

SECCIÓN BOLETÍN:

Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos

Alberto Jiménez-Valverde
mcnaj651@mncn.csic.es

Joaquín Hortal

Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva (Entomología). Museo Nacional de Ciencias Naturales (C.S.I.C.).
c/ José Gutiérrez Abascal, 2
28006 Madrid, España

Revista Ibérica de Aracnología

ISSN: 1576 - 9518.
Dep. Legal: Z-2656-2000.
Vol. 8, 31-XII-2003
Sección: Artículos y Notas.
Pp: 151 – 161

Edita:

Grupo Ibérico de Aracnología (GIA)

Grupo de trabajo en Aracnología de la Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA)
Avda. Radio Juventud, 37
50012 Zaragoza (ESPAÑA)
Tef. 976 324415
Fax. 976 535697
C-elect.: amelic@telefonica.net
Director: A. Melic

Información sobre suscripción, índices, resúmenes de artículos *on line*, normas de publicación, etc. en:

Índice, resúmenes, abstracts vols. publicados:
<http://entomologia.rediris.es/sea/publicaciones/ria/index.htm>

Página web GIA:
<http://entomologia.rediris.es/gia>

Página web SEA:
<http://entomologia.rediris.es/sea>

Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos

Alberto Jiménez-Valverde & Joaquín Hortal

Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos

Resumen:

En el inventariado de la diversidad biológica a menudo resulta imposible registrar la totalidad de las especies presentes en un área determinada. Este es un grave problema, dado que la riqueza de especies es la principal variable descriptiva de la biodiversidad. Las curvas de acumulación de especies, en las que se representa el número de especies acumuladas en el inventario frente al esfuerzo de muestreo empleado, son una potente metodología para estandarizar las estimas de riqueza obtenidas en distintos trabajos de inventariado. Además, permiten obtener resultados más fiables en análisis posteriores y comparar inventarios en los que se han empleado distintas metodologías y/o diferentes niveles de esfuerzo. Son también una herramienta muy útil para planificar el esfuerzo de muestreo que se debe invertir en el trabajo de inventariado. El uso de curvas de acumulación de especies es recomendable en aracnología debido a las dificultades de muestreo de este grupo taxonómico y al elevado porcentaje de especies raras que presenta.

Palabras clave: Riqueza de especies, inventario biológico, curvas de acumulación de especies, evaluación de calidad del inventario, estimas de biodiversidad, Araneae.

Species accumulation curves and the need to evaluate the quality of biological inventories

Abstract:

When inventorying biological diversity it is often impossible to register all the species present in a given area. This is a serious problem, since species richness is the main variable describing biodiversity. Species accumulation curves, which represent the number of species accumulated in an inventory correlated with the actual sampling effort, are a powerful tool to standardise the estimations of richness obtained in various inventorying projects. Furthermore, they are instrumental in obtaining more reliable results in later analyses and comparing inventories made with different methodologies and/or different effort levels. They are also very useful to plan the sampling effort that must be put into the inventorying process. The use of species accumulation curves is advisable in arachnology because of the difficulty of sampling this taxonomic group and the high percentage of rare species it includes.

Key words: Species richness, biological inventories, species accumulation curves, evaluation of inventory quality, biodiversity estimations, Araneae.

Introducción

El número de especies es, quizás, el atributo más frecuentemente utilizado a la hora de describir una taxocenosis, ya que es una expresión mediante la cual se obtiene una idea rápida y sencilla de su diversidad (Magurran, 1988; Gaston, 1996a). Los índices de diversidad tradicionales, que combinan número de especies y *evenness* (abundancias relativas de las especies), dependen del tamaño de muestra (número de individuos) y del patrón de muestreo, y son difíciles de interpretar (Gaston, 1996b). Estos índices han caído en desuso y el número de especies ha pasado a ser, por tanto, un parámetro comúnmente empleado para comparar localidades diferentes (Gotelli & Colwell, 2001), lo que le confiere una gran importancia en los estudios de la Biodiversidad y la Biología de la Conservación.

Sin embargo, la mayoría de los inventarios faunísticos son forzosamente incompletos. La imposibilidad de registrar el total de especies durante un trabajo de muestreo es un grave problema metodológico en los estudios de la biodiversidad (Gotelli & Colwell, 2001). Este problema se acentúa cuando trabajamos con el principal componente de la biodiversidad: los invertebrados. Ello es especialmente notable en los denominados *grupos hiperdiversos pero pobremente conocidos*, aquellos que son más ricos en especies pero de los que poseemos un

desconocimiento mayor (Colwell & Coddington, 1994; Hammond, 1994). Las arañas entran, sin duda, en esta categoría: son muy abundantes y diversas en los ecosistemas terrestres, presentan gran diversidad ecológica y el conocimiento taxonómico a nivel de especie es muy pobre en la mayoría de los grupos y los datos sobre distribución son muy escasos (New, 1999). Si los inventarios no son completos, la comparación directa de los mismos no es posible, aunque el esfuerzo de muestreo desplegado en cada uno de ellos sea idéntico. Ésta es una cuestión que pasa desapercibida a muchos investigadores, y abundan los trabajos en los cuales se compara directamente el número bruto de especies obtenido a partir de los muestreos de campo. Esta práctica suele, por tanto, producir resultados erróneos (Gotelli & Colwell, 2001) y debe evitarse.

Como el número de especies aumenta con el tamaño de la muestra, tradicionalmente se ha considerado que, para poder hacer comparaciones entre valores de riqueza, se debían comparar idénticos tamaños muestrales (es decir, igual número de individuos) (ver Magurran, 1988). Como muchas veces es imposible contar con este requisito, la rarefacción se impuso como un método ampliamente utilizado. Esta técnica, desarrollada por Sanders (1968) y corregida posteriormente por Hulbert (1971), calcula el número de especies esperadas en el caso de que todas las muestras poseyeran el mismo número de individuos capturados. La curva de Coleman es otra manera matemáticamente distinta, pero similar en los resultados a la fórmula probabilística de Hulbert, para rareficar (Coleman, 1981; Gray, 2002). La rarefacción, sin embargo, parte de dos asunciones básicas que ponen en duda su utilidad. Por una parte, asume que los individuos se distribuyen al azar en el ecosistema y que las colectas son muestras aleatorias de esos individuos (Hulbert, 1971; Gray, 2002); dicho de otra forma, que todos los individuos tienen la misma probabilidad de ser capturados en el área de estudio y con los métodos empleados. Sin embargo, sesgos debidos a aspectos puramente metodológicos, como la técnica de muestreo empleada, pueden provocar que ciertas especies sean más propicias a ser capturadas que otras. Además, raramente los biólogos muestrean individuos aleatoriamente, más bien sitúan unidades de muestreo al azar y todos los individuos capturados se consideran conjuntamente como una muestra (Gotelli & Colwell, 2001). También, el efecto temporal a distintas escalas es esencial a la hora de determinar las probabilidades relativas de captura de las diferentes especies. La distinta actividad diaria de las especies puede provocar que la hora a la que muestreemos afecte a la probabilidad de captura de éstas. De la misma manera, a una mayor escala temporal, la época del año influirá según las diferentes fenologías, que provocan que las probabilidades relativas de captura de las especies varíen según la fecha del muestreo. Por otra parte, la rarefacción también asume que las relaciones de dominancia no varían con el aumento del tamaño muestral, premisa que no tiene por qué cumplirse en todas las taxocenosis (ver Gray, 2002). Además, si las taxocenosis que comparamos difieren en los patrones relativos de abundancia de las especies, la rarefacción puede alterar el rango de riqueza de éstas (Gotelli & Colwell, 2001). La rarefacción tiene también las desventajas de desaprovechar información, ya que se toma como medida para comparar las muestras el menor número de individuos colectados, y que debería usarse para comparar hábitats similares (Krebs, 1989).

