

El análisis de la comunidad: parámetros y evaluaciones de la diversidad biológica

Ernesto Velázquez Velázquez
Miguel Ángel Pérez Farrera
Angélica Chávez Cortazar¹

RESUMEN

Las medidas de diversidad y similitud (o disimilitud) son muy útiles en los estudios ecológicos porque intentan sintetizar estas interacciones en términos numéricos y son de gran interés cuando son utilizados para fines de comparación y como indicadores básicos en el manejo y conservación de los recursos. Se presenta un análisis sobre los principales descriptores utilizados en el análisis de las comunidades bióticas: riqueza, abundancia, diversidad y similitud. Así como los principales índices utilizados en su medición y evaluación.

Palabras clave: comunidad biológica, índices, riqueza, diversidad, similitud.

ABSTRACT

The measures of diversity and similarity (or dissimilarity) are very useful at ecological studies because they tried to summarize this interactions in numerical terms, specially when they are used like indicators at management and conservation of resources. An analysis about the principal estimators (richness, abundance, diversity and similarity) used at biotic community analysis is presented; as well as the main indexes used in their calculation and evaluation.

Key words: biotic community, indexes, richness, diversity, similarity.

INTRODUCCIÓN

La comunidad (llamada también comunidad biótica), es un nivel de la organización natural y es entendida, como el conjunto de organismos localizados en un área o hábitat definido y que interactúan directa o indirectamente, independientemente de su identidad taxonómica; las especies y el medio ambiente funcionan juntos, como un sistema ecológico o ecosistema. Así los patrones de interacción de los individuos definen la organización o estructura de una comunidad (Ricklefs, 1990).

Sin embargo, y como es usual en los estudios ecológicos, resulta casi imposible evaluar las interacciones que se dan a este nivel, por lo que cada investigador aborda el problema desde su área o campo de estudio; así el ictiólogo buscará entender los patrones que definen la estructura de la comunidad de peces, el mastozoólogo la de los mamíferos, el entomólogo la de los insectos (o un grupo de insectos) y así sucesivamente. Root (1967) (en Wootton, 1990), introdujo el concepto de ensamblaje (assemblage), para referirse al conjunto de organismos de la misma identidad taxonómica localizados en un área o hábitat determinado, independientemente de las interacciones que pudiesen darse.

Las comunidades naturales contienen un tremendo y desconcertante número de especies, tantas que de hecho, nadie ha identificado y catalogado todas las especies de plantas, animales y microorganismos, que se encuentran en cualquier área grande, por ejemplo una milla cuadrada de bosque amazónico o su con-

¹Escuela de Biología,

Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas,

Libramiento Norte poniente S/N. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.

er_velazquez@yahoo.com

trapatte oceánica. Los naturalistas han reconocido y distinguido siempre comunidades pobres en especies, como las dunas o charcos efímeros, donde suelen existir unas pocas especies dominantes, y comunidades ricas en especies, en las que apenas se puede hablar de especies dominantes o que destacan por encima de las otras, son buenos ejemplos de éstos, los arrecifes coralinos (Margalef, 1995), (el análogo de las selvas tropicales en ecosistemas terrestres). El mismo Wallace (Margalef, 1995) reconoció que la vida animal es mucho más abundante y variada en los trópicos que en otras partes del globo, esto mismo aplica también para plantas. Otros patrones de variación han sido ampliamente conocidos y documentados como el que ocurre sobre las islas o estas áreas más cercanas a los continentes.

DESCRIPTORES DE LA COMUNIDAD

Aunque existen muchas formas de describir la composición de especies de una comunidad, la diversidad de especies, característica única para el nivel de la comunidad dentro de la organización biológica, es una expresión de su estructura (Brower *et al.*, 1998). Como resultado se han diseñado y elaborado una serie de indicadores de la diversidad biológica, los cuales, han recibido una gran atención en las últimas décadas y son ampliamente utilizados para la evaluación de ambientes acuáticos, como consecuencia del renovado interés de las convenciones internacionales de conservación (Marie-Joelle y Trenkells, 2003).

