad rocosa, y muestra la relación entre individuos y especies de cada estrato. Los círculos indican las especies o individuos que se cuantificaron.

Software

El uso de distintos softwares facilita la evaluación de la estructura de una comunidad, que incluye la elaboración de diagramas rango-abundancia de especies, y la determinación de patrones espaciales y de índices ecológicos. Para el diagrama de rango-abundancia es necesario utilizar algún software o programa informático como Microsoft Excel®, OriginPro®, R software®, SigmaPlot®, Google Sheets®, Tiliat®, entre otros, para el análisis y representación de datos, así como la generación de gráficos.

El software Past 3.x® [35], es uno de los programas gratuitos más comunes para el análisis de datos científicos. A su vez, esta aplicación realiza rarefacciones individuales y

estima diversos índices ecológicos, lo cual lo hace de uso indispensable para biólogos y paleontólogos (Figuras 6 y 7).

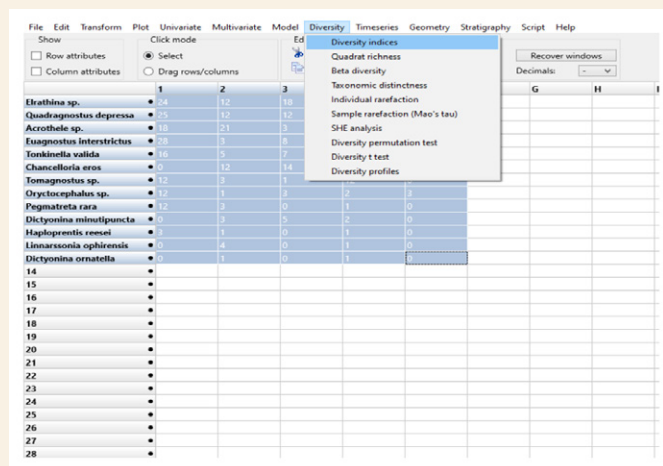


Figura 6. El uso del software 3.x[®] determina diversos análisis estadísticos. La aplicación permite determinar índices de diversidad y rarefacciones individuales, así como otros estimadores para la diversidad Beta, distinción taxonómica, prueba de permutación de diversidad, prueba de t de diversidad, entre otros.

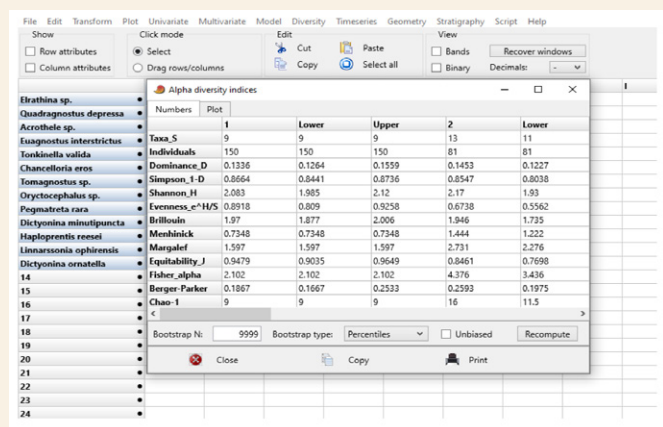


Figura 7. Por medio de la opción "índices de diversidad" es posible conocer los distintos valores para los índices ecológicos anteriormente descritos tales como Índice de Dominancia de Simpson (1949), Índice de Equitatividad de Simpson (1949), Índice de Diversidad de Shannon (1949), Índice de Diversidad de Menhinick (1964), Índice de Riqueza Total de Chao (2005).

Algunas aplicaciones de software gratuitas tales como EstimateS (Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples), Species Diversity and Richness (SDR), BioDiversity Pro y otros paquetes de R Software como BiodiversityR, iNext, entre otros, calculan una variedad de estadísticas y estiman diferentes índices de biodiversidad basados en datos de muestreo biótico. Asimismo, es posible comparar la diversidad o riqueza de dos o más

muestras, producen gráficos de alta calidad y descubren patrones en los datos.