La valoración de la calidad de los inventarios mediante el estudio de las curvas de acumulación de especies, o curvas de colecta, es una aproximación más correcta al problema (Gray, 2002), y es la metodología que vamos a explicar en este trabajo.

¿Qué es una curva de colecta de especies y para qué sirve?

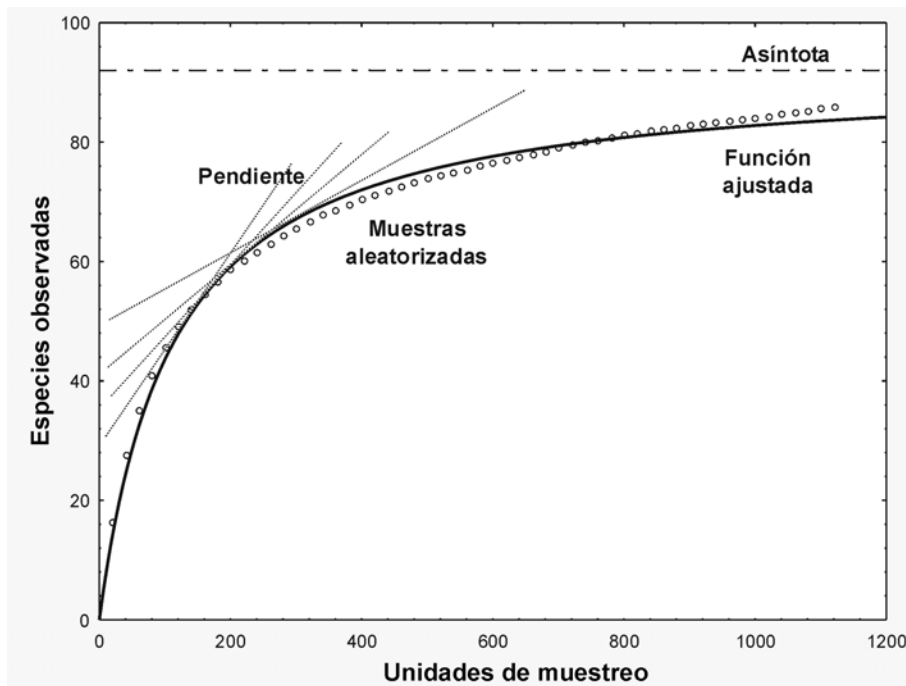
En una curva de colecta de especies, la incorporación de nuevas especies al inventario se relaciona con alguna medida del esfuerzo de muestreo (véase más adelante). Cuanto mayor sea este esfuerzo, mayor será el número de especies colectadas. Al principio, se colectan sobre todo especies comunes, y la adición de especies al inventario se produce rápidamente; por tanto, la pendiente de la curva comienza siendo elevada (figura 1). A medida que prosigue el muestreo son las especies raras, así como los individuos de especies provenientes de otros lugares, los que hacen crecer el inventario, por lo que la pendiente de la curva descende. El momento en el que esta pendiente descende a cero corresponde, teóricamente, con el número total de especies que podemos encontrar en la zona estudiada, con los métodos utilizados y durante el tiempo en el que se llevó a cabo el muestreo.

En este punto conviene puntualizar que el tamaño y la composición de un inventario de especies en un lugar determinado varía con el tiempo (ver Adler & Lauenroth, 2003) debido a una característica fundamental de la distribución espacial de las especies: sus rangos de distribución no son estables a lo largo del tiempo. Una especie puede ampliar o reducir su distribución en función de cambios en el ambiente. Además, determinadas especies pueden variar su fenología en función, por ejemplo, de las condiciones de un año determinado, pudiendo llegar a no emerger o ser detectables todos los años. Las arañas, por ejemplo, son un grupo que parecen presentar importantes tasas interanuales de recambio faunístico (New, 1999). Por otra parte, los individuos errantes (*vagrants*) son una fuente importante de sesgo en los inventarios (ver, por ejemplo, Dennis, 2001), ya que no pueden considerarse habitantes estrictos del área muestreada. Deben ser, no obstante, elementos importantes de la biodiversidad del lugar, ya que son responsables de parte de la resiliencia (capacidad de afrontar cambios) de los ecosistemas frente a variaciones en las condiciones ambientales. La importancia de las variaciones temporales de la riqueza de especies y de los *vagrants* dependerá de la escala espacial de trabajo y de las características espacio-ambientales del área de trabajo (grado de heterogeneidad ambiental, de aislamiento, de hostilidad ambiental frente al grupo taxonómico de estudio, etapa sucesional, etc.). Por tanto, conviene tener presente que un inventario real no llega a completarse nunca, por lo que la estima final del número de especies depende de la resolución temporal y espacial que empleemos en el muestreo; es fundamental que las estimas de riqueza especifiquen el área y periodo temporal de recogida de muestras (Adler & Lauenroth, 2003).

Las curvas de acumulación permiten 1) dar fiabilidad a los inventarios biológicos y posibilitar su comparación, 2) una mejor planificación del trabajo de muestreo, tras estimar el esfuerzo requerido para conseguir inventarios fiables, y 3) extrapolar el número de especies observado en un inventario para estimar el total de especies que estarían presentes en la zona (Lamas *et al.*, 1991; Soberón & Llorente, 1993; Colwell & Coddington, 1994; Gotelli & Colwell, 2001).

Los dos últimos puntos son inabordablemente mediante el empleo de la rarefacción. Para la estimación del número total de especies existentes en cada localidad en el supuesto teórico de que el esfuerzo de colecta realizado en ellas fuera máximo, se han desarrollado también los denominados estimadores no paramétricos, algoritmos que emplean proporciones de especies raras (*singletons* / *doubletons*, especies que sólo cuentan con uno o dos individuos respectivamente en todo el inventario, y *uniques* / *duplicates*, especies que aparecen en

Fig. 1. Curva de acumulación de especies. En el eje X se muestra el esfuerzo de muestreo efectuado (n ; unidades de esfuerzo). El eje Y representa el número de especies encontradas para cada nivel de muestreo dado (S_n). Círculos: curva aleatorizada (se muestra tan sólo una de cada 20 muestras). Línea continua: función de Clench ajustada a la curva ($S_n = [0,828 \cdot n / 1 + (0,009 \cdot n)]$). Las líneas de puntos son las sucesivas rectas tangentes a esta función según aumenta el esfuerzo de muestreo efectuado, es decir, la pendiente de la curva en cada nivel de esfuerzo. Finalmente, la línea horizontal de puntos y rayas marca la asíntota predicha por la función ($S_{total} = 91,99$ especies).



una o dos muestras respectivamente, independientemente del número de individuos que presenten en cada una de ellas) para estimar el número total, bajo el supuesto de que cuantas más especies raras haya, mayor será el número de especies que quedan por aparecer en el inventario. Estos estimadores tienen su base estadística en la matemática de las técnicas de estimación del número de clases a partir de muestras y de las técnicas de captura-recaptura (Bunge & Fitzpatrick, 1993; Chao, 1984 y 1987; Chao & Lee, 1992; Heltsche & Forrester, 1983; Smith & van Belle, 1984). Una asunción de estos estimadores no paramétricos es que la probabilidad de captura de las especies, aunque puede diferir entre ellas, debe mantenerse constante a lo largo de todo el estudio (Burnham & Overton, 1979). En trabajos de inventariado de larga duración y/o de un área extensa y heterogénea, y por la propia dinámica temporal y espacial de las especies, esta asunción es raramente aplicable. Además, los estimadores no paramétricos presentan un funcionamiento poco fiable en diversas situaciones: elevado número de especies raras, distribución agregada de los organismos, baja proporción de especies observadas frente al número real (Petersen & Meier, 2003). Las estimaciones de riqueza obtenidas con los estimadores no paramétricos no son ni precisas ni tampoco fáciles de interpretar por lo que su uso es, de momento, cuestionable (Petersen *et al.*, 2003; Chiarucci *et al.*, 2003).