Como es costumbre (y por limitaciones obvias), los estudios de diversidad ecológica se refieren tradicionalmente a los ensamblajes o *taxocenosis* en la terminología de Margalef (1995) (quien la refiere como aquella parte de la comunidad definida por su pertenencia a determinado grupo taxonómico). Para ello, usualmente, se considerarán los principales descriptores de la comunidad: riqueza, dominancia, diversidad y equidad.

MEDIDAS DE LA DIVERSIDAD

Idealmente, una medida de la diversidad de especies debería indicar la probabilidad de que un individuo de una especie se encuentre con otro de una especie diferente, sopesada por la naturaleza del encuentro (predación, competencia, simbiosis, etc.) (Wootton, 1990). La medida más simple de la diversidad biológica es la *riqueza específica*, que se refiere al conteo del número de especies presentes en un área, sitio, o localidad dada. En tal conteo se deberían incluir solamente las especies residentes y no las especies accidentales o inmigrantes temporales (Margalef *op. cit.*); aunque esto último tiene implicaciones mucho más complejas, porque no siempre es fácil distinguir cuáles o quiénes son especies temporales.

Un segundo concepto asociado con la diversidad de especies es el de **heterogeneidad** (Magurran, 1989; Krebs, 1999), que incluye información de la abundancia relativa de las especies presentes; ya que si unas pocas especies en una comunidad tienen alta abundancia, entonces, la probabilidad de encuentro con una especie numéricamente rara es mucho más baja que si todas las especies presentes tuviesen abundancias proporcionalmente iguales.

Como resultado de lo anterior se han desarrollado y generado los **índices de diversidad**, los cuales están diseñados para proporcionar un valor único para cada comunidad, particularmente para los distintos ensamblajes o taxocenosis de un área o localidad dada, por las implicaciones (de tipo taxonómico principalmente) propias que resulta evaluar a toda la comunidad. Los valores mayores de diversidad representarán comunidades en que la mayor parte de las especies representan abundancias similares, y por el contrario, son bajos cuando existen algunas especies claramente dominantes por el número de individuos que comprenden.

La bibliografía existente sobre diversidad (Peet, 1974; Magurran, 1989; Wootton, 1990; Hair, 1980;

Margalef, 1995; Brower *et al.*, 1998; Krebs, 1999; Moreno, 2001) revela un gran número de índices que intentan cuantificar la diversidad de especies (Magurran, 1989 documentó más de una docena de éstos), cada índice intenta caracterizar la diversidad de una muestra o ensamble por un número singular. Para hacer más confuso el problema, un índice puede ser conocido por más de un nombre y escribirse con distintas notaciones usando diversas bases logarítmicas. Sin embargo, *el aspecto más sobresaliente es que muchas de las diferencias entre los índices subyacen en el peso relativo que dan a la uniformidad y a la riqueza de especies.*

Las medidas de la diversidad de especies pueden dividirse en tres categorías principales:

1. Índices de riqueza de especies

Miden en esencia el número de especies en una unidad de muestreo definida. La riqueza proporciona una medida de diversidad muy útil cuando el área de estudio puede delimitarse en tiempo y espacio y las especies integrantes enumerarse e identificarse; el problema básico es que a menudo es imposible enumerar a todas las especies en una comunidad natural (Magurran, 1989; Krebs, 1994, 1999).

Ejemplos de índices de riqueza son:

1. **Margalef** $D_{Mg} = (S-1)/\ln N$
2. **Menhinick** $D_{Mn} = S/\sqrt{N}$

De donde S= número de especies recolectadas

N= número total de individuos sumando los de todas las especies

3. Fórmula de **Sanders** (que es un método de rarefacción)

$$E(s) = \sum \left\{ 1 - \frac{\left[\frac{N - N_i}{n} \right]}{\left[\frac{N}{n} \right]} \right\}$$

