



## CAPÍTULO 1:

**Significado biológico de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma****Gonzalo Halffter**

Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal  
Instituto de Ecología, A.C.  
Km 2.5 Carretera Antigua a Coatepec, 351.  
Congregación El Haya.  
Apartado Postal, 63  
Xalapa, Veracruz 91070, México  
Tel-fax: (228) 812 18 97  
halffter@ecologia.edu.mx

**Claudia E. Moreno**

Centro de Investigaciones Biológicas  
Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo  
Ciudad Universitaria  
Km 4.5 Carret. Pachuca - Tulancingo  
Pachuca, Hgo. 42184, México  
Tel y Fax: (771) 717 21 12  
cmoreno@uaeh.edu.mx

**Sobre Diversidad Biológica:  
El significado de las Diversidades  
Alfa, Beta y Gamma.**

## Editores:

Gonzalo Halffter, Jorge Soberón,  
Patricia Koleff & Antonio Melic

## Patrocinadores:

COMISION NACIONAL PARA EL  
CONOCIMIENTO Y USO DE LA  
BIODIVERSIDAD (CONABIO) MÉXICO

SOCIEDAD ENTOMOLÓGICA ARAGONESA  
(SEA), ZARAGOZA, ESPAÑA.

GRUPO DIVERSITAS-MÉXICO

CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y  
TECNOLOGÍA (CONACYT) MÉXICO

ISBN: 84-932807-7-1

Dep. Legal: Z-2275-05

**m3m: Monografías Tercer Milenio**  
vol.4, S.E.A., Zaragoza, España  
30 Noviembre 2005  
pp: 5 - 18.

Información sobre la publicación:  
www.sea-entomologia.org/m3m

## SIGNIFICADO BIOLÓGICO DE LAS DIVERSIDADES ALFA, BETA Y GAMMA

Gonzalo Halffter & Claudia E. Moreno

**Resumen:** En este trabajo se intenta precisar el significado biológico de tres términos ampliamente usados en relación a la riqueza de especies: diversidad alfa o puntual, diversidad beta o recambio de especies, diversidad gamma o del paisaje. Se comenta a qué niveles de las escalas espacial y temporal corresponden estas tres expresiones de la riqueza en especies, así como las relaciones que guardan entre sí. Esto lleva a analizar la influencia de los factores históricos (biogeográficos) y de los factores ecológicos en las tres distintas expresiones de la riqueza en especies. Así mismo, se plantean algunos de los efectos que la fragmentación de origen antrópico tiene sobre los distintos tipos de diversidad de especies.

**Palabras clave:** Diversidad alfa, diversidad beta, diversidad gamma, fragmentación de comunidades, grupos indicadores de riqueza de especies, especies turistas.

### Biological meaning of alpha, beta and gamma diversity

**Abstract:** In this study we attempt to determine the biological meaning of three terms that are widely used in the context of species richness: alpha or local diversity, beta diversity or species turnover, and gamma or landscape diversity. The spatial and temporal scales on which these three expressions of species richness occur are discussed, as are the relationships between them. This leads to an analysis of the influence of the historical (biogeographical) and ecological factors that affect these three different expressions of species richness. In addition, some of the effects of habitat fragmentation caused by human activities on species diversity are presented.

**Key words:** Alpha diversity, beta diversity, gamma diversity, community fragmentation, species richness indicator groups, tourist species.

### Introducción

El estudio de las distintas expresiones de la riqueza de especies se encuentra en circunstancias no excepcionales en las ciencias biológicas: la Ecología y la Ciencia de la Biodiversidad han tomado conceptos y formas de expresión de la Estadística y de la Teoría de Sistemas, lo que da una impresión de exactitud. Pero es más fácil la expresión matemática de los distintos aspectos de la biodiversidad que su interpretación biológica. En muchos casos la interpretación biológica carece de precisión. No se señalan los límites en espacio y en tiempo. Como consecuencia se tienen resultados que en apariencia están estadísticamente bien tratados, pero que no son comparables porque se refieren a entidades biológicamente distintas. En este artículo pretendemos precisar el sentido biológico de las diversidades alfa, beta y gamma de acuerdo a su posición en las escalas de espacio y tiempo.

Intentamos una reflexión (que de ninguna manera pretende ser exhaustiva) sobre varios puntos relacionados con la riqueza de especies: 1) ¿Qué representa esta riqueza, una propiedad de las comunidades (y por lo tanto de su estructura y funcionamiento), o una expresión de la historia evolutiva de un determinado espacio?; 2) ¿A que nivel (o niveles) de las escalas de espacio y tiempo tiene significado biológico el número de especies?

Partimos de la idea de que el número y calidad de las especies de una determinada comunidad no puede ser interpretado si no se toma en cuenta su relación con el *pool* regional de especies y, por lo tanto, con la evolución de un espacio mayor y de los paisajes que comprende. A su vez las relaciones ecológicas que se presentan en las comunidades influyen en las posibilidades que tienen las especies del *pool* regional para coexistir. Es decir, las diversidades alfa y gamma son interdependientes. Partimos de las premisas siguientes: i) dentro de las posibilidades del *pool* regional, la diversidad alfa (puntual) refleja las relaciones ecológicas que se encuentran en un espacio puntual; ii) la diversidad gamma (el *pool* regional de especies) es consecuencia de los procesos histórico-geográficos que actúan a nivel de mesoescala, condiciona y a su vez es influida por las diversidades alfa y beta; iii) es a nivel de paisaje o mesoescala donde las acciones humanas como cambio y fragmentación de comunidades tienen sus efectos más importantes (en términos de permanencia o extinción de especies), efectos que exagera o mal interpreta el análisis puntual de la riqueza de especies.