Construcción de las curvas de acumulación

Al construir una curva de acumulación de especies lo primero que debemos decidir es la manera en la que vamos a cuantificar el esfuerzo de muestreo. El número medio de individuos colectados puede ser una medida indirecta del esfuerzo de muestreo: a mayor esfuerzo, mayor número de individuos capturados (a veces, las curvas de acumulación basadas en individuos son empleadas para rarificar y, por tanto, en ocasiones se las ha denominado curvas de rarefacción; esto adolece de los problemas ya comentados en la introducción). Sin embargo, si queremos aportar una serie de recomendaciones sobre la planificación del muestreo para otros investigado-

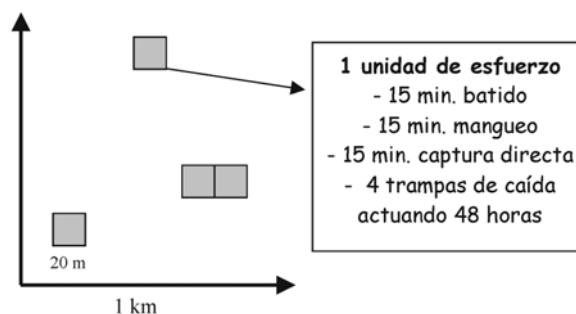


Fig. 2. Diagrama mostrando el diseño de muestreo para el inventariado de arañas de las familias Araneidae y Thomisidae desarrollado por Jiménez-Valverde & Lobo (2004). En una parcela de 1 km² se disponen al azar 20 puntos de muestreo de 20 x 20 m. En cada uno de ellos, un mismo investigador desarrolla cuatro metodologías diferentes de muestreo. Este conjunto de métodos, llevados a cabo en un punto de muestreo, representan una unidad de esfuerzo. Por tanto, en cada parcela se llevan a cabo 20 unidades de esfuerzo de muestreo, las cuales se grafican frente al número de especies acumuladas para construir las curvas de colecta y valorar el grado de fiabilidad de los inventarios de las distintas parcelas.

res, es preferible expresar el esfuerzo como unidades de muestreo (Moreno & Halfpeter, 2001). Las unidades de muestreo pueden ser horas de observación, número de trampas, etc. Otras veces son unidades más complejas, como las empleadas en Coddington *et al.* (1996), Toti *et al.* (2000) y Jiménez-Valverde & Lobo (2004), en donde cada unidad representa un conjunto complementario de métodos diferentes de muestreo, cada uno empleado durante un tiempo concreto y, en ocasiones, por personas diferentes (figura 2). Cuando contamos con fuentes de datos heterogéneas (datos procedentes de campañas de muestreo, citas bibliográficas, especímenes

de colecciones públicas y privadas, etc.) sobre la fauna de una determinada zona, es posible agrupar estos datos en unidades más o menos equivalentes de esfuerzo de manera exitosa para poder evaluar así el inventario resultante (ver ejemplos y discusión de la aplicación de esta medida en Lobo & Martín-Piera, 2002; Hortal & Lobo, 2002).

Una vez decidida la unidad de esfuerzo que se va a emplear, la curva de acumulación de especies se construye representando el incremento en el número de especies añadidas al inventario según aumenta el esfuerzo de muestreo realizado. La forma de esta curva puede variar en función del orden en el que se consideran las diferentes muestras, o añadidos al inventario; sesgos temporales o espaciales en la distribución del esfuerzo de muestreo pueden tener un efecto en la forma de la curva. En realidad, un conjunto de datos puede dar lugar a toda una familia de curvas según el orden que se den las muestras. Por ello, es necesario un proceso previo de 'suavizado' de la curva, en el que el orden de entrada de las unidades de esfuerzo de muestreo (n) es aleatorizado y el número medio de especies (S_n) calculado para los valores de n comprendidos entre 1 y el número total de unidades de esfuerzo (Colwell, 2000). De esta manera, obtenemos la 'curva ideal' o el promedio estadístico de adición de especies con el aumento del esfuerzo. El programa EstimateS (Colwell, 1997 y 2000), de manejo sencillo, ha sido desarrollado para este propósito.

Para evaluar la calidad del muestreo debemos encontrar una función que describa su curva de acumulación (ver figura 1). Se han propuesto varias funciones diferentes para modelizar la relación entre el esfuerzo de muestreo y el número de especies encontrado (Soberón & Llorente, 1993; Colwell & Coddington, 1994), siendo las más utilizadas la función exponencial negativa y la ecuación de Clench (Fagan & Kareiva, 1997; Moreno & Halffter, 2000). Otras funciones, empleadas en la literatura que trata sobre la relación especies-área y procedentes de campos de trabajo muy dispares (ver Flather, 1996 y Tjørve, 2003), pueden también ajustarse a las curvas de acumulación. Aunque en la relación especies-área no se tiene en cuenta la identidad de las especies, es decir, no se grafican las especies *acumuladas* sino el *total* encontrado cada vez que se muestrea un área más extensa, la forma de estas curvas y la de las curvas de acumulación son similares y, por tanto, pueden describirse con las mismas funciones.

La ecuación de Clench es el modelo más utilizado y ha demostrado un buen ajuste en la mayoría de las situaciones reales y para con la mayoría de los taxones (Araneae: Jiménez-Valverde & Lobo, 2004. Spingidae: León-Cortes *et al.*, 1998. Papilionoidea & Hesperioidea: Soberón & Llorente, 1993; Hortal *et al.*, 2004; Jiménez-Valverde *et al.*, 2004. Heterocera: Ricketts *et al.*, 2002. Chiroptera: Moreno & Halffter, 2000). Esta ecuación no es sino la versión adaptada al problema del esfuerzo de muestreo de la ecuación de Michaelis-Menten, que describe la cinética de las reacciones catalizadas por enzimas (ver, por ejemplo, Lehninger *et al.*, 1995). Al igual que ocurre en el proceso de inventario, la velocidad de reacción disminuye conforme las moléculas de enzima disponibles se van adhiriendo a las moléculas del sustrato, y el sistema se va 'saturando' hacia una asíntota marcada por la cantidad de enzimas disponibles. La ecuación de Clench está recomendada para estudios en sitios de área extensa y para protocolos en los que, cuanto más tiempo se pasa en el campo (es decir, cuanta más experiencia se gana con el método de muestreo y con el grupo taxonómico), mayor es la probabilidad de añadir nuevas especies al inventario (Soberón & Llorente, 1993). Su expresión matemática es:

$$S_n = a \cdot n / (1 + b \cdot n)$$

Si la zona de muestreo es relativamente pequeña o el grupo taxonómico es bien conocido, entonces todas las especies tienen una alta probabilidad de ser encontradas. En este caso, se recomienda el empleo del modelo exponencial negativo (Soberón & Llorente, 1993):

$$S_n = (a[1 - \exp(-b \cdot n)]) / b$$

En ambas funciones, a es la tasa de incremento de nuevas especies al comienzo del inventario y b es un parámetro relacionado con la forma de la curva. El ajuste de estas funciones se realiza mediante estimación no lineal, existiendo varios métodos iterativos de ajuste que van desde los más simples, como el algoritmo de Quasi-Newton basado en las derivadas primera y segunda de la *loss function* (función que describe el error en el ajuste del modelo a los datos observados), hasta métodos más complejos y robustos como, por ejemplo, el algoritmo de Simplex, de Simplex & Quasi-Newton o de Hooke-Jeeves (este último recomendado para cuando los dos anteriores no producen buenos ajustes), todos ellos basados en procedimientos geométricos para minimizar la *loss function* (ver StatSoft, 2001).

