

Inv. Pesq.	33 (1)	Págs. 287-312	Enero 1969
------------	--------	---------------	------------

Grupos de especies asociadas en el fitoplancton del mar Caribe (NE de Venezuela)*

por

RAMÓN MARGALEF**

y FERNANDO GONZÁLEZ BERNALDEZ***

INTRODUCCIÓN

Este trabajo resulta de la confluencia de dos programas de investigación y, naturalmente, de un interés común en problemas ecológicos. El Instituto de Edafología y Biología Vegetal había utilizado, junto a otros métodos, el análisis de componentes principales de matrices de correlación para el estudio de la vegetación y dispone de programas adecuados al tratamiento de gran volumen de datos. Por su parte, el Instituto de Investigaciones Pesqueras está interesado en problemas muy semejantes de clasificación, tipificación y ordenación, y ha recogido una gran cantidad de datos sobre densidad de células de distintas especies en el plancton y factores ambientales. Entre éstos, una serie referente al mar de las Antillas pareció muy adecuada para realizar un ensayo, por la gran cantidad de muestras que comprende y el amplio espectro de localidades, fechas y profundidades de que dichas muestras proceden.

Aparte del interés que representaba elaborar unos datos concretos para obtener una información de valor obvio y quizá aprovechable para fines prácticos, la aplicación de las técnicas ya usadas para la vegetación superior a las muestras de fitoplancton tenía un interés metodológico

* Recibido para su publicación el 8-VII-68.

** Instituto de Investigaciones Pesqueras. Paseo Nacional, s/n. BARCELONA-3.

*** Instituto de Edafología y Biología Vegetal. Serrano, 113. MADRID-6.

y experimental. Además de las posibles diferencias debidas a la naturaleza de los datos, el amplio margen de condiciones ambientales en que éstos se obtuvieron hacía interesante la aplicación de métodos que hasta ahora sólo se han ensayado para muestreos mucho más restringidos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se han utilizado los resultados de contar, al microscopio invertido, las células de fitoplancton contenidas en 1144 muestras de agua, obtenidas en un área del NE de Venezuela. El área estudiada se representa en la figura 1, en la que, además, se esboza una subdivisión de la misma en subregiones, atendiendo fundamentalmente a las características hidrográficas. Este material fue obtenido como parte de un programa de investigación de la Estación de Investigaciones Marinas de Margarita (Venezuela). Las tablas con la composición del fitoplancton, acompañadas de otra información de interés, fueron entregadas a aquel centro para su publicación en las Memorias de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle, de Caracas. Las muestras representaban el plancton de las diversas profundidades que se podían encontrar en la zona de estudio y fueron obtenidas en todas las estaciones del año.

Las distribuciones de las densidades de células de una misma especie en las distintas muestras, no son normales. Sin embargo, tienden a la normalidad después de su transformación logarítmica, lo cual es general y ordinario en todos los datos de recuentos de fitoplancton. Para todos los cálculos se utilizaron datos transformados, por medio de la expresión $\ln(x+1)$, en la que x es el número de células (no colonias) por 100 ml de agua. A partir de estos datos transformados se calculó la matriz de correlación entre especies, utilizando el ordenador IBM 7070 del Centro de Cálculo de Consejo Superior de Investigaciones Científicas. El número total de especies era de unas 300, pero por limitaciones de la capacidad del ordenador sólo se tomaron en consideración 81 especies. Esta reducción a menos de un tercio del total primitivo de especies se hizo eliminando las muy raras, cuya presencia podía ser más aleatoria o aquellas en las que eran previsibles errores o confusiones de identificación, así como otras probablemente no manchadas por ninguno de estos pecados. Sin embargo, *Nitzschia «delicatissima»* puede abarcar formas distintas, cuya diferenciación hubiese requerido el uso del microscopio electrónico, y *Peridinium «trochoideum»* posiblemente no es tampoco una entidad homogénea. Naturalmente, esta selección de especies supuso una serie de decisiones subjetivas que —por lo demás— son las únicas en el tratamiento del problema. Se considera, sin embargo, que la eliminación de especies raras puede tener un efecto bene-



FIG. 1. — Tipos de fitoplancton en las cinco subáreas distinguidas alrededor de la isla Margarita, NE de Venezuela. Para cada área se señala la densidad de las especies más frecuentes en los 50 metros próximos a la superficie. La escala es logarítmica y las cifras indican el número de células por mililitro.

ficioso en los resultados, como se verá más adelante al tratar de los valores nulos o «ceros» y sus efectos previsibles en la interpretación.

La matriz de los 3240 coeficientes de correlación, que no reproducimos por su extensión y por su interés relativo, se examinó por distintos procedimientos que se describen a continuación y también se realizó el análisis de sus componentes principales (RALSTON y WILF, 1960), utilizando el mismo ordenador.

El elevado número de grados de libertad, hace que carezca de sentido hablar de los niveles de significación de los coeficientes de correlación encontrados. Empleando la aproximación usual, los valores de r superiores a 0,082 corresponden a $p < 0,01$, los superiores a 0,104 a $p < 0,001$, y los superiores a 0,128 a $p < 0,00005$.

OBJETIVOS PERSEGUIDOS Y SUS LIMITACIONES

Aunque el primitivo planteo del estudio se refería a la clasificación u ordenación de las muestras y a buscar las relaciones entre grupos de muestras de composición semejante y las correspondientes condiciones del medio, la gran cantidad de muestras examinadas desbordaba nuestras posibilidades. No era posible aplicar los programas disponibles o utilizados en otras ocasiones para representar a las distintas muestras en un espacio cartesiano.

Por otra parte, el conseguir una clasificación de las muestras no era demasiado deseable. Era preferible desarrollar criterios para una ordenación «futura» de muestras a medida que éstas se fueran analizando.

Inevitablemente, vamos a parar a un estudio de la asociación entre especies y la definición de grupos de especies asociadas. Estas especies pueden llamarse especies características o, si se quiere, indicadoras. En función de ellas es imaginable proponer un método para clasificar de manera automática nuevas muestras a medida que se vayan analizando. Los mismos grupos de especies, en su sentido de «indicadores», pueden ofrecer gran interés desde el punto de vista hidrográfico, para detectar o comprobar movimientos de las aguas. Por esta razón, la elaboración de los datos se centró en el estudio de la asociación entre especies.

La aplicación de métodos automáticos, facilitados por el empleo de ordenadores, al estudio de las comunidades está de actualidad y obviamente tiene interés. Probablemente es indispensable cuando se trabaja con un material muy extenso y puede significar cierta objetivación, igualmente necesaria, cuando diferentes personas colaboran en un proyecto común. Pero quizá la mayor ventaja que representan las máquinas en el progreso de la ecología, está en que obligan a desmenuzar y exponer con claridad el razonamiento seguido en el curso de cualquier proceso de

tipificación y clasificación. Sin embargo, tenemos ciertas prevenciones acerca de la adecuación a la realidad de los modelos matemáticos propuestos hasta ahora, que se nos antojan excesivamente toscos. Su utilización puede considerarse como un experimento interesante, que tiene el significado de una etapa previa en un proceso de tanteo y aproximación. Dos críticas de tipo muy general pueden formularse a los métodos en uso y, naturalmente, son enteramente aplicables al presente trabajo.

1. El estudio de la asociación entre especies se hace normalmente por correlación o regresión, pero sacándolas de su marco espaciotemporal y no examinando más que las densidades de unas especies en función de las de otras. Pero la densidad de una especie es también función de su densidad (o de la de otras especies) en regiones vecinas y en el mismo punto y en tiempos pasados, no siendo posible tratarla independientemente del motivo o «pattern» general de distribución.