### Como situar la riqueza en especies entre las características del mundo vivo

La riqueza en especies de un espacio determinado la podemos estudiar bajo dos aproximaciones, cada una de las cuales implica supuestos y perspectivas distintas. Bajo la primera, consideramos que la entidad biológica superior a la población (en un orden jerárquico de complejidad creciente), es la *comunidad*<sup>1</sup>. La comunidad tiene una estructura y funcionamiento característicos, mismos que se determinan a través del proceso evolutivo. La riqueza de especies es uno de los parámetros que usamos para estudiar las comunidades. Este es el enfoque de la Ecología Mecanicista que dominó las primeras siete décadas del siglo XX. Cody y Diamond (1975), Emlen (1977) y Roughgarden (1989), entre otros, revisan esta tendencia en Ecología.

Para la segunda aproximación la riqueza en especies es una *realidad histórica*. Es el resultado de la evolución en espacio y tiempo. Las especies forman ensambles, pero su existencia es una realidad que no depende de la naturaleza de los ensambles. Ocurre lo contrario, las especies que existen en un espacio deter-

minan (junto con los factores ambientales) las características de los ensambles. Esta es la aproximación característica de la Macroecología, también la que corresponde a una naciente Ciencia de la Biodiversidad (El lector encontrará un examen y una amplia bibliografía de las dos aproximaciones en Brown *et al.*, 2001).

Podemos precisar las diferencias entre una y otra aproximación señalando que para la primera el interés en las especies deriva de lo que éstas nos explican de la estructura y función de cada comunidad. No todas las especies son igualmente importantes, en realidad son muy pocas las que por su biomasa, por su número de individuos o por su impacto funcional, afectan lo que pasa en una comunidad (de ahí el interés en Ecología por los índices que reflejan las abundancias o biomásas relativas de las distintas especies).

Para la segunda aproximación, las especies (abundantes o no, ecológicamente relevantes o no) son lo importante. Los ensambles (o comunidades) son arreglos temporales en los que las especies interactúan. Muchas de las características de las comunidades que existen en un área, dependen de las especies que la historia evolutiva (la Biogeografía) permite que existan en ese espacio.

Ambos enfoques son complementarios, ambos buscan sus paradigmas. Pero aunque no parece que en la cotidianidad del trabajo se vea siempre con claridad, ambos enfoques parten de visiones muy distintas de lo que es el universo de la vida. El confundir ambas aproximaciones lleva a líos, a veces graves. En las décadas de los años 80's y 90's del siglo pasado se hicieron varias especulaciones sobre el número de especies que contenían distintas comunidades. Con base en estas especulaciones se pasó a otras que pretenden que al transformar una determinada superficie de una comunidad se pierde un número proporcional de especies. Estas especulaciones llevan a cifras de extinción que los estudios de campo no confirman. La segunda serie de especulaciones no toma en cuenta que las especies no sólo son parte de una comunidad actual. Tienen una dinámica propia que las pueden llevar a sobrevivir las modificaciones de la comunidad y pasar a formar parte de ensambles distintos.

Tratemos de resumir los aspectos conceptuales que hemos venido discutiendo. Al estudiar las relaciones de los seres vivos con su ambiente, la Ecología

**Nota 1.** - En el texto utilizamos *casi* como términos equivalentes comunidad y ensamble. Sin embargo tratamos de dar una cierta diferencia al uso de uno u otro término. Usamos *comunidad* cuando queremos enfatizar la existencia de una unidad estructural y funcional. Igual que lo consideraba la Ecología Clásica (véase Odum, 1971) entendemos por comunidad la unidad que incluye todos los organismos de un área que interactúan entre sí y con el espacio físico, de manera que el flujo de energía tiende a una bien definida estructura trófica, con su correspondiente diversidad funcional. A través de su evolución en el tiempo, la comunidad se "cierra". La relación entre las distintas especies (poblaciones) que la integran se vuelve más definida e interdependiente. La misma naturaleza de las cosas (limitaciones de recursos y de espacio, organización de cadenas tróficas) lleva a la manifestación de algunas regularidades que son una expresión estadística emergente de las propiedades de la comunidad como sistema complejo (Margalef, 1991; Margalef usa el término ecosistema en lugar de el de comunidad). Como *ensamble* consideramos un conjunto de especies (poblaciones) que coexisten dentro de los mismos límites de espacio y tiempo. El concepto de comunidad hace énfasis en la interacción, el de ensamble en la coexistencia. Los ensambles locales pueden verse como conjuntos de especies cuya área de distribución geográfica coincide en un punto (Leitner & Rosenzweig, 1997; Arita & Rodríguez, 2002, 2004; Ricklefs, 2004). No son conceptos excluyentes. Puede enriquecer el discurso usar ambos según el grado de integración que suponemos tiene un conjunto de especies. Otra aproximación a las definiciones de estos términos es la propuesta por Fauth *et al.* (1996).

suele prescindir de la historia. La escala de tiempo en que se construyen los modelos ecológicos es muy corta. Las comunidades existen, están ahí, y lo que queremos averiguar es qué especies participan en su estructura y flujos, como son las relaciones entre estas especies en lo que se refiere a dominancia, equidad, homeostasis, etc., hasta llegar a modelos predictivos de lo que ocurre y de lo que puede ocurrir si se presentan cambios. A diferencia, para la Ciencia de la Biodiversidad las comunidades no existen como entes fijos. Existen las especies, cada una de ellas con una historia evolutiva y en un proceso de cambio permanente. Las especies se organizan en el tiempo y en el espacio en ensamblajes, estos ensamblajes se consolidan en lo que llamamos comunidades. En estos ensamblajes algunas especies tienen relaciones más o menos estables y funcionales, son las que establecen esa trama de cadenas que se considera esencial en la estructura y función de las comunidades. Pero muchas otras no participan en forma importante en esta trama.