CONCLUSIONES

Actualmente, la paleoecología se perfila como una herramienta fundamental de información para predecir el comportamiento de los ecosistemas en la Tierra ante el episodio actual de cambio ambiental global. Lo anterior se relaciona debido a que, por lo general, los ecólogos estudian los organismos en una escala de tiempo no mayor a 100 años, y se limitan a la duración de un experimento por temporada de campo, mientras que los paleoecólogos estudian organismos de miles o millones de años con base en datos empíricos, que corresponden a los fósiles. Los datos indirectos proporcionan a los científicos evidencia indirecta del cambio ambiental durante períodos anteriores a las grabaciones instrumentales.

La extensa metodología descrita es fundamental para caracterizar la paleocomunidad en un determinado sitio. Una de las principales características de las comunidades es la diversidad de especies. El uso y análisis de rarefacción refleja una combinación de parámetros de diversidad y estructurales dentro de una comunidad, por lo tanto, es posible conocer la naturaleza de sus interacciones y la estructura física.

Mediante el uso de distintos programas informáticos y estadísticos es posible determinar diversos índices ecológicos como lo son Dominancia y Equitatividad de Simpson (1949), Diversidad de Shannon (1949), Índice de Diversidad de Menhinick (1964), Riqueza Total de Chao (2005), coeficientes de similitud y curvas de rarefacción que evalúan la paleoecología del sitio, representando así la comunidad de organismos que interaccionan de manera directa o no, entre los que destacan la dominancia, diversidad (riqueza y equitatividad de especies), similitud y rarefacción.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al proyecto PRODEP UNISON PTC 301: "Paleoecología de los ecosistemas marinos del Cámbrico de Sonora, México: Bioestratigrafía, Paleobiogeografía y su relación con el cratón de Norteamérica".

BIBLIOGRAFÍA

- [1] E.P. Odum, G.W. Barrett. *Fundamentals of Ecology*, 5th ed.: Belmont, CA, Thomson Brooks/Cole, pp. 598, 2005.
- [2] J.S. Lewis, M.L. Farnsworth, C.L. Burdett, D.M. Theobald, D.M. Gray, R.S. Miller, "Biotic and abiotic factors predicting the global distribution and population density of an invasive large mammal", *Scientific Reports*, vol. 7, pp. 1–12, March 2017.
- [3] A.W.R. Seddon, A.W. Mackay, A.G. Baker, H.J.B. Birks, E. Breman, C.E. Buck, E.C. Ellis, C.A. Froyd, J.L. Gill, L. Gillson, E.A. Johnson, V.J. Jones, S. Juggins, M. Macias-Fauria, K. Mills, J.L. Morris, D. Nogués-Bravo, S.W. Punyasena, T.P. Roland, A.J. Tanentzap, K.J. Willis, M. Aberhan, E.N. van Asperen, W.E.N. Austin, R.W. Battarbee, S. Bhagwat, C.L. Belanger, K.D. Bennett, H.H. Birks, C. Bronk-Ramsey, S.J. Brooks, M. de Bruyn, P.G. Butler, F.M. Chambers, S.J. Clarke, A.L. Davies, J.A. Dearing, T.H.G. Ezard, A. Feurdean, R.J. Flower, P. Gell, S. Hausmann, E.J. Hogan, M.J.