En el análisis de las correlaciones, los estadísticos consideran como indeseable que las observaciones próximas en el espacio o en el tiempo tiendan a presentar semejanzas, por conducir a correlaciones espúreas o desorientadoras; pero en nuestros problemas dicha circunstancia es inevitable.

Las relaciones reticuladas entre especies y la falta de descomponibilidad de las matrices de correlación podrían achacarse, en buena parte, a la naturaleza histórica y al continuo espacial de los ecosistemas. La misma circunstancia pesa extraordinariamente en el estudio de afinidad entre inventarios o muestras —no acometido directamente ahora— hasta el punto que la proximidad espaciotemporal entre los mismos es casi equivalente a lo que las correlaciones indican y, desde luego, mucho más fácil de establecer y de poner de manifiesto. Es posible que el problema se plantee en términos distintos cuando se trata de clasificar muestras de vegetación terrestre, muy distantes unas de otras en el seno de un ambiente en mosaico, que en el caso de comparar muestras sacadas de un ambiente más continuo, como es el plancton. En este caso parece obvia la necesidad de pensar en alguna forma de análisis en secuencia, basado en datos obtenidos con gran densidad a lo largo de gradientes. Lamentablemente, los datos tal como se obtienen en las técnicas oceanográficas actuales no son conmesurados con dicha necesidad.

2. El usar grupos de especies muy asociadas entre sí (enjambres o constelaciones) para clasificar y ordenar inventarios constituye una simplificación del procedimiento que empleara separadamente todas las especies. La justificación estriba en que la presencia de especies perfectamente asociadas es redundante, como lo es la de caracteres totalmente correlacionados en taxonomía numérica. En el fondo, el mismo enfoque es el utilizado por los métodos fitosociológicos clásicos, en los que se opera sobre la base de que «ciertas especies tienden a presentarse juntas».

Sin embargo, en ecología no existen, o raramente existen (algunos

parásitos o simbioses) especies perfectamente asociadas. Pueden abrigarse legítimas dudas acerca de la adecuación a la realidad de los tratamientos que toman la frecuente aparición simultánea de especies como criterio de análisis de las muestras de comunidades naturales. Aparte de la influencia del tamaño de la muestra en el tipo de asociación resultante, la experiencia enseña que el grado de «asociación» entre las mismas especies varía según la amplitud del margen de condiciones ambientales que se examine.

De todas maneras, no cuesta mucho demostrar que es posible conseguir una clasificación aceptable de un gran número de inventarios usando grupos arbitrarios de especies, como es posible clasificar adecuadamente series de fotografías utilizando su grado de superposición con una serie de transparencias con motivos al azar. Esto quiere decir que el éxito en la clasificación de inventarios conseguido mediante el uso de cierto conjunto de grupos de especies características o asociadas, no es, ni mucho menos, una garantía de que los grupos de especies asociadas que se han utilizado sean los mejores que pueden formarse y, ni tan solo, de que sean simplemente buenos. Es natural que si son «menos malos» (es decir, si comprenden especies que efectivamente tienden a presentarse juntas y tienen una distribución paralela) se podrá conseguir una discriminación más rápida y constante con un menor número de grupos.

Esta conclusión no es totalmente pesimista, porque puede hacernos mirar con cierta dosis de indiferencia el que, por medio de distintos procedimientos aplicados a unos mismos datos, según sean los detalles del proceso o el tipo de decisiones que debemos introducir, se llegue a clasificaciones o a constelaciones de especies que no son totalmente iguales o superponibles.

INSPECCIÓN DE LA MATRIZ DE CORRELACIÓN

El procedimiento rudimentario de fijarse en los valores altos de correlación para descomponer o reordenar la matriz de correlación inicial, de manera que destaquen grupos de especies fuertemente asociadas entre sí, es muy tosco; pronto se advierte que existen numerosas especies que establecen conexiones entre grupos diversos, por otra parte bastante bien definidos, conduciendo a un sistema de reticulaciones complicadas. En algún momento hay que cortar por algún sitio. Por otra parte, conviene sustituir el procedimiento de usar lápices de colores y repetir las matrices por otro más elegante y automático, susceptible de programación, si llega el caso.

El procedimiento seguido, tan arbitrario como y quizá mejor que algún otro, es el siguiente: Las especies se han ordenado en una secuen-

cia, atendiendo al valor que alcanza una función igual a la suma de los cuadrados de los coeficientes de correlación entre la especie que consideramos y cada una de las 80 restantes. Por este procedimiento, los coeficientes de correlación negativos «pesan» también en la evaluación de la intensidad de relaciones —positivas o negativas— con otras especies. En nuestra matriz, los coeficientes de correlación negativos son de valores más bajos. Se puede considerar que las especies en las que la suma mencionada es grande (predominio de coeficientes positivos siempre) ocupan el centro de constelaciones o enjambres de especies, dentro de un espacio ecológico ideal.

La especie que ocupa el primer lugar en dicha serie (*Rhizosolenia stolterfothi* en nuestro caso) se considera como el centro o núcleo del primer grupo de asociación y se examinan todas las especies cuyo coeficiente de correlación con ella sobrepasa determinado valor. Todas ellas forman el primer grupo. Luego se busca la primera especie libre que sigue en la serie y se usa como centro del segundo grupo, y así sucesivamente. Unas cuantas especies (las nueve que no llevan indicación alguna en la columna «grupo» de la tabla I) quedan aisladas y, puesto que son poco frecuentes, no se han considerado como representantes únicos de sendos grupos.

Algunas pequeñas «trampas» han entrado en la preparación del cuadro. En la separación de los primeros grupos I a III, se ha tomado como límite la correlación de 0,200 y, a partir del IV, este valor se ha bajado a 0,100. Sin embargo, alguna especie se ha unido al I a pesar de tener correlación inferior a 0,200 con *Rh. stolterfothi*, aunque superior a 0,200 con la mayoría de las especies asociadas con ella. Esta medida no se ha seguido con *Skeletonema costatum*, cabeza del segundo grupo, que muestra también correlación fuerte con la mayoría de las especies del primero. Un procedimiento probablemente más adecuado (principalmente porque es programable) aunque lleva consigo un mayor volumen de cálculo, consistiría en obtener una nueva matriz de correlación entre las especies restantes, después de la extracción de cada grupo. De esta forma, no nos veríamos obligados a disminuir el valor del coeficiente de correlación a partir de una determinada etapa.

Por lo demás, la estrategia empleada es irreversible, es decir, no se ha incluido en un grupo una especie que muestra fuerte correlación con la especie cabeza o con otras asociadas, cuando dicha especie estaba ya cogida o retenida en un grupo previamente separado. Estas decisiones son un tanto arbitrarias, pero no peores que otras. Cualquier procedimiento nos crea conflictos salomónicos. Sin embargo, las especies de carácter mixto son útiles para precisar las relaciones entre los distintos grupos. Los grupos IV y VII tienen notables afinidades con el III, el X con el V, etc.

En la tabla I se indican los grupos encontrados, que se repiten, de

T A B L A I

(A) Suma de cuadrados de los 80 coeficientes de correlación de las otras especies. (B) Media de las densidades de población, después de la transformación $\ln(1+x)$ donde x es número de células por 100 ml. (C) Dispersión standard de las densidades de población transformadas. (D) cociente C/B, dispersión standard/media. (E) Número de referencia de las especies asociadas con cada cabeza de grupo. (F) Orden de los coeficientes de carga, por su magnitud, de los cuatro primeros componentes, en el análisis factorial.