Es aconsejable realizar una prueba preliminar, ajustando diferentes funciones, para determinar qué modelo se ajusta mejor a las comunidades del taxón estudiado y la unidad de esfuerzo de muestreo utilizada. Esta evaluación puede realizarse mediante la comparación de los coeficientes de determinación (R^2) (que es una medida descriptiva de la proporción de varianza explicada por la función; sus valores van de 0 a 1, más próximos a este último cuanto mejor se ajuste la función a los datos), el análisis visual de los residuos (diferencias entre los valores observados de riqueza y los valores estimados; ver Flather, 1996) y el análisis de la suma de los cuadrados de los residuos (ver Motulsky & Christopoulos, 2003).

La asíntota de la curva, es decir, el número total de especies predicho por ella, se calcula como a/b en los modelos exponencial negativo y de Clench (ver figura 1). Si los inventarios con los que trabajamos son relativamente precisos, el valor de la asíntota puede ser empleado en sustitución del número total observado de especies, es decir, el obtenido en el muestreo de campo, mejorando los resultados del estudio en cuestión mediante el uso de datos más exactos y realistas. Hortal *et al.* (2004) desarrollan un modelo predictivo de la riqueza de especies de mariposas para Portugal usando las estimaciones de la ecuación de Clench como variable dependiente en lugar de la riqueza observada, y producen un modelo más consistente y con menor error en la predicción.

A menos que se alcance el número asíntótico de especies (ver Anexo II), no existen criterios objetivos que permitan decidir cuándo se considera un inventario lo suficientemente completo. Los investigadores suelen establecer límites arbitrarios para determinar si los muestreos han sido lo suficientemente exhaustivos. Para ello se puede calcular la proporción inventariada del total de la fauna, dividiendo el número de especies observado en cada momento por el predicho por la asíntota. En general, para la ecuación de Clench y con el número de individuos o de registros en una base de datos como unidad de esfuerzo, a partir de proporciones superiores al 70% las estimas de la riqueza asíntótica se hacen estables (J. Hortal & J. M. Lobo, datos no publicados).

Una segunda opción es utilizar la pendiente de la curva en cada punto. El valor de esta pendiente determina la tasa de entrada de nuevas especies en el inventario con la unidad de esfuerzo elegida. Según el inventario se va completando, se va haciendo cada vez menos frecuente registrar la presencia de una especie nueva, por lo que la pendiente de la curva decrece. A la vez, según esta pendiente va disminuyendo, es necesario

un esfuerzo de muestreo cada vez mayor para añadir un número significativo de especies al inventario, y, por lo tanto, el balance entre los costes (esfuerzo adicional) y las ganancias (número de nuevas especies) se va haciendo cada vez menos favorable. Las especies que pueden faltar aún por encontrar serán probablemente especies localmente raras, o individuos errantes en fase de dispersión, procedentes de poblaciones estables externas a la unidad del territorio estudiada (ver Moreno & Halfpeter, 2000). Para la ecuación de Clench, y empleando como unidad de esfuerzo individuos o registros de una base de datos, el inventario puede considerarse suficientemente fiable, a pesar de ser aún incompleto, cuando la pendiente se hace aproximadamente $<0,1$ (J. Hortal & J. M. Lobo, datos no publicados).

La pendiente de la curva se puede calcular fácilmente como la de la recta tangente en cada punto (representadas en la figura 1), es decir, la primera derivada de la función ajustada. La expresión de la derivada de la ecuación de Clench es:

$$a/(1+b \cdot n)^2$$

y la de la exponencial negativa:

$$a \cdot \exp(-b \cdot n)$$

A la hora de planificar un muestreo resulta interesante conocer el esfuerzo de muestreo necesario para registrar una determinada proporción de la fauna n_q , donde $q = S_n/(a/b)$. Para la función de Clench:

$$n_q = q/[b \cdot (1-q)]$$

Como ya se comentó anteriormente, a medida que avanzamos en el proceso de inventariado se hace más complicado encontrar las especies que faltan. Por tanto, el esfuerzo de muestreo necesario para encontrar más especies se eleva a medida que la curva se acerca a la asíntota, lo que nos obliga a llegar a un compromiso entre el esfuerzo que se puede invertir en el trabajo de inventariado y la proporción de fauna encontrada. Esta planificación es útil para maximizar los resultados en función de los costes del muestreo.

En el Anexo I se presenta un ejemplo práctico, paso a paso, del proceso de construcción de una curva de acumulación de especies y del análisis de los resultados.

El caso concreto de la fauna arcnológica (Araneae)

El inventario de la fauna de arañas no es una tarea sencilla. Si trabajamos con varios grupos ecológicamente distintos (por ejemplo, arañas errantes y arañas de tela), se hace necesario emplear diferentes métodos de muestreo de manera complementaria. Además, en los inventarios de arañas el número de especies raras, es decir, especies que aparecen en bajo número o en escaso número de muestras, suele ser elevado (New, 1999). De hecho, en ninguno de los trabajos en los que se estudia la calidad de los inventarios de arañas se consigue registrar la totalidad de las especies; las curvas de acumulación suelen quedar lejos de la asíntota (Edwards, 1993; Samu & Lövei, 1995; Coddington *et al.*, 1996; Brennan *et al.*, 1999; Toti *et al.*, 2000; Sørensen *et al.*, 2002). Por ejemplo, los

inventarios de Coddington *et al.* (1996), Toti *et al.* (2000) y Sørensen *et al.* (2002) registran unos porcentajes de *singletons* (especies con 1 individuo) del 29, 34 y 19 % respectivamente. Cuando el protocolo de muestreo es más sencillo, el número de especies raras puede aumentar todavía más; Brennan *et al.* (1999) emplean únicamente trampas de caída y registran un 64 % de *singletons*. Si, además del problema de las especies raras, tenemos en cuenta que conviene emplear protocolos sencillos, rápidos y económicos, nos encontramos ante un reto de considerables dimensiones. Debido a estas dificultades, las curvas de acumulación pueden ser una herramienta muy útil para valorar la calidad y comparar inventarios arcnológicos.

Una forma de abordar el problema, tal y como recomiendan Sørensen *et al.* (2002), consiste en centrar el esfuerzo en unas pocas familias o gremios, desarrollando protocolos específicos de tal manera que el problema de las especies raras se minimice. No obstante, dependiendo del grupo elegido, la tarea de inventariado seguirá siendo compleja. Jiménez-Valverde & Lobo (2004) demuestran cómo la fauna de Araneidae y Thomisidae en parcelas de 1 km² puede ser inventariada de forma fiable, obteniendo listados comparables y rigurosos. Por el contrario, la familia Salticidae es un grupo más complejo, con una gran abundancia de especies raras. En esta familia, el inventariado en parcelas de 1 km² dista mucho de ser completo invirtiendo un esfuerzo de muestreo similar al de araneidos y tomisidos (A. Jiménez-Valverde, datos no publicados; ver figura 3).