De donde: **E(s)** = número esperado de especies

n = tamaño muestral tipificado

N = Número total de individuos recolectados

N_i = número de individuos de la especie i-ésima

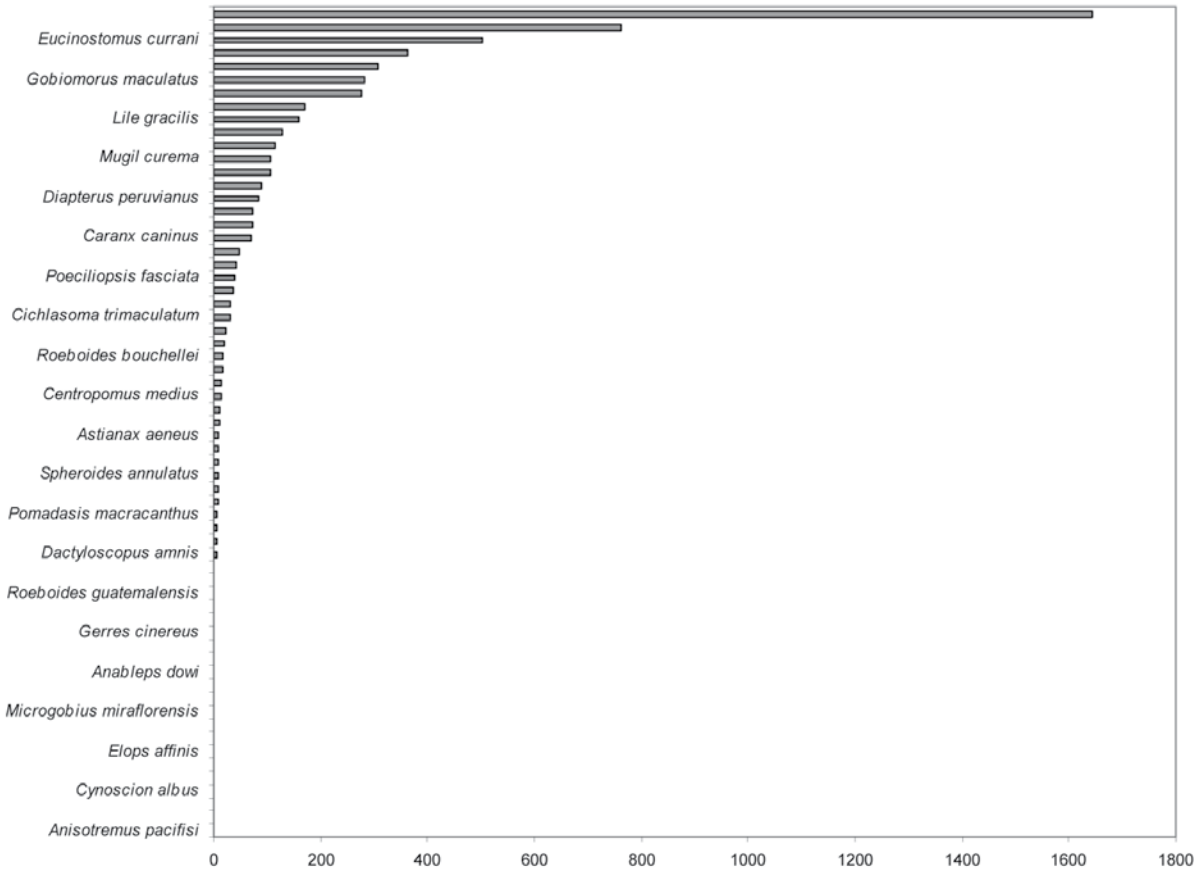
1. Modelos de abundancia de especies

En muchas muestras de peces (y otros animales por supuesto), el número de especies representado por un solo organismo es muy grande, las especies representadas por dos son menos numerosos, y así de manera sucesiva, disminuye el número de especies que presentan muchos organismos. El interés de los ecólogos se ha dirigido preferentemente a examinar las regularidades que manifiestan los números de las distintas especies coexistentes cuando se ordenan por números crecientes o decrecientes de individuos.

La regularidad de las distribuciones de abundancia de especies condujo al deseo de ajustar o interpolar una función matemática, y como consecuencia se desarrollaron una serie de modelos que describen los datos de abundancia de especies, mediante una o más familias de distribuciones, la diversidad es comúnmente examinada en relación con cuatro modelos principales, éstos son: la distribución normal logarítmica, la serie geométrica, la serie logarítmica y el modelo de palo quebrado (Magurran, 1989; Margalef, 1995; Krebs, 1999).