La Ecología Mecanicista busca dar a cada especie un significado funcional dentro de un complejo mecanismo: la comunidad. Pero en realidad los seres vivos no tienen más propósitos que apropiarse de elementos y multiplicarse. Multiplicarse en historias no siempre relacionadas, no siempre semejantes, dando lugar a la diversidad. Si la diversidad de la vida es el resultado de alternativas de caos y secuencias causa-efecto que ocurren independientemente en el espacio y en el tiempo, en muchas, muchísimas líneas filéticas, no nos debe extrañar que tengamos tantas especies (véase Brooks y Willey, 1988).

El hombre (no solo el hombre industrial, el proceso empieza con los primeros agricultores), trata de poner un poco de orden en la naturaleza: escoge las plantas y los animales que mejor se adaptan a sus necesidades y los favorece. Milenio tras milenio de este quehacer han cambiado en mayor o menor grado todos los paisajes terrestres, con la excepción de los polares. Reducir la biodiversidad dando prioridad a las formas de vida (microorganismos, hongos, plantas y animales) que utilizamos, manejamos, e incluso criamos, es una función de orden. Como cualquier otra función de orden facilita la gerencia de sistemas complejos. Los hace más rentables en productos fácilmente utilizables, en energía aprovechable. Pero también reduce las opciones, las posibilidades. Hace que el mundo natural sea más lineal (Halfpter, 2000).

### Uso de grupos indicadores como parámetro de la riqueza en especies

Si el número de especies de un paisaje correspondiese al de papeles o nichos ecológicos en el conjunto de sus comunidades, una Ciencia de la Biodiversidad no tendría tareas que resolver. Pero en realidad, prácticamente siempre hay muchas más especies de las que podemos prever con un esquema mecanicista. Muchas más cuanto más compleja es la comunidad o el paisaje que estudiamos. Así, el número de especies de un monocultivo se puede aproximar mucho al de nichos previstos, pero en una selva o en un arrecife se separa totalmente.

Por otra parte, también ocurre que en un paisaje algunos nichos ecológicos no están cubiertos. Por ejemplo, en todos los paisajes tropicales y templado cálidos, los escarabajos que comen y desintegran el estiércol (Coleoptera: Scarabaeinae) forman dos grupos funcionales: los cavadores y los rodadores. En un paisaje concreto, en los pastizales que se sitúan a la altitud de Xalapa, Veracruz, México, no existen los rodadores a pesar de la fuerte oferta de estiércol (Arellano y Halfpter, 2003). Tanto la redundancia y sobreposición de especies como su falta, obedecen a las mismas razones: el número de especies está en parte determinado por las interacciones ecológicas, pero también por la historia evolutiva y biogeográfica del área en estudio y de los biota que la ocupan.

Para entender la importancia de ambos tipos de elementos: los ecológicos y los históricos, hemos propuesto el estudio conjunto de las diversidades alfa, beta y gamma a nivel de paisaje, sobre todo cuando es seguido por análisis comparativos entre paisajes en los que varían la historia biogeográfica o las características ecológicas (Halfpter, 1998; Moreno y Halfpter, 2001; Arellano y Halfpter, 2003; Pineda y Halfpter 2004; Pineda *et al.*, 2005).

Como es imposible trabajar con todas las especies de organismos que se encuentran en un lugar o en un paisaje, recurrimos al uso de grupos indicadores. Los grupos indicadores son conjuntos de organismos taxonómica y funcionalmente afines, que reúnen una serie de características ya precisadas en varias publicaciones (véanse citas más adelante). Conviene trabajar con varios grupos que respondan de manera distinta a las condiciones del paisaje y muy especialmente a los cambios antrópicos. Esto último, porque uno de los propósitos principales es determinar los efectos sobre la biodiversidad de distintas actividades humanas. Sobre el uso de grupos indicadores la bibliografía se ha multiplicado en los últimos años. Una lista inclusiva, pero no completa, comprende como revisiones: Noss, 1990; Halfpter y Favila, 1993; Favila y Halfpter, 1997; McGeoch, 1998; Halfpter, 1998; Caro y O'Doherty, 1999; y como ejemplos: Fenton *et al.*, 1992; Kremen, 1992; Pearson y Cassola, 1992; Pearson, 1994; Faith y Walker, 1996; Olivier y Beattie, 1996; Andersen, 1997; Dufrene y Legendre, 1997; Longino y Colwell, 1997; McGeoch y Chown, 1998; Jones y Enggleton 2000; Moreno y Halfpter, 2001; Davis *et al.*, 2001; Allegro y Sciaky, 2002; McGeoch *et al.*, 2002; Arellano y Halfpter, 2003 y bibliografía ahí citada. Por supuesto, el tipo de grupos indicadores que usemos dependerá del paisaje que vamos a estudiar: los grupos útiles en las selvas, pueden incluso no existir en paisajes de desierto.