A modo de conclusión

Las curvas de colecta son una herramienta importante en los estudios sobre biodiversidad (Moreno & Halfpeter, 2000; Willott, 2001). La simplicidad de la metodología y de los supuestos que las sustentan, así como las cada vez más numerosas evidencias de su buen funcionamiento, hacen de las curvas un método sencillo y robusto para la valoración de la calidad de los inventarios biológicos. Cuando trabajamos con arañas, grupo en el que abundan las especies raras y en el que es prácticamente imposible conseguir inventarios completos a pesar de invertir una gran cantidad de esfuerzo de muestreo, es necesario estandarizar los valores obtenidos durante el muestreo. Un método idóneo para esta tarea, tanto por su eficacia, como por la sencillez de su aplicación, es el empleo de las curvas de acumulación. Con un poco de esfuerzo adicional en el análisis de nuestros datos de campo, los resultados de los inventarios mejorarán sensiblemente tanto en las conclusiones obtenidas de su estudio, en su validez científica, así como en su utilidad para el estudio y conservación de la biodiversidad.

Agradecimiento

Este trabajo se engloba dentro del proyecto DGICYT REN-2001-1136/GLO. Ambos autores disfrutaron de sendas becas predoctorales Museo Nacional de Ciencias Naturales/ CSIC/ Comunidad de Madrid. Los comentarios de Jorge M. Lobo y Marcos Méndez ayudaron a mejorar sustancialmente el manuscrito.

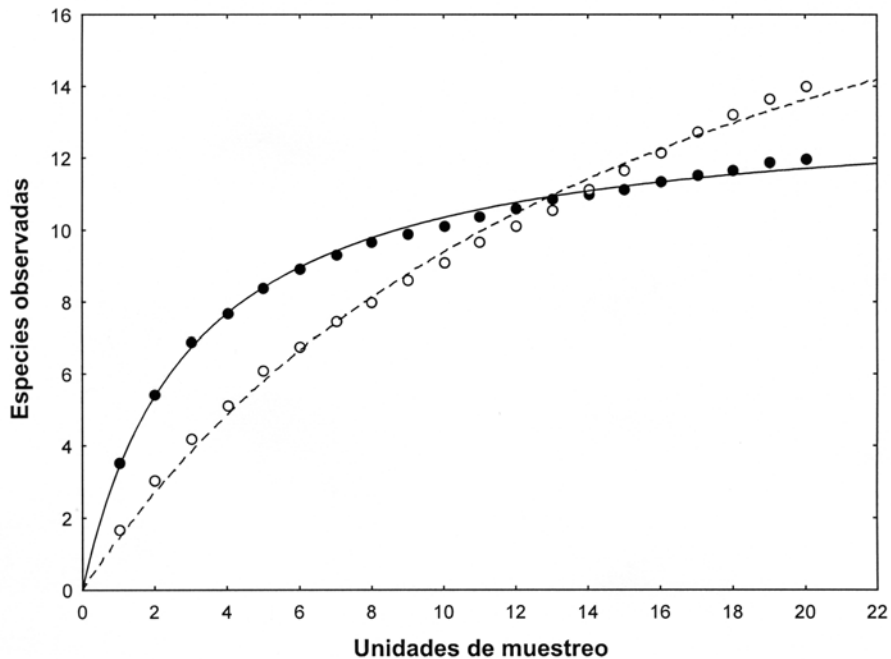


Fig. 3. Curvas de acumulación de especies para el inventario de Araneidae + Thomisidae y Salticidae en una parcela de 1 km² en un coscojar del centro de la Península Ibérica durante la primera semana de Junio de 2003 (A. Jiménez-Valverde, datos no publicados), efectuadas con EstimateS 5.01 (Colwell, 1997) (●, Araneidae y Thomisidae; ○, Salticidae). Cada unidad de esfuerzo de muestreo consistía en 4 trampas de caída activas durante 48 horas, manguero durante 15 minutos y batido durante otros 15 minutos en cuadrados de 400 m² dispuestos al azar en la parcela. Se ha ajustado la ecuación de Clench a ambas curvas de colecta (Araneidae y Thomisidae: $S_{obs}=12$; $R^2=0,996$, $a/b=13,5$, $pendiente=0,08$; Salticidae: $S_{obs}=14$; $R^2=0,994$, $a/b=24,8$, $pendiente=0,3$). Mientras que el inventario de Araneidae y Thomisidae puede considerarse riguroso y fiable, el inventario de Salticidae dista mucho de ser completo. Es más, la estimación de la función de Clench es poco fiable debido a la elevada pendiente al final de la curva. Los resultados de este último inventario han de ser tomados con suma cautela a la hora de sacar conclusiones sobre la riqueza del lugar y de establecer comparaciones faunísticas.

Bibliografía

- ADLER, P. B. & W. K. LAUENROTH 2003. The power of time: spatiotemporal scaling of species diversity. *Ecol. Lett.*, **6**: 749-756.
- BRENNAN, K. E. C., J. D. MAJER & N. REYGAERT 1999. Determination of an optimal trap size for sampling spiders in a Western Australian Jarrah forest. *J. Insect Conserv.*, **3**: 297-307.
- BUNGE, J. & M. FITZPATRICK 1993. Estimating the number of species: a review. *J. Am. Stat. Assoc.*, **88**: 364-373.
- BURNHAM, K. P. & W. S. OVERTON 1979. Robust estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. *Ecology*, **60**: 927-936.
- CHAO, A. 1984. Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scand. J. Statist.*, **11**: 265-270.
- CHAO, A. 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics*, **43**: 783-791.
- CHAO, A. & S.-M. LEE 1992. Estimating the number of classes via sample coverage. *J. Am. Stat. Assoc.*, **87**: 210-217.
- CHIARUCCI, A., N. J. ENRIGHT, G. L. W. PERRY, B. P. MILLER & B. B. LAMONT 2003. Performance of nonparametric species richness estimators in a high diversity plant community. *Divers. Distrib.*, **9**: 283-295.
- CODDINGTON, J. A., L. H. YOUNG & F. A. COYLE 1996. Estimating spider species richness in a southern Appalachian cove hardwood forest. *J. Arachnol.*, **24**: 111-128.
- COLEMAN, B. D. 1981. On random placement and species-area relations. *Math. Biosci.*, **54**: 191-215.
- COLWELL, R. K. 1997. *EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples* (Software and User's Guide), Versión 5.01. Disponible en <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>
- COLWELL, R. K. 2000. *EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples*