ESPECIE	(A)	(B)	(C)	(D)	GRUPO	(E)	(F)
78. Rhizosolenia stolterfothi	1.608	1.198	2.200	1.83	I	1, 36, 48, 49, 50, 51, 52, 68, 70, 71, 72, 80	1-4-3-2
51. Nitzschia «delicatissima»	1.572	3.161	3.161	0.86	I		1-3-4-2
52. Nitzschia seriata	1.539	1.961	2.666	1.36	I		1-3-4-2
77. Skeletonema costatum	1.568	1.517	2.906	1.91	II	25, 26, 27, 34, 76	1-2-3-4
20. Chaetoceros melchersianus	1.428	0.181	0.998	5.51	III	2, 5, 12, 15, 16, 17, 19, 21, 28, 38, 45, 69	2-1-4-3
50. Nitzschia closterium	1.328	2.215	2.506	1.131	I		1-3-4-2
80. Thalassionema nitzschioides	1.259	2.026	2.503	1.23	I		1-2-3-4
15. Chaetoceros curvisetus	1.148	0.443	1.541	3.47	III		1-2-3-4
1. Asterionella japonica	1.126	0.582	1.722	2.97	I		1-3-2-4
70. Rhizosolenia delicatula	1.125	1.068	2.218	2.08	I		1-3-4-2
72. Rhizosolenia setigera	1.058	1.347	2.157	1.60	I		1-3-4-2
17. Chaetoceros didymus	1.054	0.263	1.103	4.19	III		1-2-4-3
12. Chaetoceros affinis	0.997	0.334	1.231	3.68	III		1-2-4-3
36. Eucampia cornuta	0.967	0.312	1.171	3.75	I		1-3-4-2
71. Rhizosolenia fragilissima	0.909	0.663	1.736	2.62	I		1-3-4-2
19. Chaetoceros lorenzianus	0.815	0.308	1.164	3.78	III		1-3-2-4
16. Chaetoceros decipiens	0.758	0.230	1.010	4.39	III		1-2-4-3
48. Leptocylindrus danicus	0.726	0.599	1.693	2.83	I		1-2-4-3
47. Lauderia borealis	0.702	0.132	0.758	5.74	IV	10, 11, 29, 37, 46, 62, 78, 79	1-3-4-2
38. Exuviaella baltica	0.675	0.580	1.497	2.58	III		1-2-3-4
28. Cyclotella cf. caspia	0.647	0.605	1.696	2.80	III		2-1-3-4
34. Ditylum brightwelli	0.629	0.269	1.064	3.95	II		3-2-1-4
68. Rhizosolenia alata	0.602	0.518	1.368	2.64	I		1-4-3-2
45. Hemialtus sinensis	0.581	0.059	0.472	8.00	III		1-2-4-3
10. Ceratium tripos	0.546	0.060	0.467	7.78	IV		1-3-4-2
5. Bacteriastrium hyalinum	0.544	0.018	0.270	15.00	III		2-1-4-3
11. Ceratocorys horrida	0.541	0.001	0.020	20.00	IV		1-3-2-4
2. Asterionella mediterranea	0.534	0.150	0.875	5.83	III	8, 9, 31, 56, 57, 60, 61, 63, 64, 65, 66, 67	1-2-3-4
7. Ceratium furca	0.534	0.276	0.918	3.32	V		4-3-1-2
69. Rhizosolenia calcaravis	0.459	0.202	0.862	4.27	III		1-2-3-4
74. Rhizosolenia styliformis	0.404	0.199	0.620	5.29	VI	44, 54, 55, 75	4-2-1-3
76. Schroederella delicatula	0.403	0.231	1.003	4.34	II		3-2-1-4
37. Eucampia zoodiacus	0.402	0.097	0.686	7.07	IV		1-3-2-4
4. Bacteriastrium delicatulum	0.402	0.197	0.866	4.39	VII	3, 6, 30	4-1-2-3
	0.394	0.000	0.000	0.00	VIII		1-2-3-4

forma quizá más legible, en la tabla II (a y b). El examen de las tablas originales, tomando en consideración los datos sobre características del ambiente, conduce al convencimiento que los grupos distinguidos tienen una real base ecológica. En otra etapa del estudio se podría precisar cuantitativamente la ecología de cada grupo. De manera general, se puede presentar la siguiente visión de conjunto, indudablemente un poco impresionista. Conviene advertir que el orden conforme al cual van apareciendo los grupos no implica afinidades o concatenación entre éstos, y no resulta el más apropiado para su exposición.

El grupo II (*Skeletonema-Ditylum-Coscinodiscus*) es sumamente característico de aguas costeras de la región de Paria que, aunque no necesariamente de salinidad muy baja, están siempre influidas por mezcla de aportes continentales.

El grupo VIII consiste en diatomeas de pequeño volumen celular y rápida multiplicación, productoras de abundante mucílago, que forman poblaciones densas junto a la costa, en aguas ascendentes al Este de la Isla Margarita.

El grupo IV (*Lauderia-Eucampia-Stephanopyxis*) resulta menos bien definido, con diatomeas de células más bien grandes y algunas dinoflageladas; se distribuye principalmente alrededor de Margarita.

Los grupos III y I contienen una mayoría de diatomeas y caracterizan las aguas fértiles de afloramiento. En el grupo III predominan *Chaetoceros*, y en el grupo I los géneros *Rhizosolenia* y *Nitzschia*. Este segundo tiene un matiz ligeramente menos nerítico.

Los grupos VII y IX son de transición entre aguas muy costeras y otras más alejadas de la costa, o bien forman parte de etapas algo más avanzadas de la sucesión en aguas costeras.

El grupo V encierra numerosas dinoflageladas y se encuentra en etapas avanzadas de la sucesión costera o en aguas más oceánicas. Típicas de éstas son los grupos X y XI, con cianofíceas, dinoflageladas y las pocas diatomeas oceánicas existentes.

En el estudio en prensa sobre el fitoplancton del NE de Venezuela al que se ha aludido antes, se propone la división del área en varias subáreas, fundamentadas en características ambientales y bióticas (fig. 1). En el mapa de la figura 2 se superpone a cada subárea un espectro de la representación relativa de los distintos grupos distinguidos por el procedimiento descrito. El aspecto de coherencia del mapa es excelente para el familiarizado con las características de la región. La dominancia del grupo II en la zona del Golfo de Paria, influida por aportaciones de aguas continentales, ha sido confirmada por una serie de observaciones independientes muy recientes.