- Hopkins, E.S. Jeffers, A.A. Korhola, R. Marchant, T. Kiefer, M. Lamentowicz, I. Larocque-Tobler, L. López-Merino, L.H. Liow, S. McGowan, J.H. Miller, E. Montoya, O. Morton, S. Nogué, C. Onoufriou, L.P. Boush, F. Rodriguez-Sanchez, N.L. Rose, C.D. Sayer, H.E. Shaw, R. Payne, G. Simpson, K. Sohar, N.J. Whitehouse, J.W. Williams, A. Witkowski, "Looking forward through the past: identification of 50 priority research questions in palaeoecology", *Journal of Ecology*, vol. 102, no. 1, pp. 256–267, January 2014.
- [4] D. Fraser, L.C. Soul, A.B. Tóth, M.A. Balk, J.T. Eronen, S. Pineda-Munoz, A.B. Shupinski, A. Villaseñor, W.A. Barr, A.K. Behrensmeyer, A. Du, J.T. Faith, N.J. Gotelli, G.R. Graves, A.M. Jukar, C.V. Looy, J.H. Miller, R. Potts, S.K. Lyons, "Investigating Biotic Interactions in Deep Time", *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 36, no. 1, pp. 61-75, October 2020.
- [5] H.A. Noriega-Ruiz, "Litofacies, microfacies y biofacies del Cámbrico del área El Sahuaral, Sonora central: consideraciones paleoecológicas y paleogeográficas". Tesis de Maestría en Ciencias-Geología, Universidad de Sonora, Sonora, México, 2019.
- [6] D.A. Croft, D.F. Su, S.W. Simpson, *Methods in Paleocology: Reconstructing Cenozoic Terrestrial Environments and Ecological Communities*, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology, Springer Nature Switzerland, 2018.
- [7] S.T., Jackson, J.L. Blois, *Community ecology in a changing environment: Perspectives from the Quaternary*, Proceedings of the National Academy Sciences of the United States of America vol. 112, no. 16, pp. 4915-4921, April 2015.
- [8] D.R. Foster, P.K. Schoonmaker, S.T.A. Pickett, "Insights from paleoecology to community ecology". *Trends in ecology & evolution*, vol. 5, no. 4, pp. 119-122, April 1990.
- [9] J.B. Bennington, W.A. Dimichele, C. Badgley, R.K. Bambach, P. M. Barrett, A.K. Behrensmeyer, R. Bobe, R.J. Burnham, E.B. Daeschler, J.V. Dam, J.T. Eronen, D.H., Erwin, S. Finnegan, S.M. Holland, G. Hunt, D. Jablonski, S.T. Jackson, B.F. Jacobs, S.M. Kidwell, P.L. Koch, M.J. Kowalewski, C.C. Labandeira, C.V. Looy, S.K. Lyons, P.M. Novack-Gottshall, R. Potts, P.D. Roopnarine, C.A.E. Strömberg, H.D. Sues, P.J. Wagner, P. Wilf, S.L. Wing, "Critical issues of scale in paleoecology", *Palaios*, vol. 24, pp. 1-4.
- [10] C.E. Brett, "Paleoecology", in *AccessScience*, ©McGraw-Hill Companies, 2008.
- [11] J. Ludwig, J. Reynolds, *Statistical ecology. A primer on methods and computing*, A Wiley-Interscience publication, John Wiley & Sons, Inc., pp. 107-144, 2008.
- [12] T.M. Smith, R.L. Smith, *Ecología*. 6a Edición., S.A. Madrid, Pearson Educación, 2007.
- [13] W.J. Sutherland, E. Fleishman, M.B. Mascia, J. Pretty, M.A. Rudd, "Methods for collaboratively identifying research priorities and emerging issues in science and policy", *Methods in Ecology and Evolution*, vol. 2, pp. 238–247, 2011.
- [14] G.E. Hutchinson, "The Concept of Pattern in Ecology", *Proceedings Academy Natural Sciences of Philadelphia*, vol. 105, pp. 1-12, 1953.
- [15] L. de Bonis, G. Bouvrain, D. Geraads, G. Koufos, "Diversity and paleoecology of Greek late Miocene mammalian faunas", *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Elsevier Science Publishers B. V., vol. 91, no. 1-2, pp. 99-121, 1992.
- [16] A.E. Magurran, *Ecological diversity and its measurement*, Princeton University Press, New Jersey, 1988.
- [17] C.E., Moreno, *Métodos para medir la biodiversidad*. 1ª edición, Manuales y tesis de la Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA), Zaragoza, 2001.