Escogidos los grupos indicadores útiles para un determinado paisaje, podemos pretender dos cosas (dos cosas que en realidad son muy distintas): 1) tener una medida de campo que permita especular sobre la riqueza total de especies del paisaje. Es decir usar los grupos indicadores como un subrogado de la riqueza total, o al menos de algunos otros grupos (por ejemplo Carroll y Pearson, 1998; Pharo *et al.*, 1999; Blair, 1999; Williams-Linera *et al.*, 2005). 2) Tomar el número de espe-

cies y su abundancia en los grupos indicadores como un parámetro que permitirá comparar sitios distintos, o diferentes momentos en el tiempo. Estas medidas no van a ser una referencia directa del número total de biotas de un paisaje o comunidad, pero nos permitirán hacer las comparaciones antes mencionadas y también evaluar los efectos de la fragmentación y de los cambios de origen antrópico. Usar un grupo indicador, como indicador (valga la redundancia), aceptando que distintos grupos pueden tener tendencias distintas, es menos carismático que hablar de grandes cifras globales de especies, pero, por el contrario, más sólido.

### Diversidad Alfa

En una primera aproximación la diversidad alfa o diversidad puntual corresponde a un concepto claro y de fácil uso: el número de especies presentes en un lugar. Esta sencillez es engañosa. Bajo el término diversidad puntual en la bibliografía hay referencias a varias cosas diferentes, a veces muy diferentes. Como señala Gray (2000), desde la aparición del artículo de Whittaker (1960) en que propone el término de diversidad alfa, hay diferencias de criterio sobre lo que debe considerarse como tal. La principal diferencia se refiere a que medimos: la riqueza en especies de una muestra territorial, o la riqueza en especies de la muestra de una comunidad. Para Whittaker (1960, 1972) la diversidad alfa es la riqueza en especies de una muestra territorial. Así considerado el concepto necesita de precisión: ¿a que extensión corresponde una muestra territorial? ¿a una extensión puntual como consideró Whittaker, o a áreas mucho más grandes? (véase por ejemplo Hengeveld *et al.*, 1997; Harrison *et al.*, 1992). La diferencia es mucho mayor si consideramos que la muestra corresponde a la composición de una comunidad (véanse por ejemplo, Pielou, 1976; Underwood, 1986). ¿Qué límites vamos a aceptar para definir qué especies pertenecen a una comunidad? Incluso para la Ecología Clásica lo anterior representa un problema tanto teórico como práctico. Por ejemplo, Pielou (1976) señala que *no todas* las especies que se encuentran en un lugar forman parte de la comunidad que existe en ese sitio. Whittaker *et al.* (2001) presentan una revisión de las definiciones de riqueza de especies en relación a la escala espacial después de los trabajos de R.H. Whittaker, así como de las dificultades para dar un equivalente dimensional exacto a cada idea de diversidad "puntual".

Hemos intentado salir del complicado marasmo semántico, pero también conceptual, antes señalado, mediante dos pasos: 1) Definiendo punto o lugar mediante un compromiso entre espacio, estructura y tiempo; 2) Aceptando que hay distintos tipos de diversidad alfa y que cuanto más precisos seamos en definir cada uno de ellos, más fácil será saber que podemos comparar con que.

Consideramos como *punto* o *lugar* en relación al análisis de la riqueza en especies, la extensión mínima en términos de espacio y tiempo que contiene una muestra del conjunto de un ensamble funcional (o comunidad)<sup>2</sup>. Esta definición tiene la ventaja de que no impone *a priori* restricciones en espacio o tiempo. Por la com-

plejidad del ensamble estructural-funcional, las dimensiones en espacio y tiempo de una muestra de selva lluviosa no son iguales a las de una muestra equivalente de un bosque de coníferas.

Prescindiendo de asociar la diversidad alfa con una extensión territorial fija, este valor puede expresarse como: 1) El número de especies que tiene una comunidad en un punto determinado (*diversidad alfa puntual*). 2) Un promedio de valores puntuales correspondientes a diferentes lugares dentro de un paisaje ocupado por una misma comunidad (*diversidad alfa promedio*). 3) El número de especies que se colecta en un punto determinado en un cierto lapso de tiempo (*diversidad alfa acumulada*).

● *Diversidad alfa puntual*.- El número de especies de un grupo indicador que se encuentra en un determinado punto puede variar mucho de un lugar a otro, aún dentro de un mismo tipo de comunidad y en un mismo paisaje. Por ejemplo, en la selva mediana caducifolia del centro del Estado de Veracruz, México, en tres sitios próximos, Moreno y Halffter (2001) encontraron que la diversidad alfa puntual de murciélagos de dos familias neotropicales era de 10, 12 y 15 especies.

Los elementos que pueden influir en el número de especies que se encuentran en un lugar, sin que haya cambios importantes en las condiciones biológicas o ambientales del paisaje, son: 1) las especies raras; 2) las especies turistas; 3) fenómenos demográficos como el efecto de masa; 4) el área que ocupa la comunidad en estudio; 5) la heterogeneidad espacial del paisaje. Más adelante comentamos cada uno de estos elementos. Un enfoque conceptual para interpretar la riqueza de especies de un lugar que abre la comprensión a su posible gran variabilidad, es considerar esta riqueza como resultado de la interacción entre extinciones locales y eventos de colonización-recolonización, todo ello dentro de los límites que fija el *pool* regional de especies (Roslin, 2001). Esta es una aproximación que está de acuerdo con las ideas macroecológicas y de la Ciencia de la Biodiversidad.