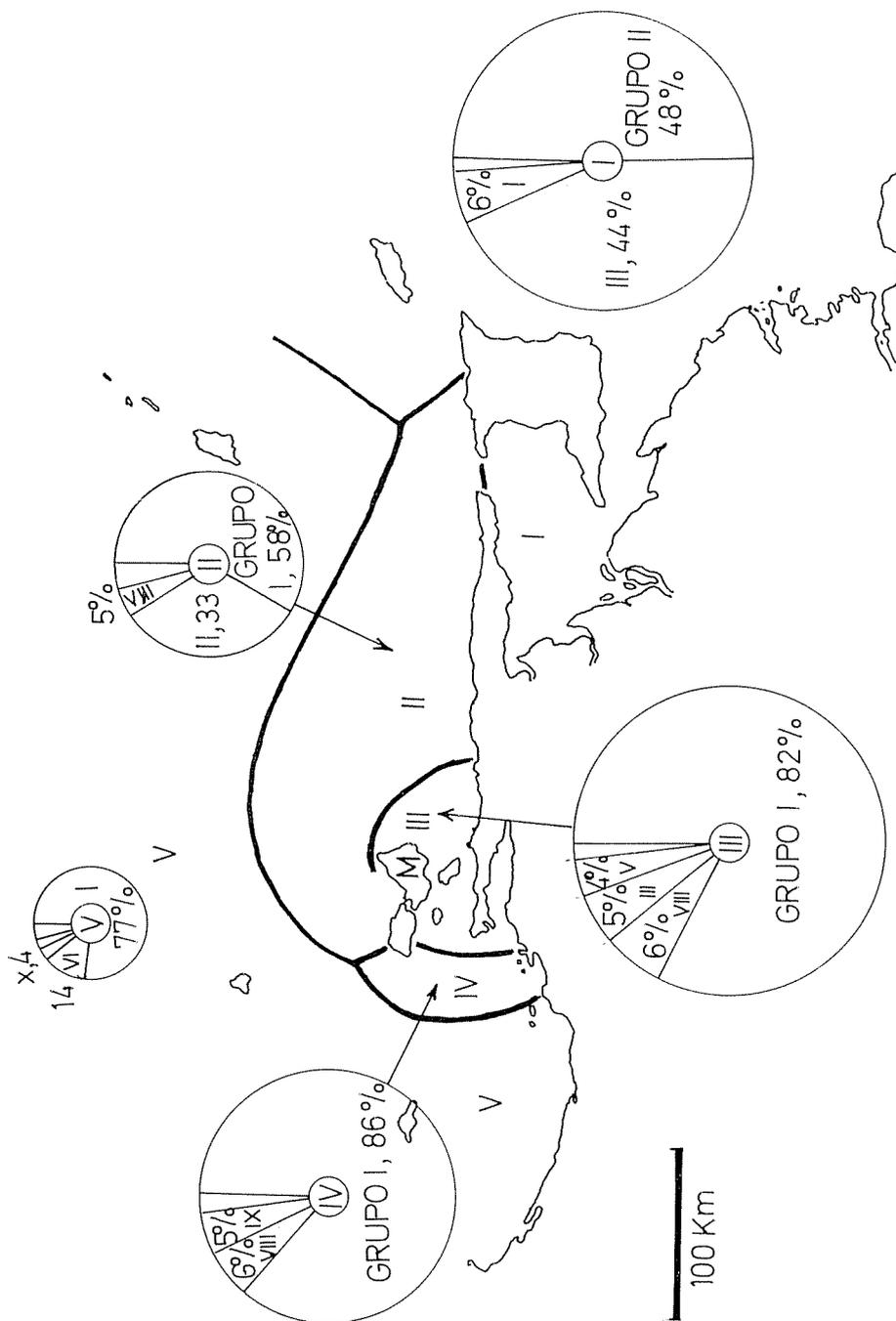


FIG. 2.— Características del fitoplancton en las mismas subáreas de la figura 1, definidas por la participación en el plancton de cada subárea de los distintos grupos de asociación I a X. La superficie de los círculos es proporcional a la densidad del fitoplancton en la subárea respectiva. Los grupos II (y III) predominan en la región oriental, el grupo I en la mayoría de las subáreas y existe una participación mayor de los grupos de características más oceánicas (VI, X) en alta mar (subárea V). La posición geográfica de la isla Margarita (M) es 64° W 11° N.

TABLA II-a.

Correspondencia entre las dos clasificaciones. — En la columna de la izquierda, grupos extraídos de la matriz, por asociación. En la cabecera, grupos definidos por el orden de valores (positivos) de los cuatro primeros componentes principales. En la intersección de ambas clasificaciones se enumeran las especies correspondientes, seriadas por abundancias medias decrecientes.

	3-2-1-4	3-1-2-4	1-2-3-4	2-3-1-4	1-3-2-4
II	Ditylum brightwelli Coccinodiscus excentricus Coccinodiscus jonesianus Schroederella delicatula		Skeletonema costatum		
VIII		Thalassiosira subtilis Chaetoceros socialis			
IV	Peridinium quinquecomae	Lauderia annulata	Luderia borealis	Dactyliosolen mediterraneus	Eucampia zodiacus Ceratacorys horrida Streptotheca tamesis
III			Chaetoceros curvisetus Rhizosolenia calcaravis Asterionella mediterranea		
I			Thalassionema nitzschioides		Asterionella japonica
Fuera de grupos			Dinophysis trips		

-	2-1-3-4	1-2-4-3	2-1-4-3	1-4-2-3	1-3-4-2
---	---------	---------	---------	---------	---------

Stephanopyxis
palmeriana

Ceratium
tripos

Cyclotella
caspia

Chaetoceros
affinis
Chaetoceros
lorenzianus
Chaetoceros
dicymus
Chaetoceros
decipiens
Hemiaulus
sinensis
Chaetoceros
peruvianus

Chaetoceros
melchersianus
Bacteriastrum
hyalinum

Exuviaella
baltica

Nitzschia
delicatissima
Nitzschia
closterium
Nitzschia
seriata
Rhizosolenia
setigera
Rhizosolenia
delicatula
Rhizosolenia
fragilissima
Leptocylindrus
danicus
Eucampia
cornuta
Minuscula
bipes

Ditylum
sol

Oxytoxum cf.
mediterraneum
Hemiaulus
membranaceus

Oscillatoria
thiebautii
Rhizosolenia
styliformis
Richelia
intra-cellularis

VI

Chaetoceros
coarctatus

Goniodoma
polyedricum

X

Ceratium
furca
Ceratum
fuscum
Peridinium
oceanicum
Ceratum
trichoceros
Peridinium
punctulatum
Peridinium
conicum
Dinophysis
caudata
Peridinium
volsella

Proocentrum
micans
Pyrophacus
horologium

Peridinium
brochi
Podolampas
bipes

V

Coccolithus
huxleyi
Coniulax
polygramma

Hemiaulus
indicus
Peridinium
oblongum

Hemiaulus
hauckii

Fuera de
grupos

ALGUNAS DIFICULTADES ENCONTRADAS

Hay que llamar la atención sobre el hecho de que la suma de los cuadrados de las correlaciones (columna A de la tabla I) guarda relación con el cociente desviación típica/media (sobre datos transformados), en el sentido de que aquella suma es mayor en las especies más abundantes y de distribución más uniforme, como era de esperar. La comprobación de tal correspondencia sugiere la posibilidad o la conveniencia de encontrar otro índice más apropiado que la suma de los cuadrados de las correlaciones, como auxiliar en el proceso de extracción de grupos. Es tema que merece mayor atención, aunque posiblemente los distintos procedimientos afectarían solamente al orden con que aparecen las especies cabeza de grupo.

Además del procedimiento indicado para extraer grupos de especies asociadas, se ensayó otro, consistente en buscar, no sólo las especies con mayor correlación positiva con la cabeza de grupo, sino también la que mostraba con ella la máxima correlación negativa dentro del conjunto general, para considerarla como centro de otro grupo opuesto. Este procedimiento conducía, en parte, a los mismos grupos (por ejemplo, las especies de los grupos menos costeros —VI y X por lo menos— destacaban rápidamente de los primeros grupos), pero resultaba algo confuso, probablemente a causa del bajo valor absoluto de los coeficientes de correlación negativos. La escasez de coeficientes de correlación negativos de valor absoluto grande es una característica de este estudio, en comparación con los ejemplos de vegetación terrestre examinados hasta ahora por medio de matrices de correlación. Esta tendencia menos acusada a la mutua exclusión de las especies puede deberse tanto al gran número de muestras (que comprenden condiciones ambientales y espaciotemporales muy variadas) como al carácter relativamente uniforme de las comunidades planctónicas.