- (Software and User's Guide), Versión 6.0. Disponible en <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>
- COLWELL, R. K. & J. A. CODDINGTON 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. Royal Soc. London B*, **345**: 101-118.
- DENNIS, R. L. H. 2001. Progressive bias in species status is symptomatic of fine-grained mapping units subject to repeated sampling. *Biodiv. Conserv.*, **10**: 483-494.
- EDWARDS, R. L. 1993. Can the species richness of spiders be determined? *Psyche*, **100**: 185-208.
- FAGAN, W. F. & P. M. KAREIVA 1997. Using compiled species lists to make biodiversity comparisons among regions: a test case using Oregon butterflies. *Biol. Conserv.*, **80**: 249-259.
- FLATHER, C. H. 1996. Fitting species-accumulation functions and assessing regional land use impacts on avian diversity. *J. Biogeogr.*, **23**: 155-168.
- GASTON, K. J. 1996a. Species richness: measure and measurement. En K. J. Gaston (ed.). *Biodiversity. A Biology of Numbers and Difference*. Blackwell Science.
- GASTON, K. J. 1996b. What is biodiversity? En K. J. Gaston (ed.). *Biodiversity. A Biology of Numbers and Difference*. Blackwell Science.
- GOTELLI, N. J. & R. K. COLWELL 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Lett.*, **4**: 379-391.
- GRAY, J. S. 2002. Species richness of marine soft sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **244**: 285-297.
- HAMMOND, P. M. 1994. Practical approaches to the estimation of the extent of biodiversity in speciose groups. *Phil. Trans. Royal Soc. London B* **345**: 119-136.
- HELTSHE, J. F. & N. E. FORRESTER 1983. Estimating species richness using the Jackknife procedure. *Biometrics*, **39**: 1-11.
- HORTAL, J. & J. M. LOBO 2002. Una metodología para predecir la distribución espacial de la diversidad biológica. *Ecología (n.s.)*, **16**: 151-178 + 14 figuras.
- HORTAL, J., P. GARCÍA-PEREIRA & E. GARCÍA-BARROS 2004. Butterfly species richness in mainland Portugal: Predictive models of geographic distribution patterns. *Ecography*, en prensa.
- HULBERT, S. H. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, **52**: 577-585.
- JIMÉNEZ-VALVERDE, A. & J. M. LOBO 2004. Determining a combined sampling procedure for a reliable estimation of Araneidae and Thomisidae assemblages (Arachnida: Araneae). *J. Arachnol.*, en prensa.
- JIMÉNEZ-VALVERDE, A., J. MARTÍN CANO & M. L. MUNGUIRA 2004. Patrones de diversidad de la fauna de mariposas del Parque Nacional de Cabañeros y su entorno (Ciudad Real, España central) (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea). *Anim. Biodivers. Conserv.*, **27**, en prensa.
- KREBS, C. J. 1989. *Ecological Methodology*. HarperCollins, Nueva York.
- LAMAS, G., R. K. ROBBINS & D. J. HARVEY 1991. A preliminary survey of the butterfly fauna of Pakitza, Parque Nacional del Manu, Peru, with an estimate of its species richness. *Publ. Mus. Hist. nat. UNMSM (A)*, **40**: 1-19.
- LEHNINGER, A. L., D. L. NELSON & M. M. COX 1995. *Principios de Bioquímica*. Ediciones Omega, Barcelona.
- LEÓN-CORTÉS, J. L., J. SOBERÓN-MAINERO & J. LLORENTE-BOUSQUETS 1998. Assessing completeness of Mexican sphinx moth inventories through species accumulation functions. *Divers. Distrib.*, **4**: 37-44.
- LOBO, J. M. & F. MARTÍN-PIERA 2002. Searching for a predictive model for species richness of Iberian dung beetle based on spatial and environmental variables. *Conserv. Biol.*, **16**: 158-173.
- MAGURRAN, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey.
- MORENO, C. E. & G. HALFFTER 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *J. Appl. Ecol.*, **37**: 149-158.
- MORENO, C. E. & G. HALFFTER 2001. On the measure of sampling effort used in species accumulation curves. *J. Appl. Ecol.*, **38**: 487-490.
- MOTULSKY, H. J. & A. CHRISTOPOULOS 2003. *Fitting Models to Biological Data using Linear and Nonlinear Regression. A practical guide to curve fitting*. GraphPad Software Inc., San Diego CA. Disponible en <http://www.graphpad.com>
- NEW, T. R. 1999. Untangling the web: spiders and the challenges of invertebrate conservation. *J. Insect Conserv.*, **3**: 251-256.
- PETERSEN, F. T. & R. MEIER 2003. Testing species-richness estimation methods on single-sample collection data using the Danish Diptera. *Biodiv. Conserv.*, **12**: 667-686.
- PETERSEN, F. T., R. MEIER & M. N. LARSEN 2003. Testing species richness estimation methods using museum label data on the Danish Asilidae. *Biodiv. Conserv.*, **12**: 687-701.
- RICKETTS, T. H., G. C. DAILY & P. R. EHRLICH 2002. Does butterfly diversity predict moth diversity? Testing a popular indicator taxon at local scales. *Biol. Conserv.*, **103**: 361-370.
- SAMU, F. & G. L. LÖVEI 1995. Species richness of a spider community (Araneae): extrapolation from simulated increasing sampling effort. *Eur. J. Entomol.*, **92**: 633-638.
- SANDERS, H. L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *Am. Nat.*, **102**: 243-282.
- SMITH, E. P. & G. VAN BELLE 1984. Nonparametric estimation of species richness. *Biometrics*, **40**: 119-129.
- SOBERÓN, J. & J. LLORENTE 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conserv. Biol.*, **7**: 480-488.
- SØRENSEN, L. L., J. A. CODDINGTON & N. SCHARFF 2002. inventorying and estimating subcanopy spiders diversity using semiquantitative sampling methods in an afro-montane forest. *Environ. Entomol.*, **31**: 319-330.
- STATSOFT 2001. *STATISTICA (data analysis software system and computer program manual)*. Versión 6. StatSoft, Inc., Tulsa, OK.
- TJØRVE, E. 2003. Shapes and functions of species-area curves: a review of possible models. *J. Biogeogr.*, **30**: 827-835.
- TOTI, D. S., F. A. COYLE & J. A. MILLER 2000. A structured inventory of Appalachian grass bald and heath bald spiders assemblages and a test of species richness estimator performance. *J. Arachnol.*, **28**: 329-345.
- WILLOTT, S. J. 2001. Species accumulation curves and the measure of sampling effort. *J. Appl. Ecol.*, **38**: 484-486.

Anexo I: Ejemplo práctico de construcción de una curva de acumulación de especies, ajuste de la función descriptiva y análisis de los resultados

Para ilustrar el proceso de construcción de una curva de acumulación de especies y el ajuste de la función que la describe, vamos a realizar un ejemplo con el inventario de las arañas de las familias Araneidae y Thomisidae en un coscojar del centro de la Península Ibérica durante la primera semana de Junio de 2003. La metodología de muestreo se ilustra en la figura 2 del texto principal (ver Jiménez-Valverde & Lobo, 2004 para más detalles). Los datos son reales, de tal manera que el lector puede realizar, en su propio ordenador, todo el proceso a partir de la matriz original (figura 4). Los pasos a seguir son los siguientes:

- 1 Primeramente debemos construir la matriz de datos (figura 4), una matriz en la que las filas representan las especies y las columnas las unidades de esfuerzo de muestreo. Esta matriz puede contener datos de abundancia o, simplemente, presencias (1) y ausencias (0), ya que la curva de acumulación únicamente representa la adición de especies, independientemente del número de individuos que aporten. El archivo se guarda en formato TXT (en, por ejemplo, el Bloc de Notas de Windows).
- 2 El archivo se carga en el programa EstimateS y se introduce el número de aleatorizaciones deseadas (recomendamos un mínimo de 100).
- 3 De la tabla de resultados (figura 5) nos interesan las dos primeras columnas: el número de muestras y el número de especies promedio acumuladas.
- 4 Estos resultados se exportan a un programa de tratamiento estadístico de datos y se accede al módulo de Estimación No Lineal (figura 6).
- 5 En el submódulo que permite al usuario introducir un modelo matemático concreto (figura 7), se escribe la función deseada según la notación específica del programa empleado. En este ejemplo ajustaremos el modelo de Clench.
- 6 Seguidamente se selecciona el método de ajuste o de estimación de los parámetros del modelo (figura 8).

Emplearemos el método de Simplex and Quasi Newton.