Las especies raras son aquellas que viviendo y reproduciéndose en el lugar de muestreo, están representadas por poblaciones con muy pocos individuos. Su captura será mucho más aleatoria que la de otras especies. Al analizar los datos hay que tener cuidado de que no exista una relación estrecha entre la rareza y el sistema o universo de muestreo. Es muy difícil encontrar un sistema de muestreo que cubra en forma igual todas las especies de un grupo indicador, por lo que es aconsejable utilizar sistemas complementarios de muestreo (Longino & Colwell, 1997; Scharff *et al.*, 2003). La abundancia de especies raras parece mayor en los bosques tropicales (Hubbell & Foster, 1986; Rabinowitz *et al.*, 1986), posiblemente asociada a la mayor complejidad estructural de estas comunidades.

**Nota 2.**- Hay que tomar en cuenta que las especies con territorios más grandes (especialmente mamíferos y aves depredadoras de gran tamaño) suelen volverse "invisibles" al muestreo en áreas menores (Terborgh *et al.*, 1990: 225-6).

Las especies (o individuos) turistas son aquellos que en forma estocástica llegan al lugar del muestreo. Su presencia puede no ser tan aleatoria, ya que ciertos fenómenos físicos como la cercanía geográfica del área de origen, corrientes de aire o de agua, condiciones orográficas, etc., pueden favorecer su frecuencia. Las especies turistas se encuentran en la comunidad por periodos breves, no se reproducen en ella ni mantienen poblaciones estables. El número y frecuencia con que se encuentran individuos turistas están relacionados con que tan abierta sea la comunidad y su relación topológica con otras comunidades del paisaje. El concepto de turista se aplica a un determinado nivel de escala espacial. Una especie puede ser turista para una comunidad (nivel alfa puntual), pero pertenecer al grupo de especies permanentes del paisaje (nivel gamma), manteniendo poblaciones abundantes en otra(s) comunidad(es) del paisaje.

La cantidad de especies turistas varía mucho de uno a otro paisaje, así como dentro del mismo paisaje entre distintos grupos indicadores. En un estudio reciente (Pineda *et al.*, 2005) en el que se compara la diversidad alfa de tres grupos indicadores (murciélagos, ranas, escarabajos copronecrófagos) en el bosque de neblina y los cafetales con sombra en Veracruz Centro, México, se encontró que en los escarabajos la diversidad alfa entre distintos puntos de una misma comunidad, o entre capturas realizadas en el mismo sitio en tiempos diferentes, variaba tanto o más que entre los dos tipos de comunidad. Esta variación es debida a la presencia ocasional de individuos de especies turistas procedentes de lugares menos arbolados del mismo paisaje. Analizando el asunto, los autores proponen que el elevado número de escarabajos turistas está asociado con las perturbaciones antrópicas que sufre el bosque de neblina y por supuesto los cafetales, con una oferta excepcional de alimento, y como consecuencia de ambos fenómenos a una alta permeabilidad de los bordes de ambos ensambles.

La variación en la diversidad alfa de un punto puede estar también influida por fenómenos demográficos que ocurren fuera de él. Sería el caso del efecto de masa descrito por Shmida y Wilson (1985) que relaciona la llegada de individuos de una especie a la alta densidad demográfica de esa especie en otra comunidad del paisaje. La situación topológica, así como la extensión que ocupa el ensamble en estudio, influyen mucho en la importancia que puede tener el efecto de masa. Así, el número de especies de murciélagos colectados en un maizal próximo a bosque tropical guarda una relación directa con la extensión del área bajo cultivo. Cuanto menor es el área, mayor el número de especies extrañas (resultados coincidentes para murciélagos encontrados en dos paisajes distintos por Medellín y Equihua, 1998 y Moreno y Halffter, 2001).

La heterogeneidad del paisaje influye en la variación de la diversidad alfa puntual al permitir a las especies estar fuera de su hábitat óptimo. Esto parece ocurrir especialmente en regiones tropicales (Stevens, 1989).

La idea de que el número y composición de especies de un lugar es una característica dependiente de la

propia naturaleza del ensamble ahí existente, es una herencia de la Ecología Mecanicista (competencia y depredación son las principales fuerzas que determinan la riqueza en especies de la comunidad). Parecería ser que el número de especies que conviven en un lugar, independientemente de cuales sean las especies en particular, es estable dentro de límites estrechos aún por periodos largos de tiempo (véase Brown *et al.*, 2001). En realidad hay muy pocos trabajos destinados a analizar lo contrario, especialmente en condiciones tropicales. Un ejemplo de estos trabajos es el estudio en proceso sobre la riqueza de especies de escarabajos copronecrófagos en la Estación La Selva, Costa Rica (G. Halffter, F. Escobar y A. Solís, com. pers.). En este estudio se ha encontrado que entre 1969 y 1993 (fecha de dos muestreos intensivos) ha ocurrido un cambio importante: la aparición de *Canthon moniliatus* Bates en 1993, como muy abundante (cerca del 50% del total de todos los escarabajos capturados). Esta especie no fue capturada en 1969. La Estación La Selva es un área estrictamente protegida, en donde en el tiempo transcurrido entre 1969 y 1993 el único fenómeno importante es la gradual recuperación de la selva lluviosa especialmente en lo que se refiere a su macrofauna, reducida por la caza ilegal antes de 1969.