El problema de las especies poco abundantes y que tienen valores de cero en muchas muestras, plantea dificultades relacionadas también con el comentado. De la misma forma que en los análisis de presencia y ausencia por medio del χ^2 , la casilla de dobles ausencias está influida por el tamaño del área muestreada (que puede comprender zonas en las que es imposible la vida o el acceso de varias especies), el coeficiente de correlación puede ser alto entre especies que sólo tienen de común su rareza (y la presencia de numerosos ceros en la tabla). El extremo caricaturesco de esta situación sería el de dos especies no presentes en el área estudiada y que tendrían un coeficiente de correlación = 1.

Los recientes métodos de clasificación basados en la teoría de la

información (LANCE y WILLIAMS, 1966 ; MACNAUGHTON-SMITH, 1965) son sensibles también a este factor, pudiendo agrupar como muy afines a inventarios que sólo tienen de común el carecer de muchas especies abundantemente representadas en los otros.

Estos inconvenientes parecen inherentes a la necesidad de delimitar de alguna manera tanto la zona estudiada como las muestras recogidas dentro de ella. Parece vislumbrarse la necesidad de establecer clasificaciones o afinidades entre especies, de tipo flexible, que variarían según el tamaño de las áreas consideradas o incluso según factores de tipo histórico-temporal. Por otra parte, estos enfoques tendrían la ventaja de recoger el hecho, frecuentemente observado, de que las afinidades entre especies se alteran a medida que se extienden las observaciones a nuevas áreas. Las afinidades de distribución entre especies que son muy útiles para detectar, por ejemplo, las condiciones ambientales en una zona relativamente reducida, pueden desaparecer al ampliar el campo de estudio, perdiéndose una valiosa información de carácter más local.

A este respecto puede ser instructivo comparar los grupos a que se llega en el presente estudio con una clasificación intentada anteriormente para el Mediterráneo occidental (MARGALEF, 1966). Debe tenerse en cuenta que, tanto por el carácter más cosmopolita de las especies del fitoplancton, como por ciertas semejanzas acentuadas entre los Mediterráneos europeos y americano, existe un número muy elevado de especies comunes que hacen ideal tal comparación.

La verdad es que, en el detalle, existe un número muy grande de discrepancias y no es posible identificar enteramente grupos de las dos áreas. Puede haber contribuido a la disparidad el que los procedimientos usados no sean exactamente los mismos, pues para el Mediterráneo no se calculó una matriz de correlación entre densidades de células, sino una matriz de afinidades basada simplemente en presencias y ausencias, sin tomar en consideración la abundancia real. Sin embargo, es indiscutible que en líneas generales y, sobre todo, cuando se consideran grupos de grupos, existe, como no podría ser menos, una base de comparación : de una parte las especies menos neríticas (grupos VI, VIII, X del Mediterráneo ; V, VI y X del Caribe), luego diferentes agrupaciones en las que es posible reconocer muchas afinidades. Sin embargo, las condiciones ecológicas de las respectivas regiones establecen diferencias : en el Mediterráneo no existen aportaciones continentales como las que conducen a condiciones apropiadas a la vida del grupo *Skeletonema-Ditylum-Coscinodiscus* ; en cambio las aguas nutritivas pueden limitarse a cierta profundidad estableciéndose allí grupos de especies que, en la región de Margarita, con una igualación mayor vertical de los nutrientes, se seleccionan y agrupan de otro modo.

ANÁLISIS DE LAS COMPONENTES PRINCIPALES DE LA MATRIZ DE CORRELACIÓN

El análisis de las componentes principales de la matriz de correlación (HARMAN, 1960) resultó relativamente poco eficiente, debido al mal acondicionamiento de la matriz. La situación relativamente hiperesferoidal y la ausencia de direcciones de variación privilegiadas, contrasta con los ejemplos referentes a vegetación terrestre hasta ahora examinados por nosotros. La utilización de la matriz de varianza-covarianza en vez de la de correlación hubiese quizá llevado a un resumen más eficaz de la información, pero las especies más abundantes hubiesen dominado el análisis. Nuestro interés por las relaciones interespecíficas y el carácter «indicador» de especies relativamente poco abundantes nos hizo optar por las correlaciones. De todas maneras, si el principal objetivo del estudio es descubrir similitudes de comportamiento entre distintas especies, más que la reducción total o casi total de la información original a unos cuantos factores más manejables, se pueden obtener ya datos útiles sin que la exploración de la matriz sea exhaustiva.

Las especies más ligadas a las distintas componentes detectadas (caracterizadas por poseer los más altos coeficientes de carga) pueden servir como «indicadoras» o núcleos potenciales para grupos de especies indicadoras. Naturalmente, y a pesar de la posibilidad de aumentar el carácter discriminatorio de las especies por medio de rotaciones de los ejes principales considerados, la separación de estas especies en grupos sigue dependiendo de decisiones subjetivas, por ejemplo, de la elección del nivel de los coeficientes de carga.

Debido a las dificultades de descomponibilidad citadas, sólo se obtuvieron en el análisis cuatro componentes :

<i>Eigenvector</i>	<i>Eigenvalue</i>
1	5,43962
2	2,95128
3	2,27514
4	2,18604
Suma de <i>Eigenvalues</i>	12,85208

Los componentes citados representan sólo un 15,86 % (= 12,852/81) de la variación contenida en los datos originales. Su bajo valor y el escaso cambio que se observa en los últimos componentes es reflejo de

la ausencia de direcciones de variación especialmente útiles o importantes. Estos resultados son quizá de prever en casos en que el muestreo abarque combinaciones ambientales y temporales muy amplias, en los que las relaciones interespecificas pierden nitidez y el número de componentes se aproxima al de especies. Como es natural, nos encontramos con las mismas dificultades presentes en el examen de la matriz de correlación, y que conducían a aceptar relaciones muy complejas y reticuladas entre las especies.

El uso de correlaciones u otros índices de afinidad puede ser inadecuado para el análisis de los ecosistemas en cuanto a la distribución de especies, pero una vez elegido el sistema de correlaciones para el examen de las abundancias de especies, el análisis de componentes es seguramente el sistema más potente de los conocidos. En nuestro caso, aun habiéndose renunciado a la extracción de más de cuatro componentes,

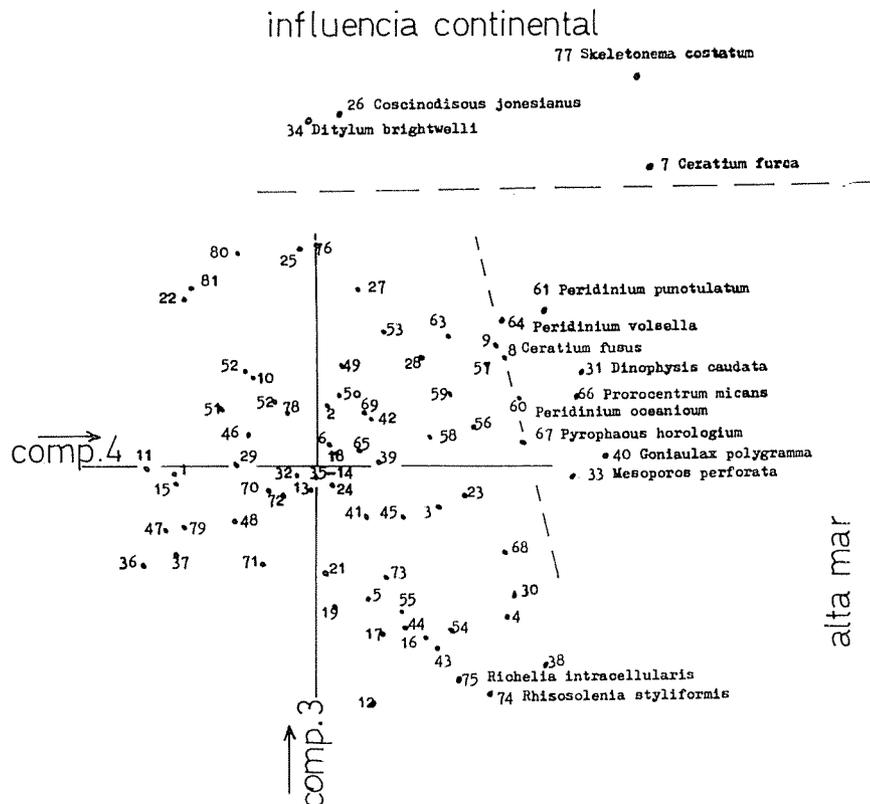


FIG. 3. — Posición de las especies estudiadas en relación con las componentes principales 3 y 4. Datos de tabla III. Se indican por entero los nombres de algunas especies, para poner de manifiesto una posible interpretación ecológica de las componentes consideradas.