Cuando se representa un gráfico rango/abundancia se ordenan las especies de más a menos abundantes (Gráfica 1), los cuatro modelos parecen representar una progresión que va desde la serie geométrica, en las que unas pocas especies son dominantes, con las restantes prácticamente raras; pasando por la serie logarítmica y la distribución normal logarítmica, donde las especies con abundancia intermedia llegan a ser más comunes y finalizando en las condiciones representadas por el modelo del palo quebrado (*broken stick model*) en el que las especies son igualmente abundantes, situación de máxima *equitatividad*, que

Gráfica 1 ■ No todas las especies se encuentran representadas por el mismo número de individuos. Este gráfico muestra la relación entre el número de especies de peces y el número de individuos en el sistema lagunar Chantuto-Panzacola, Chiapas, México.



está lejos de ser encontrada en un escenario real en la naturaleza.

Cada modelo tiene una forma característica de gráfico cartesiano rango/abundancia que resume el patrón de distribución de las abundancias. Aunque estos modelos proporcionan la descripción más completa de los datos de diversidad, su uso depende generalmente de una prueba de ajuste que normalmente es tediosa y lenta; aunque con el uso de los programas de cómputo modernos, facilitan su realización.

1. Índices basados en la abundancia proporcional de especies.

Este tipo de índices ha gozado de una enorme popularidad en los últimos años. Los modelos de abundancia de especies proporcionan la descripción más completa de los datos de diversidad; se les conoce también como *índices de heterogeneidad* porque consideran tanto la *uniformidad* como la *riqueza de especies*.

En este grupo se consideran los índices más famosos de la diversidad el *de Shannon-Wiener (H)* y

el de *Simpson's (D)*. Aunque existen otros igualmente útiles como: el índice de *Brillouin (HB)* y el Índice de *Berger-Parker (d)*, han recibido muy poca atención en los estudios ecológicos.

a) El índice de *Shannon y Wiener*

Este índice considera que los individuos se muestrean al azar a partir de una población “indefinidamente grande”, esto es, efectivamente infinita; *también asume que todas las especies están representadas en la muestra*; por lo que éste debería ser usado solamente cuando se realiza un muestreo aleatorio de una comunidad en el cual el número total de especies es conocido.

La medida de *H'* (índice de diversidad) se incrementa con el número de especies en la comunidad y en teoría puede ser un valor muy grande. *Esta medida de la diversidad sopesa o da mayor peso a las especies raras en la muestra*, lo que significa que el aumento en una o dos especies con bajas abundancias automáticamente reflejará un aumento en el valor del índice. El valor del índice de diversidad de Shannon-Wiener suele hallarse que recae entre 1.5 y 3.5 y raramente sobrepasa los 4.5.

Se calcula a partir de la siguiente ecuación:

$$H' = - \sum p_i \ln p_i$$

donde :

H' = índice de diversidad de Shannon-Wiener

Pi = Proporción de individuos hallados en la especie *i*-ésima; se calcula mediante la relación *ni/N*.

ni = número de individuos o cobertura de la especie *i*

N = Suma del número total de individuos o de las coberturas de todas las especies.

ln = Logaritmo natural

b) El índice de *Simpson*

El índice Simpson, se basa en la teoría de las probabilidades, la pregunta es ¿cuáles son las probabili-

dades de que dos ejemplares seleccionados de manera aleatoria en una comunidad infinita correspondan a la misma especie?

Se obtiene a partir de la siguiente fórmula:

$$D = \sum p_i^2$$

De donde :

D = índice de Simpson

p_i = Proporción de la especie *i* en la comunidad (*ni/N*)

Esta medida es la probabilidad de que dos organismos tomados aleatoriamente sean de la misma especie. Para convertir esta probabilidad a una medida de diversidad, se sugiere usar el complemento de la medida original de Simpson.

$$\begin{aligned} \text{Índice de diversidad de Simpson} &= \left\{ \begin{array}{l} \text{Probabilidad de que dos} \\ \text{organismos tomados} \\ \text{aleatoriamente sean de} \\ \text{la misma especie} \end{array} \right\} \\ &= 1 - \left\{ \begin{array}{l} \text{Probabilidad de que dos} \\ \text{organismos tomados alea-} \\ \text{toriamente sean de la mis-} \\ \text{ma especie} \end{array} \right\} \end{aligned}$$

esto es:

$$1-D = 1 - \sum (p_i)^2$$

De donde (1-D) = índice de diversidad de *Simpson*

Pi = Proporción de la especie *i* en la comunidad (*ni/N*)

“Esta medida es la probabilidad de que dos organismos tomados aleatoriamente sean de diferente especie”. Este rango del índice de *Simpson* (1-D) va de 0 (baja diversidad) a 1 alta diversidad.