- *Diversidad alfa promedio.*- La expresión de la diversidad alfa como un promedio de valores puntuales correspondientes a distintos lugares con el mismo tipo de comunidad dentro de un paisaje, debe tomarse con cautela. Al promediar los valores puntuales se obtiene un panorama más general de la tendencia que tiene la diversidad en la comunidad como tal (este valor promedio puede acompañarse de alguna medida de la dispersión de los datos entre los distintos puntos del espacio). Sin embargo, los promedios reducen información, pues no permiten visualizar procesos espaciales como el efecto de masa.

- *Diversidad alfa acumulada.*- Este valor corresponde a la suma de las especies encontradas entre dos límites de tiempo. Su interpretación plantea problemas. En un extremo podemos llegar a suponer que es un valor numérico sin ningún significado biológico. Para alfa acumulada se consideran todos los nuevos registros de especies, pero no se excluyen las que ya no están (por emigración o muerte de los individuos). El número resultante nunca va a corresponder a una realidad. Es tanto más falso, cuanto mayor sea el intervalo de tiempo del registro. Sin embargo, el valor de alfa acumulada (como el de sus equivalentes a nivel regional: los inventarios de especies) tiene interés para algunos aspectos del análisis de la riqueza de especies. Así, un alfa acumulada alta en relación a alfa puntual es una evidencia de permeabilidad de un ensamble hacia la entrada de elementos extraños. Podemos esperar que comunidades alteradas o ensambles que resultan de una acción humana, presenten un alfa acumulada muy superior a cualquier valor de alfa puntual.

La comparación entre alfa acumulada y alfa puntual es una de las mejores maneras de determinar el número y calidad de las especies turistas en una comu-

nidad o localidad. Por otra parte, en muchos trabajos lo que se señala como diversidad puntual es en realidad alfa acumulada. Lo anterior por el tiempo transcurrido en el proceso de muestreo, tanto por razones técnicas como por falta de precisión en el planteamiento de trabajo (por ejemplo se acumulan los resultados de dos temporadas de captura). No pueden aceptarse como expresiones de alfa puntual valores que superen en número las especies que realmente conviven en un tiempo ecológico.

La diversidad alfa acumulada no es un equivalente a la diversidad beta temporal (véase más adelante). Este segundo valor mide el recambio de especies en un lugar en un lapso de tiempo, comparando los valores de alfa puntual separados justamente por ese lapso de tiempo.

### Diversidad Beta

La diversidad beta mide las diferencias (el recambio) entre las especies de dos puntos, dos tipos de comunidad o dos paisajes. Estas diferencias podrán ocurrir en el *espacio*, cuando las mediciones se hacen en sitios distintos en un mismo tiempo, o en el *tiempo*, cuando las mediciones se realizan en el mismo lugar pero en tiempos distintos. La definición de diversidad beta de Whittaker (1975) claramente se refiere a las especies como entidades taxonómicas y no a los números de especies. Cornell y Lawton (1992) formalizan la idea de que la diversidad beta es el enlace entre las diversidades local y regional, permitiendo integrar los conceptos de Whittaker a las nuevas ideas de la Macroecología. Koleff y Gaston (2002) miden el "spatial turnover" (diversidad beta) en términos de ganancia o pérdida de especies, y documentan la influencia de la escala espacial en las relaciones entre el "turnover", la diversidad puntual y la diversidad regional.

Los trabajos pioneros de Whittaker (1972) hicieron evidente que las variables ambientales asociadas a la diversidad alfa no corresponden en todo con aquellas ligadas a la diversidad beta. Mientras que la diversidad alfa se asocia con factores ambientales locales y con las interacciones entre poblaciones (en particular la competencia interespecífica), la diversidad beta está ligada con factores tales como la distancia (en el espacio y en el tiempo) entre los muestreos y la heterogeneidad ambiental.

Para análisis comparados, la diversidad beta es una medida de la heterogeneidad del paisaje para los grupos indicadores considerados. Así, en los paisajes templados muchos grupos de organismos muestran valores beta sorprendentemente bajos. En transectos hechos en Gran Bretaña de norte a sur y de este a oeste con distintos grupos de plantas y animales, se encontraron diferencias mínimas (Harrison *et al.*, 1992). En todos los lugares donde las condiciones eran propicias estaban las mismas especies de plantas y animales. Por el contrario, en un bosque tropical, aun sin cambios ambientales marcados, al desplazarnos encontramos un fuerte recambio de especies. Unas especies van sustituyendo a otras en general muy afines, en nichos iguales o muy semejantes (pero véase Condit *et al.*, 2002). Esta es quizá una de las razones de la extraordinaria riqueza en

especies de los bosques tropicales (véase Koleff *et al.*, 2003 y literatura ahí citada). Lo anterior tiene que ver con la llamada Regla de Rapoport, una de las pocas generalizaciones de la biogeografía ecológica. Esta regla se refiere a la tendencia de las especies tropicales a tener áreas de distribución más pequeñas que las de las zonas templadas (Rapoport, 1975, 1982; Stevens, 1989). Si la diversidad beta es inversamente proporcional al área de distribución promedio, la diversidad beta deberá ser mayor en zonas tropicales.