estos pueden servir de base para una clasificación razonable de las especies en grupos. Los coeficientes de carga con relación a los cuatro componentes para las distintas especies figuran en la tabla III.

El procedimiento gráfico de trazar la posición de cada especie en un espacio cuyas coordenadas son los componentes 1 a 4, para reconocer luego constelaciones, puede tener utilidad. En la figura 3 se representa de esta forma y a título de ejemplo, la posición de las especies en función de los componentes 3 y 4, lo cual sirve también para ver las relaciones con los grupos definidos según el anterior procedimiento.

Se ha encontrado práctico utilizar los componentes principales de una manera muy sencilla, clasificando las especies según la componente para la cual posean el mayor coeficiente de carga. Un procedimiento parecido ha sido utilizado por CASSIE (1967) para clasificar en grupos los

T A B L A I I I

Lista de las especies cuyas relaciones se han analizado, con indicación de sus respectivos coeficientes de carga para cada uno de los cuatro primeros componentes principales. Las especies llevan un número de orden correlativo y detrás de él, entre paréntesis, el grupo al que pertenecen, de los distinguidos sobre la matriz de correlación

		Coeficientes de carga para los componentes principales			
		I	II	III	IV
1 (I)	<i>Asterionella japonica</i>	0,498	-0,046	-0,010	-0,179
2 (III)	<i>Asterionella mediterranea</i>	0,306	0,185	0,080	0,011
3 (VII)	<i>Asteromphalus cleveanus</i>	0,254	0,197	-0,050	0,155
4 (VII)	<i>Bacteriastrum delicatulum</i>	0,217	0,152	-0,196	0,248
5 (III)	<i>Bacteriastrum hyalinum</i>	0,212	0,326	-0,165	0,065
6 (VII)	<i>Ceratium buceros</i>	0,025	0,072	0,029	0,015
7 (V)	<i>Ceratium furca</i>	0,202	-0,114	0,388	0,432
8 (V)	<i>Ceratium fuscum</i>	0,007	-0,025	0,144	0,240
9 (V)	<i>Ceratium trichoceros</i>	0,127	-0,028	0,158	0,230
10 (IV)	<i>Ceratium tripos</i>	0,143	-0,120	0,119	-0,082
11 (IV)	<i>Ceratocorys horrida</i>	0,149	-0,089	0,000	-0,220
12 (III)	<i>Chaetoceros affinis</i>	0,436	0,193	-0,306	0,072
13 (X)	<i>Chaetoceros coarctatus</i>	-0,031	-0,058	-0,028	-0,008
14	<i>Chaetoceros constrictus</i>	-0,025	-0,004	-0,011	0,001
15 (III)	<i>Chaetoceros curvisetus</i>	0,496	0,078	-0,017	-0,182
16 (III)	<i>Chaetoceros decipiens</i>	0,350	0,259	-0,217	0,137
17 (III)	<i>Chaetoceros didymus</i>	0,417	0,367	-0,215	0,083
18 (IX)	<i>Chaetoceros fragilis</i>	0,156	-0,177	0,021	0,024
19 (III)	<i>Chaetoceros lorenzianus</i>	0,402	0,180	-0,178	0,021
20 (III)	<i>Chaetoceros melchersianus</i>	0,465	0,505	-0,147	0,094
21 (III)	<i>Chaetoceros peruvianus</i>	0,241	0,151	-0,125	0,011
22 (VIII)	<i>Chaetoceros socialis</i>	0,107	0,006	0,223	-0,170
23	<i>Coccolithus huxleyi</i>	0,030	-0,266	-0,038	0,190
24 (IX)	<i>Coscinodiscus concinnus</i>	0,035	-0,104	-0,018	0,019
25 (II)	<i>Coscinodiscus excentricus</i>	0,103	0,205	0,285	-0,022
26 (II)	<i>Coscinodiscus jonesianus</i>	0,053	0,228	0,458	0,032
27 (II)	<i>Coscinodiscus radiatus</i>	0,014	0,110	0,238	0,053
28 (III)	<i>Cyclotella cf. caspia</i>	0,279	0,289	0,143	0,134

T A B L A I I I (continuación)