- [18] E.H. Simpson, "Measurement of the diversity", *Nature*, vol. 163, no. 4148, pp. 688, 1949.
- [19] C.E. Shannon, "A mathematical theory of communication". *The Bell system technical journal*, vol. 27, no. 3, pp. 379-423, 1948.
- [20] E.F. Menhinick, "A Comparison of Some Species-Individuals Diversity Indices Applied to Samples of Field Insects", *Ecology*, vol. 45, no. 4, pp. 859-861, October 1964.
- [21] A. Chao, "Species estimation and applications", *Encyclopedia of Statistical Sciences*, 2nd Edition, vol. 12, pp. 7907–7916, 2005.
- [22] H.L. Sanders, "Marine benthic diversity: a comparative study", *The American Naturalist*, vol. 102, no. 925, pp. 243-282, May-June 1968.
- [23] S.H. Hulbert, "The non-concept of species diversity. A critique and alternative parameters", *Ecology*, vol. 52, no. 4, pp. 577-586, April 1971.
- [24] T.M. DeJong, "A comparison of three diversity indices based on their components of richness and evenness", *Oikos*, vol. 26, no. 2, pp. 222-227, 1975.
- [25] P.G. Risser, E.L. Rice, "Diversity in tree species in Oklahoma upland forests", *Ecology*, vol. 52, no. 5, pp. 876-880, September 1971.
- [26] Y. Loya, "Community structure and species diversity of hermatypic corals at Eilat, Red Sea", *Marine Biology*, vol. 13, no. 2, pp. 100-123, 1972.
- [27] C.H. Heip, P.M. Herman, K. Soetaert, "Indices of diversity and evenness", *Océanis*, vol. 24, no. 4, pp. 61-87, 1998.
- [28] E.C. Pielou, *The interpretation of ecological data: a primer on classification and ordination*. A Wiley-Interscience Publication, John Wiley & Sons, Inc., New York, 1984.
- [29] L. Jost, A. Chao, R.L. Chazdon, *Compositional similarity and beta diversity*, in *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment* (Magurran, A.E. and McGill, B.J., eds.), Oxford University, Chapter 6, pp. 66-76, January 2011.
- [30] P. Jaccard, "Nouvelles recherches sur la distribution florale", *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, vol. 44, no. 163, pp. 223-270, 1908.
- [31] E. Soler, P. Berroterán, J. Gil, R. Acosta, "Índice valor de importancia, diversidad y similaridad florística de especies leñosas en tres ecosistemas de los llanos centrales de Venezuela", *Agronomía Tropical*, vol. 62, no. 1-4, pp. 25-38, 2012.
- [32] T.J. Sørensen, "A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation on Danish commons", *Biologiske Skrifter/Kongelige Danske Videnskaberne Selskab*, Copenhagen: Munksgaard, vol. 5, pp. 1-34, 1948.
- [33] B.D. Coleman, "On random placement and species-area relations", *Mathematical Biosciences*, vol. 54, no. 3-4, pp. 191-215, June 1981.
- [34] F.J. Cuen-Romero, J.E. Valdez-Holguín, B.E. Buitrón-Sánchez, R. Monreal, L.F. Enríquez-Ocaña, E.A. Hinojosa, J.A. Ochoa-Granillo, F.J. Grijalva-Noriega, J.J. Palafox Reyes, "Paleoecology of Cambrian communities of central Sonora, Mexico: Paleoenvironmental and biostratigraphic considerations", *Journal of South American Earth Sciences*, 92, pp. 631-645, April 2019.
- [35] Ø. Hammer, D. Harper, P. D. Ryan, "Past: paleontological statistics software package for education and data analysis", *Paleontologia Electronica*, vol. 4, no. 1, art. 4, pp. 1-9, June 2001.

Cómo citar este artículo:

Cuen Romero, F. J., Noriega-Ruiz, H. A., Chacón-Baca, E., Monreal, R., & Castillo-Gámez, R. A. (2021). Métodos cuantitativos en paleoecología de comunidades. *EPISTEMUS*, 14(29). <https://doi.org/10.36790/epistemus.v14i29.138>