La confrontación de las diversidades alfa y beta ofrece una elegante explicación a un problema interesante. México es un país de megadiversidad, uno de los más ricos del mundo en especies de muchos grupos de plantas y animales. ¿Cómo compaginar esta riqueza con la diversidad puntual (alfa) moderada que encontramos en la mayor parte de los lugares y grupos? La explicación está en la excepcional heterogeneidad orográfica y en consecuencia climática de México, pero sobre todo en el hecho histórico de que en el territorio mexicano se encuentran y sobreponen dos regiones biogeográficas: Neártica y Neotropical, un fenómeno que con esta magnitud no se presenta en ninguna otra parte del mundo. Lo anterior da un altísimo recambio, una altísima diversidad beta (Arita, 1997; Arita y Rodríguez, 2001; Rodríguez *et al.*, 2003). A diferencia de Gran Bretaña, en el estado mexicano de Morelos, que es bastante más pequeño que la isla, en un transecto de pocos kilómetros se sustituyen varias veces faunas y flores distintas. (El valor moderado de alfa para México tiene algunas excepciones. El semiárido Valle de Tehuacan tiene la mayor riqueza en el mundo en especies de cactáceas, y es así mismo muy rico en otras familias de plantas). En conclusión, la megadiversidad de México es más el resultado del marcado recambio de especies entre sitios que de una particular riqueza de algunas localidades.

Rodríguez *et al.* (2003) señalan que al explorar la diversidad de especies dentro de las provincias mastofaunísticas de México, se encontró que la contribución de las diversidades alfa y beta a la riqueza regional varía geográficamente y se correlaciona con distintas variables ambientales. Mientras en algunas provincias se presentan elevados valores de beta, en otras se encuentran altos valores de alfa. La heterogeneidad ambiental, además de los factores históricos, contribuyen en gran medida a aumentar el recambio de especies (véase también Arita, 1993, 1997). Lo anterior ocurre especialmente en la provincia mastozoológica del Eje Neovolcánico (Sistema Volcánico Transversal), de las provincias más ricas del país y de mayor recambio.

### Diversidad Beta temporal

A lo largo del tiempo, la estabilidad en el número y calidad de especies dentro de las comunidades de un paisaje, puede ser mayor o menor, es decir, la diversidad beta temporal puede ser menor o mayor.

Moreno y Halffter (2001) comparan las especies de murciélagos en varias comunidades de un paisaje de Veracruz centro, México, muestreándolas en momentos diferentes a lo largo de dos años. Encuentran una serie de situaciones que en sus extremos son:

- ▶ Comunidades con alta diversidad alfa promedio y baja diversidad alfa acumulada.
- ▶ Comunidades con baja diversidad alfa promedio y alta diversidad alfa acumulada.

En el segundo caso se presentan altos valores de beta temporal, ya que el reemplazo de especies en el tiempo es muy alto (por ejemplo, en el caso de la vegetación secundaria). Se probó esta explicación comparando en cada tipo de vegetación las colectas de una noche con las de la noche siguiente, encontrándose que el recambio en la vegetación secundaria es significativamente mayor que en otros tipos de vegetación (Moreno y Halffter, 2001).

En términos de estabilidad del ensamble, las comunidades del primer tipo (con poca diversidad beta temporal) tienden a persistir con poco cambio si no hay variaciones en el medio físico. Las comunidades del segundo tipo (con alta diversidad beta temporal) cambian fácilmente, porque su composición esta fuertemente afectada por procesos estocásticos.

### Diversidad Gamma

La diversidad gamma es el número de especies del conjunto de sitios o comunidades que integran un paisaje. *Paisaje* es un área terrestre heterogénea pero distinguible, integrada por un conjunto de ecosistemas interactuantes que se repiten de forma similar (Forman y Godron, 1986). Formar parte de un paisaje significa compartir en cierto grado las condiciones ambientales, pero, muy específicamente, tener una historia biogeográfica común.

Al referir la diversidad gamma a un paisaje, la estamos asociando con una extensión espacial y con una historia geomorfológica y evolutiva común, no simplemente con un área grande que abarque muchos sitios.

A nivel de paisaje se encuentra la mayor homeostasis de las especies, ya que existe un flujo entre comunidades, entre lugares fuente y lugares receptores de metapoblaciones. A nivel de paisaje o a niveles de escala superiores es donde la extinción de especies representa una pérdida importante.

### Relaciones entre las diversidades Alfa y Gamma

Si podemos cuantificar la diversidad alfa y la diversidad beta de un paisaje, y descubrimos los factores o variables a los que está asociada cada una, podremos aproximarnos a una explicación de los patrones de diversidad de la región en su totalidad. (Whittaker *et al.*, 2001 enlistan las variables a las que se asocia la diversidad de especies a diferentes niveles de escala espacial, de local a global).

John H. Lawton (1999) en un importante artículo formula la pregunta de qué determina el número de especies en un gremio local o en un ensamble. La primera parte de la respuesta señala que el número y calidad de estas especies depende del *pool* regional y por lo tanto de la historia evolutiva de la biota y de la tierra.

Entre el *pool* regional y el ensamble local se presentan una serie de filtros que trabajan tanto en escalas espaciales como temporales, y que determinan que en un determinado lugar unas especies del *pool* existan y otras no. Estos filtros son los fenómenos ecológicos y ambientales que moldean las comunidades. Entender las relaciones entre las diversidades alfa y gamma, entre lo puntual y lo regional, entre los ensambles reales y el *pool* de posibilidades, es la única aproximación para comprender porque hay tantas especies; también por que unas especies están en un lugar y no en otro aparentemente similar.

Existen dos manifestaciones principales de la relación entre las diversidades alfa (local) y gamma (del paisaje o región). En las denominadas curvas de tipo I existe una relación lineal entre las diversidades alfa y gamma, lo que implica un valor constante para la diversidad beta. En las llamadas curvas de tipo II la diversidad alfa aumenta al incrementarse la diversidad regional, pero para valores altos de gamma la curva tiende a ser asintótica, de tal manera que la diversidad local ya no aumenta aunque la regional siga incrementándose. En estos casos, las regiones (o paisajes) con alta diversidad gamma deben esta característica a un alto valor de recambio de especies (diversidad beta), más que a una alta diversidad local (Cornell y Lawton, 1992; Lawton, 1999; Koleff y Gaston, 2002 y bibliografía ahí citada; Rodríguez *et al.*, 2003 y bibliografía ahí citada).