Generalmente se adopta la forma recíproca del índice de Simpson, usado por Williams y MacArthur (Krebs, 1999); el cual se expresa de la siguiente manera.

$$D = 1 / \sum p_i^2$$

“El recíproco de *Simpson* varía de 1 a S , el número de especies en la muestra”. El recíproco de *Simpson* asegura que el valor del índice aumente con el incremento de la diversidad, y se interpreta como el número de especies igualmente comunes para generar la heterogeneidad observada de la muestra. *Este índice está fuertemente recargado hacia las especies más abundantes de la muestra, muestras que son menos sensibles a la riqueza de especies.*

MEDIDAS DE UNIFORMIDAD O EQUIDAD

Aunque los índices considerados (Shannon-Wiener) implícitamente consideran la uniformidad de la abundancia de especies, es posible calcular por separado medidas adicionales de la uniformidad.

La diversidad máxima (H_{\max}), se refiere a una situación en la que todas las especies presentes en la comunidad serían (si esta situación se presentara) igualmente abundantes; esto es $H' = H_{\max} = \ln S$. Esta relación entre la diversidad observada (H') y la diversidad máxima (H_{\max}), ha sido propuesta como una medida de uniformidad (E) o equidad; por lo que a partir de lo anterior se han desarrollado varias medidas de uniformidad (equidad) entre las que se incluyen:

a) La medida de **uniformidad de Pielou** la cual está dada por:

$$E = H' / H_{\max} = H' / \ln S$$

Donde

E = La medida de uniformidad de Pielou

H' = La medida diversidad calculada (Shannon-Wiener)

H_{\max} = La diversidad máxima esperada para S (número de especies) con igual número de abundancias.

El valor de E se encuentra entre 0 y 1.0, donde 1.0 representa una situación en la que todas las especies presentan abundancias similares; considerando que todas las especies se han contabilizado en la muestra.

a) Medida de **equitatividad de Simpson**:

$$E_{1/D} = (1/D) / S$$

Donde

$E_{1/D}$ = la medida de diversidad de Simpson

S = número de especies en la muestra

Este índice va también de 0-1 y es poco afectado por las especies raras en la muestra.

Existen otras medidas de equidad entre las que se encuentra el *Índice de Camargo*, el de *Smith y Wilson* y el de *Índice de equitatividad modificado de Nee* (Krebs, 1999).

MEDIDAS DE SIMILITUD

En muchos estudios de comunidades obtenemos una lista de las especies que ocurren en cada una de los diferentes comunidades, y si hemos realizado muestreos cuantitativos de alguna medida de la abundancia relativa (p. ej. número de organismos, biomasa, cobertura) para cada una de las especies que componen la muestra, entonces podemos medir la similitud entre las dos muestras de la comunidad.

Las medidas de similitud (también existen los de *disimilitud y asociación*), son índices que examinan y expresan de manera cualitativa o cuantitativa el grado de asociación entre especies, muestras, sitios, localidades o comunidades, las cuales son muy recurridas en las diferentes investigaciones en ecología de comunidades.

Existe una cantidad impresionante de coeficientes de asociación que pueden ser aplicados a la ecología de comunidades. Rodríguez-Salazar *et al.*, (2001) recopilaron 71 índices matemáticos-estadísticos que pueden ser utilizados para el cálculo de la asociación, basados en su mayoría en el ya clásico texto de *Numerical Ecology* de Legendre y Legendre (1983).