		Coeficientes de carga para los componentes principales			
		I	II	III	IV
29 (IV)	<i>Dactyliosolen mediterraneus</i>	-0,018	0,017	0,004	-0,101
30 (VII)	<i>Dictyocha fibula</i>	0,115	-0,144	-0,164	0,253
31 (V)	<i>Dinophysis caudata</i>	0,008	-0,156	0,124	0,339
32	<i>Dinophysis tripos</i>	0,000	-0,007	-0,011	-0,027
33 (IX)	(<i>Dinoporella</i>) <i>Mesoporos perforata</i>	0,056	-0,173	-0,012	0,336
34 (II)	<i>Ditylum brightwelli</i>	0,180	0,353	0,449	-0,007
35	<i>Ditylum sol</i>	0,047	0,035	-0,010	0,001
36 (I)	<i>Eucampia cornuta</i>	0,409	-0,336	-0,126	-0,215
37 (IV)	<i>Eucampia zodiacus</i>	0,264	-0,178	-0,111	-0,180
38 (III)	<i>Exuviaella baltica</i>	0,323	0,210	-0,264	0,296
39	<i>Goniaulax polyedra</i>	-0,045	0,031	0,012	0,079
40	<i>Goniaulax polygramma</i>	0,031	-0,032	0,016	0,272
41 (X)	<i>Goniodoma polyedricum</i>	-0,006	-0,009	-0,063	0,065
42	<i>Hemiaulus hauckii</i>	0,031	0,016	0,065	0,077
43	<i>Hemiaulus indicus</i>	0,021	-0,047	-0,230	0,151
44 (VI)	<i>Hemiaulus membranaceus</i>	0,052	0,006	-0,206	0,111
45 (III)	<i>Hemiaulus sinensis</i>	0,298	0,202	-0,063	0,110
46 (IV)	<i>Lauderia annulata</i>	0,012	0,011	0,048	-0,081
47 (IV)	<i>Lauderia borealis</i>	0,351	0,124	-0,083	-0,196
48 (I)	<i>Leptocylindrus danicus</i>	0,376	-0,220	-0,072	-0,102
49 (I)	<i>Minuscula bipes</i>	0,139	-0,159	0,138	0,032
50 (I)	<i>Nitzschia closterium</i>	0,519	-0,275	0,094	0,027
51 (I)	<i>Nitzschia «delicatissima»</i>	0,562	-0,365	0,078	-0,123
52 (I)	<i>Nitzschia seriata</i>	0,590	-0,215	0,124	-0,090
53 (X)	<i>Noctiluca scintillans</i>	0,096	-0,147	0,147	0,086
54 (VI)	<i>Oscillatoria thiebautii</i>	-0,095	0,076	-0,210	0,170
55 (VI)	<i>Oxytoxum «mediterraneum»</i>	0,015	-0,056	-0,184	0,111
56 (V)	<i>Peridinium brochi</i>	0,100	0,088	0,054	0,200
57 (V)	<i>Peridinium conicum</i>	0,022	-0,107	0,133	0,222
58 (IX)	<i>Peridinium crassipes</i>	0,007	-0,104	0,039	0,144
59	<i>Peridinium oblongum</i>	0,148	-0,219	0,095	0,170
60 (V)	<i>Peridinium oceanicum</i>	0,008	-0,061	0,090	0,260
61 (V)	<i>Peridinium punctulatum</i>	0,024	-0,121	0,202	0,293
62 (IV)	<i>Peridinium quinquecorne</i>	0,021	0,029	0,086	-0,054
63 (V)	<i>Peridinium «trochoideum»</i>	0,144	-0,141	0,170	0,168
64 (V)	<i>Peridinium volsella</i>	0,046	-0,215	0,188	0,242
65 (V)	<i>Podolampas bipes</i>	0,047	-0,008	0,023	0,052
66 (V)	<i>Prorocentrum micans</i>	0,137	-0,201	0,093	0,336
67 (V)	<i>Pyrophacus horologium</i>	0,046	-0,137	0,032	0,266
68 (I)	<i>Rhizosolenia alata</i>	0,302	-0,228	-0,110	0,244
69 (III)	<i>Rhizosolenia calcaravis</i>	0,255	0,253	0,068	0,061
70 (I)	<i>Rhizosolenia delicatula</i>	0,475	-0,302	-0,030	-0,058
71 (I)	<i>Rhizosolenia fragilissima</i>	0,396	-0,306	-0,125	-0,070
72 (I)	<i>Rhizosolenia setigera</i>	0,474	-0,169	-0,034	-0,046
73 (I)	<i>Rhizosolenia stolterfothi</i>	0,561	-0,376	-0,034	-0,046
74 (VI)	<i>Rhizosolenia styliformis</i>	0,037	0,109	-0,292	0,224
75 (VI)	<i>Richelia intracellularis</i>	0,046	0,067	-0,273	0,182
76 (II)	<i>Schroederella delicatula</i>	0,189	0,261	0,291	0,001
77 (II)	<i>Skeletonema costatum</i>	0,503	0,417	0,307	-0,114
78 (IV)	<i>Stephanopyxis palmeriana</i>	0,145	0,166	0,073	-0,039
79 (IV)	<i>Streptothecca tamesis</i>	0,173	-0,107	-0,076	-0,170
80 (I)	<i>Thalassionema nitzschioides</i>	0,518	0,138	0,279	-0,100
81 (VIII)	<i>Thalassiosira subtilis</i>	0,225	-0,125	0,230	-0,157

componentes del zooplancton del Lago Maggiore. Si se consideran cuatro componentes, los cuatro grupos resultantes pueden subdividirse según la importancia relativa de la especie en las otras componentes. En resumen, cada especie se puede caracterizar por alguna permutación de las cifras 1 a 4, que expresan el orden decreciente de valores de las respectivas componentes (tablas I y II). Esta clasificación conduce a un total de 15 grupos, más unos grupitos poco representados, del total de 24 permutaciones posibles (tabla II).

La correspondencia entre estos grupos y los grupos I a X de la primera clasificación queda de manifiesto en la tabla II. Existen notables correspondencias: en particular los tres grandes conjuntos, nerítico, costero con influencia de aportes continentales, y con características más acentuadas de alta mar se reflejan en todas partes. Mayores discrepancias, probablemente interesantes, pero todavía no totalmente interpretables, se observan en los grupos, tal como vienen, o sea, sin reagrupar en conjuntos más amplios.

En este contexto se plantea el problema del significado de las componentes principales del análisis. Una cosa es clara, las especies pelágicas o menos neríticas, tienen valores altos en la componente 4, las neríticas en la componente 1 y, en cuanto a las influidas por sustancias de origen continental, el mayor coeficiente de carga se da para la componente 3. En cuanto a la 2 es difícil, por ahora, asignarle un significado preciso. Cada una de estas componentes refleja pues, combinaciones de factores no fácilmente separables; la oposición costa/alta mar se refleja, por lo menos en dos componentes.

CONCLUSIONES DE INTERÉS ECOLÓGICO GENERAL

Al término de este trabajo llegamos a dos clasificaciones, solamente superponibles en parte, del conjunto de especies en una serie de constelaciones o grupos de especies asociadas. Son tan poco coherentes que permiten poner en duda la existencia de grupos de especies características y ciertas premisas aceptadas tradicionalmente en fitosociología. Pero en parte, esto puede ser una consecuencia de la naturaleza de las comunidades planctónicas e incita a un estudio comparado entre éstas y las comunidades terrestres, que, de hecho, se comportan de manera un poco diferente frente al análisis, como ya se ha indicado.

Una próxima etapa debería ser examinar el significado de cada uno de los grupos en relación con los factores ecológicos que definen la distribución de las respectivas especies y, más adelante y en la medida de las posibilidades, examinar la eficacia de los grupos distinguidos en un análisis rápido de nuevas recolecciones de plancton en la misma área y en áreas distintas.