- 7 En los resultados obtenemos, entre otras cosas (figura 9):
 - i) El coeficiente de determinación (R^2). Un valor de 0.9956, cercano a 1, indica un buen ajuste del modelo.
 - ii) Los parámetros de la función, a (4.46) y b (0.33).
 - iii) La gráfica de la función ajustada a los datos.
- 8 Ahora podemos evaluar la calidad del inventario calculando la pendiente al final de la curva:

$$\text{para Clench, pendiente (en un punto } n) = a/(1+b \cdot n)^2 \\ \text{por tanto, } 4.46/(1+0.33 \cdot 20)^2 = 0.077$$

Esta pendiente, menor de 0.1, nos indica que hemos logrado un inventario bastante completo y altamente fiable. La proporción de fauna registrada también nos da idea de la calidad del inventario:

$$S_{\text{obs}}/(a/b) = 12/(4.46/0.33) = 0.89 = 89\%$$

Por otra parte, podemos estimar el esfuerzo de muestreo necesario para registrar una determinada proporción de la fauna (n_q), muy útil a la hora de planificar un trabajo de muestreo. En este ejemplo, si quisiéramos registrar un 95% de la fauna:

$$n_{0.95} = 0.95/[0.33 \cdot (1-0.95)] = 57.6$$

Es decir, deberíamos de llevar a cabo 57.6 unidades de esfuerzo de muestreo. A medida que el inventario se va completando se hace más difícil capturar especies nuevas; cuando los inventarios poseen un alto grado de fiabilidad, el esfuerzo necesario para aumentar la proporción de fauna encontrada puede ser desproporcionadamente elevado. En el ejemplo, es muy probable que la relación entre el coste (temporal, económico, humano) y la mejora en los resultados no compense; hay que realizar 38 unidades de esfuerzo más para aumentar el conocimiento en, tan solo, un 6%.

Anexo II: Glosario

Algoritmo: Conjunto ordenado y finito de operaciones que permite hallar la solución de un problema.

Asíntota: Línea recta que, prolongada indefinidamente, se acerca de continuo a una curva *sin llegar nunca a encontrarla*. Aunque desde un punto de vista matemático estricto esto es así, es decir, nunca una función asíntótica alcanza su asíntota sino que cada vez se acerca más a ella, *infinitamente*, a efectos prácticos en el texto consideramos que este valor asíntótico puede ser alcanzado por la función.

Función: Regla matemática entre dos conjuntos que asigna a cada miembro del primero otro miembro del segundo.

Modelizar: ajustar una realidad a un modelo.

Modelo: Esquema teórico, generalmente en forma matemática, de un sistema o una realidad compleja, que se elabora para facilitar su comprensión y el estudio de su comportamiento.

Parámetro: variable que, en un conjunto de elementos, sirve para identificar cada uno de ellos mediante su valor numérico.

Pendiente (de una curva en un punto): ángulo de la recta tangente a la curva en ese punto (equivalente al valor de la primera derivada de la función de la curva en ese punto).

Tasa: relación entre dos magnitudes.

Taxocenosis: conjunto de poblaciones pertenecientes a un mismo grupo taxonómico que cohabitan en un lugar y momento determinados.

AraneidaeThomisidae

12 20

```

2 1 1 2 1 3 0 1 0 1 0 1 0 2 0 1 1 0 1 0
2 1 0 0 1 0 1 0 1 0 0 2 1 1 0 0 0 1 0 0
1 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
5 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0 3 3 2 2 2 6 0 0 0
1 1 2 1 0 2 1 1 2 2 1 4 3 0 2 2 0 0 0 1
0 2 0 0 0 1 1 0 2 0 0 0 2 0 0 0 0 0 0 0
0 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0
0 0 2 0 0 0 0 1 1 0 1 2 0 0 0 0 1 0 1 0
0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 2 0 2 0 0 0 1 0 0
0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0
0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0
    
```

Fig. 4. Matriz de datos en formato TXT. La primera fila lleva el nombre del archivo, la segunda el número de especies (12) y de muestras (20), y las siguientes corresponden a las diferentes especies. Cada columna es una unidad de muestreo. Las cifras deben ir separadas por tabulaciones. En este caso concreto, la matriz contiene datos de abundancia.

Samples	Sobs	S
1	3.53	
2	5.44	
3	6.88	
4	7.71	
5	8.42	
7	9.31	
9	9.91	
10	10.13	
11	10.39	
12	10.6	
13	10.86	
14	11.02	
15	11.14	
16	11.37	
17	11.52	
18	11.69	
19	11.87	
20	12	

Fig. 5. Tabla de resultados de EstimateS tras introducir el número de aleatorizaciones deseado. Las dos primeras columnas son, respectivamente, el número de unidades de esfuerzo de muestreo (*Samples*) y el número de especies promedio acumuladas (*Sobs*).

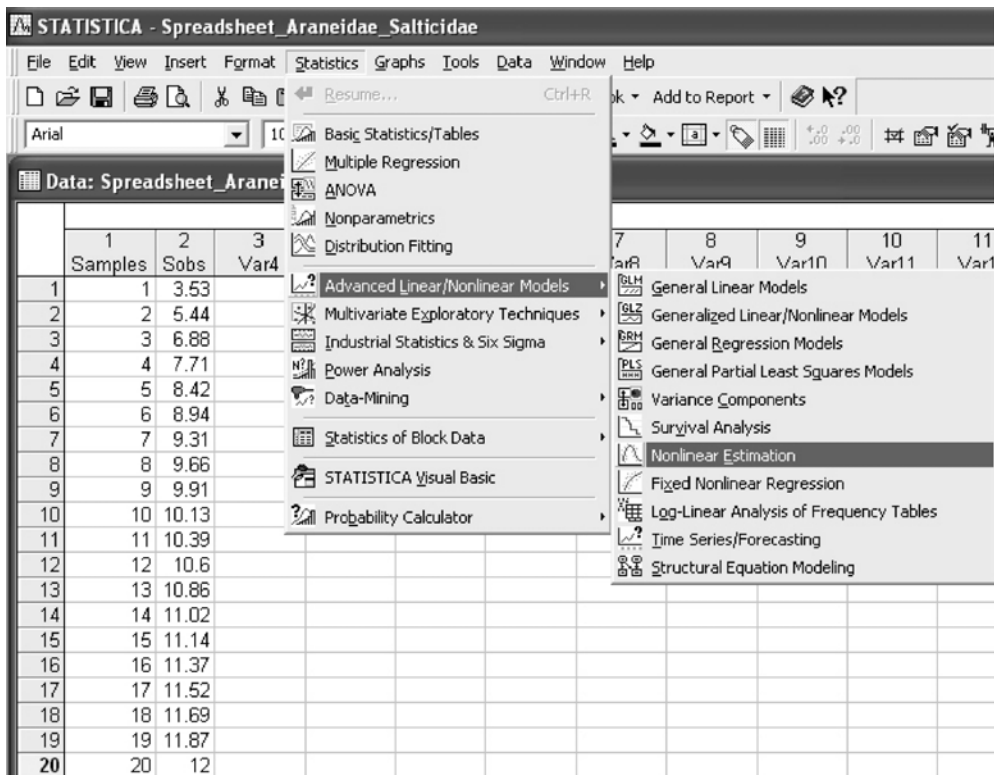


Fig. 6. Los resultados se exportan a un programa de tratamiento estadístico de datos (en este caso, STATISTICA) y se abre el módulo de Estimación No Lineal.