Hay dos amplias clases de coeficientes de similitud:

A) Los *coeficientes binarios*, los cuales son utilizados cuando solamente se dispone de datos de *presencia/ausencia* para las especies de una comunidad y son más apropiados para medidas en escalas nominales; ejemplos de éstos son: el *Coefficiente de Jaccard*, de *Sorensen*, de *Baroni-Urbani* y *Buser*, el *Coefficiente simple Matching*, etc. y B) Los *coeficientes de similitud cuantitativos*, son aquellos que requieren de alguna medida de abundancia relativa, disponible para cada especie, como el número de individuos, biomasa, cobertura, productividad, o una medida que cuantifique la importancia de la especie en la comunidad. Algunos ejemplos de estos índices son el *de distancias euclidianas*, el *de Bray-Curtis*, *Canberra*, *Porcentaje de similitud*, de *Morisita* y el *Morisita-Horn*, entre otros.

En este apartado sólo se consideran los coeficientes de similitud más “famosos” o más utilizados y citados en los textos de ecología de comunidades.

A) COEFICIENTES BINARIOS

A.1. Coeficiente de Jaccard

$$S_j = \frac{a}{a + b + c}$$

2. Coeficiente de Sorensen

$$S_s = \frac{2a}{2a + b + c}$$

donde:

S_j = Coeficiente de similitud de Jaccard

S_s = Coeficiente de similitud de Sorensen

a = Número de especies compartidas

b = Número de especies en la muestra B, pero no en A

c = Número de especies en la muestra A, pero no en B

B) COEFICIENTES CUANTITATIVOS

Dentro de los coeficientes cuantitativos están los Coeficientes de distancias, que son medidas de *disimilitud*, más que de similitud. Cuando el resultado de un coeficiente de distancia es *ceros*, entonces las comunidades estudiadas son idénticas.

El coeficiente de distancia más conocido es el *de Bray-Curtis* y se expresa de la forma siguiente:

$$B = \frac{\sum_{i=1}^n |X_{ij} - X_{ik}|}{\sum_{i=1}^n (X_{ij} + X_{ik})}$$

de donde:

B = Medida de disimilitud de Bray-Curtis

X_{ij} = Número de individuos de la especie i en la muestra 1 (j)

X_{ik} = Número de individuos de la especie i en la muestra 2 (k)

n = Número de especies en las muestras.

El coeficiente de Bray-Curtis ignora casos en el cual la especie está ausente en ambas comunidades, y está influenciado por las especies abundantes, más que las especies raras las cuales son poco valoradas por el coeficiente. El rango va de 0 (total similitud) a 1 (total disimilitud) (Krebs, 1999).

Otro índice cuantitativo muy conocido es el de Morisita y se denota de la manera siguiente:

$$C_\lambda = \frac{2 \sum X_{ij} - X_{ik}}{(\lambda_1 + \lambda_2) N_j N_k}$$

donde.

C_λ = Índice de Morisita

X_{ij} = Número de individuos de la especie i en la muestra 1 (j)

X_{ik} = Número de individuos de la especie i en la muestra 2 (k)

N_j = Número total de individuos en la muestra 1 (j) = $\sum X_{ij}$

N_k = Número de individuos en la muestra 2 (k) = $\sum X_{ik}$

$$\lambda_1 = \frac{\sum |X_{ij} (X_{ij} - 1)|}{N_j (N_j - 1)}$$

$$\lambda_2 = \frac{\sum |X_{ik} (X_{ik} - 1)|}{N_k (N_k - 1)}$$

El índice varía de 0 (no hay similitud) a 1.0 (similitud total) y se interpreta como un cociente de la probabilidad de que dos individuos tomados de las dos muestras pertenezcan a la misma especie. *Este índice fue formulado para datos individuales (número de organismos) y no para otras abundancias estimadas basadas sobre biomasa, productividad y cobertura.*

Otro índice cuantitativo que es una variante del anterior es el de *Morisita-Horn*, el cual es considerado como un índice de dominancia y se denota de la manera siguiente (Magurran, 1989):

$$C_{MH} = \frac{2 \sum X_{ij} - X_{ik}}{[\sum X_{ij}^2 / N_j^2 + (\sum X_{ik}^2 / N_k^2)] N_j N_k}$$

de donde

C_{MH} = Índice de Morisita-Horn

X_{ij} = Número de individuos de la especie i en la muestra 1 (j)

X_{ik} = Número de individuos de la especie i en la muestra 2 (k)

N_j = Numero total de individuos en la muestra 1 (j) = $\sum X_{ij}$

N_k = Número de individuos en la muestra 2 (k) = $\sum X_{ik}$

Esta fórmula es apropiada cuando los datos originales están expresados como proporciones más que números de individuos y debería ser usado en casos de que los datos no sean números, sino biomasa, cobertura o productividad. El índice varía de 0 (no hay similitud) a 1.0 (similitud total) (Krebs, 1999).