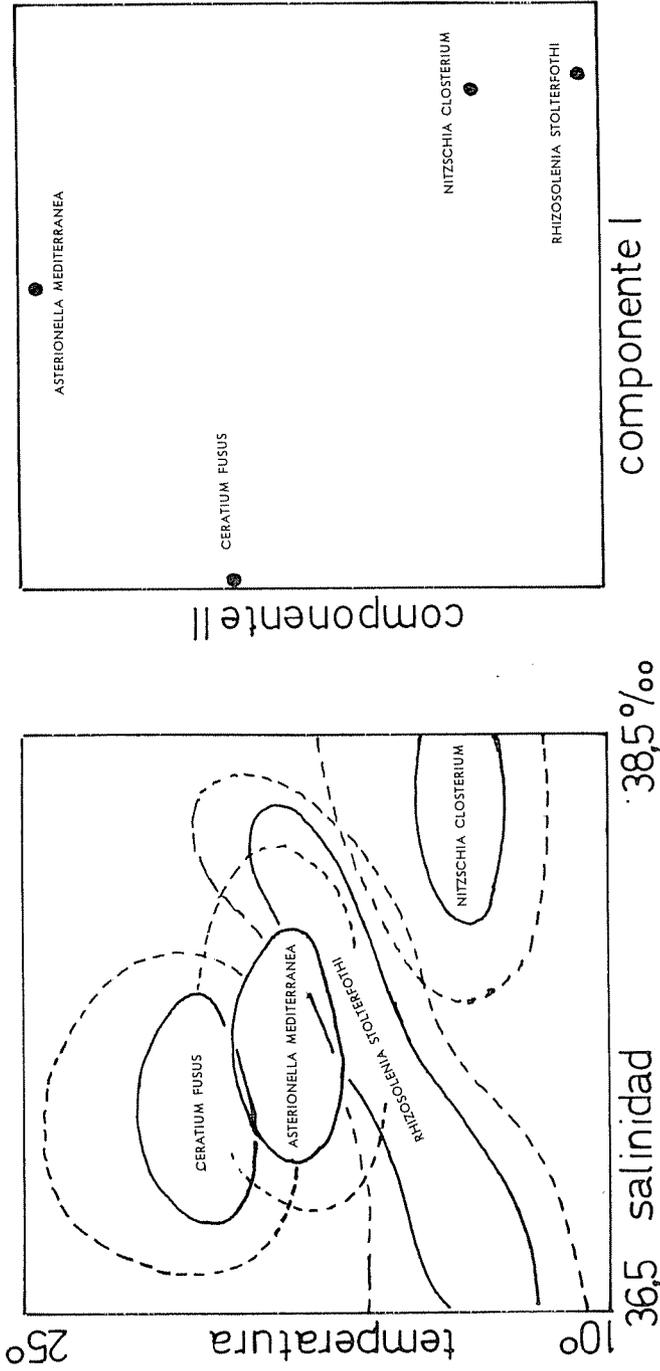


Fig. 4. — Ilustración de las dos formas de considerar al nicho definido por coordenadas en un espacio ecológico. A la izquierda, las coordenadas representan factores del ambiente y el nicho de una especie se representa por una nube de probabilidad alrededor de un núcleo de condiciones óptimas (la figura sintetiza observaciones realizadas en el Mediterráneo occidental). A la derecha, las coordenadas representan componentes principales y el nicho queda representado por un simple punto (datos del presente trabajo). En este segundo caso, la incertidumbre que antes estaba representada por la nube de probabilidad, queda transferida a la definición de las componentes principales en términos de factores del ambiente.

Aunque si se profundiza la discusión crítica del mismo, el concepto de «nicho» puede llegar a ser innecesario, no estará por demás recordar la pertinencia de este tipo de investigaciones en relación con la idea más cuantificable que podemos formarnos de los que es un nicho ecológico. Podríamos considerarlo como un espacio de probabilidad definido, para cada especie, dentro de un espacio de muchas dimensiones, cada una de las cuales representa uno de los factores que pueden distinguirse como formando parte del ambiente en que aquella especie vive. Es obvio que en este caso la especie estará representada por una nube de probabilidad, más densa en el volumen definido por las coordenadas que corresponden a la combinación óptima de factores ambientales. Esta forma de representación se ha utilizado, aunque muy simplificada, en los diagramas designados como de T-S-Plancton (fig. 4). El introducir el análisis factorial nos abre nuevas posibilidades. Como coordenadas podemos utilizar componentes principales en lugar de factores definidos. Entonces la especie queda representada por un solo punto y la indeterminación se traslada a la interpretación de los componentes en términos de los distintos factores ambientales.

Para terminar deseamos señalar que, cualquiera que sea el procedimiento seguido para definirlos, cada uno de los grupos encierra numerosas especies congéneres. Diversos *Peridinium*, diversos *Ceratium*, *Chaetoceros*, *Rhizosolenia*, *Nitzschia*, etc. se distribuyen juntos. Este hecho parece contradecir la hipótesis, frecuentemente admitida, según la cual la competencia es particularmente intensa entre especies que pertenecen a un mismo género. Debe buscarse, por tanto, una explicación de la situación particular que se observa en el plancton. De una parte es posible que, bajo ciertas circunstancias, la competencia pase al nivel genérico, existiendo mecanismos que permiten una diferenciación alta dentro del mismo género, lo cual es perfectamente natural que ocurra cuando determinadas sustancias ectocrinas comunes a las especies de un género actúan como agentes de competencia. Por otra parte, los fenómenos de sucesión y turbulencia pueden aumentar anormalmente la diversidad de las poblaciones fitoplanctónicas y una de sus manifestaciones sería la frecuente asociación de especies de un mismo género, que se suceden o alcanzan su máxima tasa de multiplicación en «paquetes» de agua separados, pero adyacentes y mezclables.

SUMMARY

Groups of associated species in the Caribbean phytoplankton. — Plankton counts in 1144 samples collected in an area of NE Venezuela (fig. 1), covering a wide range of depths, season and stations, were used, after logarithmic transformation. The problem, as stated, was not to classify the samples, but to find groups of species with a high degree of association among them, in order to use such groups for a rapid and routine classification of future samples. Only 81 species of a total of over 300 could be included in the program. Two limitations were obvious from the start: 1) Affinities due to proximity in space and time are perhaps more important in a continuous ecosystem, as the one here considered, than in the study of discrete patches of mosaic-like terrestrial vegetation, and they obviously blur the association due to ecological coincidence. 2) Even groups of species selected at random, may serve the purpose of classifying samples, so the success of a classification is no proof that grouping of species used is the best, and neither that it is simply mean.

The matrix of correlation between the densities of species was examined for groups or clusters of associated species. For every species a function was computed equal to the sum (80 terms) of the squared coefficients of correlation with all the other species. The species with the highest value of this function was selected as the head or core of the first group, and all the species with a high correlation coefficient with the first were joined to it in the first group of association (table I). The second cluster was headed with the next free species, and so on, up to ten clusters, plus nine species that remained isolated and were not too much common. It is possible to find a considerable ecological uniformity in the behaviour of the species associated in a group. The proportions of the different groups change in a very significant way according to the subareas in which the studied region can be divided according to hydrographic and other criteria (fig. 2). Comparison with similar classifications prepared for the Mediterranean, although many species are common and there is some agreement in the broader lines, show many differences in the detail. One of the major criticisms that can be made to this method is that the value of the correlation coefficients is excessively increased among the less frequent species.

The analysis of the principal components of the correlation matrix is not very efficient. In the case of the plankton, the hypersphaeroidicity and the lack of preferential directions is much more marked than in some examples concerning terrestrial vegetation. Only four principal components were extracted, representing only 15.86 % of the original variance; the coefficients of charge for the different species are tabulated in table III. The identification of the principal components in ecological terms is not easy, although component 4 has its highest values in the species of less neritic character, and component 3 is higher in species that develop in water with some admixture of substances of continental origin (not simply salinity). The species can be mapped on a space with principal components as coordinates (fig. 3), conducting to a grouping with obviously ecological meaning. It has been found practical to classify the species according to the principal component for which they have the maximum value of the coefficient of charge; each of the four groups can be subdivided according to the second important component and so on. The grouping at which one arrives (table II) has many points of contact with the clusters formed from the matrix, but there are also many differences of detail. In conclusion, it is not possible to define clear cut communities, or groups of associated species, or at least, much less here than in the case of terrestrial vegetation.

The concept of niche, if it is deemed necessary after all, has been equated with a space of probability with coordinates defined by intensity of environmental variables. If instead of environmental variables we accept principal components as coordinates, the niche could be reduced to a point, but the uncertainty is transferred to the definition of the principal components. Another observation of general ecological interest is the frequent intrageneric or congeneric association of species, much at variance with the commonly held opinion that exclusive competition is stronger inside a genus.

BIBLIOGRAFÍA

- CASSIE, R. M. — 1967. Principal component analysis of the zooplankton of Lake Maggiore, 1957-58. *Mem. Inst. Ital. Idrobiol.*, 21: 129-144.
- HARMAN, H. H. — 1960 *Modern Factor Analysis*. The University of Chicago Press, 469 pp.
- LANCE, G. N. & W. T. WILLIAMS. — 1967. A general theory of classificatory and sorting strategies. 1. Hierarchical Systems. *Computer J.*, 9: 373-380.
- MACNAUGHTON-SMITH, P. — 1965. *Some statistical and other numerical techniques for classifying individuals*. H. M. S. O., Home Office Research Unit Report, número 6.
- MARGALEF, R. — 1966. Análisis y valor indicador de las comunidades del fitoplancton mediterráneo. *Inv. Pesq.*, 30: 429-482.
- RALSTON, A. & H. S. WILF. — 1960. *Mathematical methods for Digital Computers*. New York.