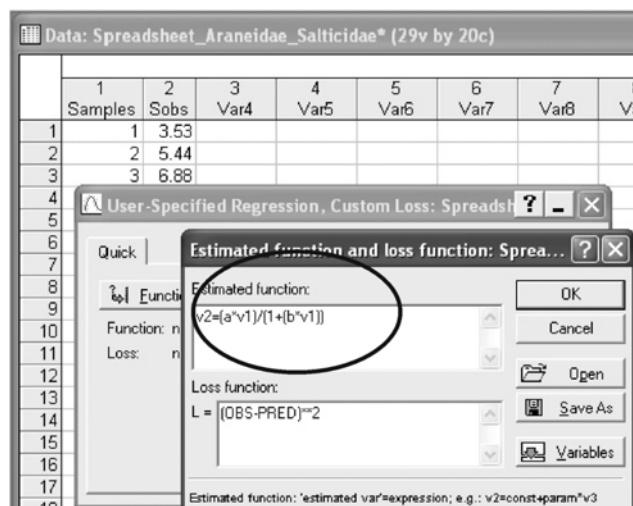
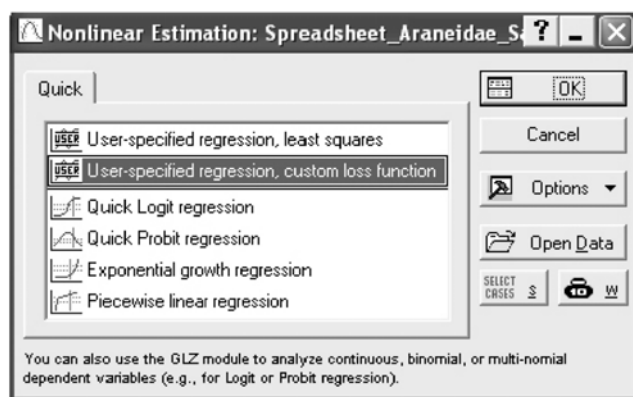


Fig. 7. Accedemos al submódulo de Modelo de Regresión Especificado por el Usuario e introducimos la función a ajustar; en este caso, el modelo de Clench.

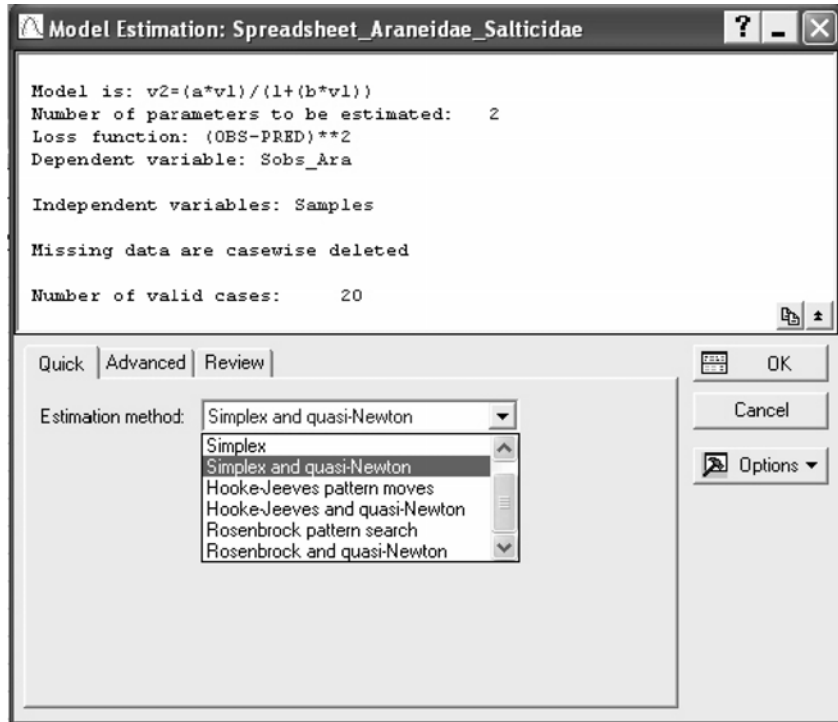


Fig. 8. Se selecciona el método de ajuste; en este caso, Simplex and Quasi-Newton.

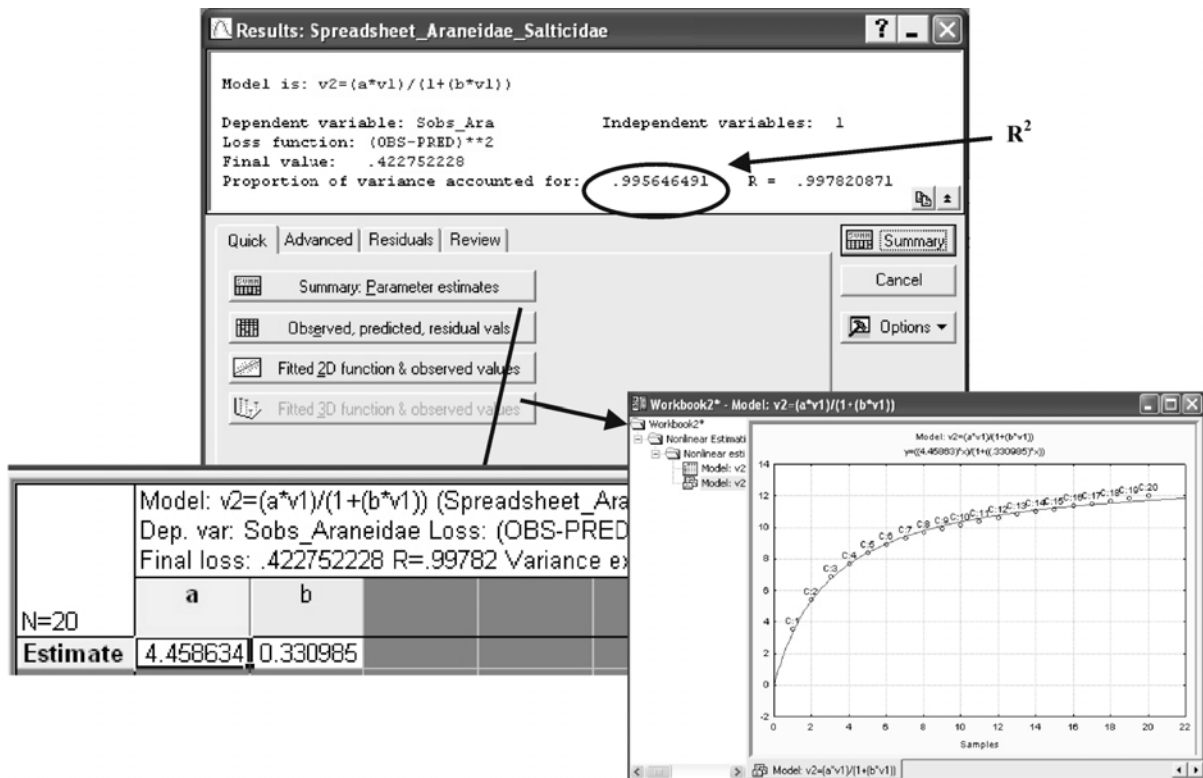


Fig. 9. Resultados obtenidos. Un R^2 cercano a 1 indica un buen ajuste del modelo a los datos. La gráfica de la función ajustada a los datos permite hacer una evaluación visual del proceso de inventariado y de su calidad. Los parámetros a y b nos permitirán calcular la pendiente al final de la curva para poder evaluar así, de una manera más precisa y objetiva, la calidad del inventario. También podremos calcular el esfuerzo necesario para registrar una determinada proporción de la fauna del lugar y, además, extrapolar el número total teórico de especies (a/b).