CONCLUSIONES

En la mayoría de los estudios ecológicos, lo que se busca es caracterizar las comunidades o los ensamblajes que son objeto de estudio, y por tanto, los parámetros básicos que la describen (riqueza, composición, equitatividad y diversidad) tratan de resumir de manera sintética la complejidad de las relaciones que se establecen entre las especies componentes.

Las medidas de diversidad y similitud (o disimilitud) son muy útiles en los estudios ecológicos porque intentan sintetizar estas interacciones en términos numéricos y son de gran interés cuando son utilizados para fines de comparación y como indicadores básicos en el manejo y conservación de los recursos. Aunque han recibido muchas críticas porque la identidad de las especies componentes en los estudios, es irrelevante para hacer los cálculos, esto puede ser superado si a éstos los acompañamos con estudios taxonómicos más completos y combinamos algunas medidas de diversidad con los coeficientes de similitud.

BIBLIOGRAFÍA

- BROWER, J.; J. ZAR & C. V. ENDE.** 1998. *Species diversity*. In: Freeman, W.(Eds.) **FIELD AND LABORATORY METHODS FOR GENERAL ECOLOGY**. Dubuque, Iowa, USA.
- FRANCO, L. J., G. DE LA C. CRUZ. G., A. ROCHA R., A. NAVARRETE S., N. KATO M., E. FLORES M., G. SÁNCHEZ C., S. ABARCA A., L. G. BEDIA S. y C. MANUEL.** 1985. **MANUAL DE ECOLOGÍA**. Edit.Trillas. México D.F. 266 pp.
- HAIR, D. J.** 1980. *Medida de la diversidad ecológica*. En: Rodríguez, T. R. y A. M. Mast (Eds.) **MANUAL DE TÉCNICAS DE GESTIÓN DE VIDA SILVESTRE**. WWF. 703 pp.
- KREBS, J.** 1994. **THE EXPERIMENTAL ANÁLISIS OF DISTRIBUTION AND ABUNDANCE**. Harper Collins College.
- , 1999. **ECOLOGICAL METHODOLOGY**. Edic. Addison Wesley Longman (edit). 580 pp.
- LEGENBRE, L. Y P. LEGENDRE.** 1983. **NUMERICAL ECOLOGY: DEVELOPMENT IN ENVIRONMENTAL MODELLING.3**. Elsevier Scientific Publishing Company. The Netherlands. 419 pp.
- MAGURRAN, E.** 1989. **DIVERSIDAD ECOLÓGICA Y SU MEDICIÓN**. Edit. Vedral. Bracelona, España. 200 pp.
- MARGALEF, R.** 1995. **ECOLOGÍA**. Edit. Omega. Barcelona, España.
- MARIE-JOELLE R. & V. M. TRENKEL.** 2003. *Which community indicators can measure the impact of fishing? A review and proposals*. **Can. J. Fish. Aquat. Sci.** (60): 86-99.
- MORENO, C. E.** 2001. **MÉTODOS PARA MEDIR LA BIODIVERSIDAD. MANUALES Y TESIS SEA**. Zaragoza, España. 1: 84 pp.
- PEET, R. K.** 1974. The measurement of species diversity. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** (5): 285-307.
- RICKLEFS, R. E.** 1990. **ECOLOGY**. W. Freeman. New York, USA. 826 pp.
- RODRÍGUEZ-SALAZAR, M. E., S. ÁLVAREZ-HERNÁNDEZ Y E. BRAVO-NUÑEZ.** 2001. **COEFICIENTE DE ASOCIACIÓN**. Edit. Plaza y Valdés. México. 168 pp.
- SUÁREZ, I. Y CARMONA, V.** 1998. **ECOLOGÍA GENERAL: MANUAL DE PRÁCTICAS**. Textos universitarios. Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz. 69 pp.
- WOOTON, R. J.** 1990. **ECOLOGY OF THE TELEOST FISHES**. Chapman & Hall. 404 pp.