Como hemos señalado, para identificar adecuadamente la relación entre diversidad alfa y diversidad gamma es necesario realizar los estudios a una escala apropiada. En este sentido, muchos veces se considera como "local" (diversidad alfa) a la riqueza de especies de áreas extensas que incluyen una gran heterogeneidad ambiental, por lo que en realidad esta riqueza no refleja condiciones locales si no de paisaje (diversidad gamma). Por ello, para detectar con precisión tanto a la diversidad alfa como a la diversidad gamma es necesario que se trabaje con grupos biológicos adecuados y en áreas donde los individuos realmente coexistan e interactúen (Huston 1999).

Las relaciones entre las diversidades alfa y gamma tienen dos posibilidades extremas: 1) La diversidad alfa más alta encontrada comprende la totalidad o la mayor parte de la diversidad gamma; 2) Existen diferencias muy grandes entre los distintos valores de alfa encontrados (diferencias tanto cuali como cuantitativas). La diversidad gamma no es igual o muy semejante al valor más alto de alfa, es marcadamente mayor. En el primer caso, la diversidad gamma del paisaje está fuertemente determinada por la diversidad alfa de la comunidad más rica y tiene una contribución mínima de la diversidad beta. En el segundo caso ninguna comunidad es tan rica como gamma y la diversidad beta, a través de la complementariedad, es el principal responsable de la riqueza de gamma.

La relación entre alfa y gamma puede variar no sólo entre distintos paisajes, sino también entre distintos grupos indicadores. Así, en los murciélagos de un paisaje tropical con siete comunidades distintas, la riqueza de la selva subcaducifolia incluye el 90% de las especies

del paisaje (Moreno y Halffter, 2001). Si consideramos a la vegetación riparia, tenemos todas las especies. Esto quiere decir que los otros cinco tipos de comunidad existentes no aportan nada nuevo a la riqueza del paisaje. Sus faunas de murciélagos son muestras empobrecidas de la que se encuentra en la selva subcaducifolia. Por el contrario, para los escarabajos copro-necrófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en el mismo paisaje, existen dos faunas: una de bosque y otra de los terrenos poco arbolados, muy insolados, faunas que muestran una fuerte complementariedad, es decir que tienen muchas especies distintas. Cuando esto ocurre es una evidencia de que para el grupo indicador el paisaje tiene una historia heterogénea (Arellano y Halffter, 2003). Traducido a términos de conservación quiere decir que una sola comunidad protegida no será suficiente para asegurar la permanencia de toda la riqueza de especies del paisaje. Tendremos que pensar en estrategias de conservación que "aseguren" la continuidad de distintas condiciones, incluyendo ensambles con una cierta intervención humana.

Cuando en un paisaje la alfa más alta explica el valor de gamma, en cierta manera estamos llegando a un modelo de saturación por razones ecológicas (los sistemas de Tipo II, véase Lawton 1999 y literatura ahí citada). Cuando el valor de gamma depende principalmente de beta, tenemos sistemas de Tipo I. En estos, la riqueza de cada ensamble depende de la del *pool* regional, dentro de cuyos límites ocurrirán los procesos de recambio.

La mayor parte de las comunidades se encuentran entre los dos extremos antes señalados. Para Lawton (1999) la proporción entre sistemas de Tipo I y de Tipo II es de 4 a 1, por lo que debemos esperar que la diversidad beta sea un componente muy importante de la diversidad global. Lawton (1999) expone una serie de razones por las cuales los límites estrictos en el número de especies, impuestos por razones ecológicas, sólo imperan en pocas ocasiones.

Worthen (1996) ha expresado la relación entre la mayor alfa y gamma con el término *anidamiento*. Un alto anidamiento señala que la comunidad más rica contiene las especies que se encuentran en las comunidades menos ricas. Es un valor inverso al de beta. Mientras mayor es el anidamiento, menor es la diversidad beta y viceversa. Por ejemplo, los murciélagos del suroeste y sur de México presentan un alto anidamiento (Arita y Rodríguez, 2001). Un área de la comunidad más rica con las dimensiones adecuadas, puede asegurar la conservación de las especies de un paisaje. Sin estudios previos éste es el criterio que se ha seguido (si es que ha habido un criterio científico) para establecer la gran mayoría de los parques nacionales y reservas de la biosfera. Es un criterio válido para la gran mayoría de los ecosistemas templados, su aplicación a los trópicos es mucho más discutible.

¿Qué hacer cuando el anidamiento es muy bajo, en otras palabras cuando el valor de beta es muy alto, como ocurre en la mayor parte de los ecosistemas tropicales especialmente en regiones montañosas? En estas condiciones un área protegida, a no ser que incluya todo el paisaje (solo posible en condiciones muy específicas,

como una isla) nunca podrá comprender, ni siquiera en teoría, toda la biodiversidad. Habrá que pensar en otras alternativas, como sistemas regionales de reservas unidas por corredores, pero sobre todo en implementar programas de conservación participativos, en los que las medidas se tomen tanto dentro como fuera de los límites de las áreas protegidas (véase Halffter, 2005).

En trabajos muy recientes se analizan las relaciones entre la topología y fragmentación de un paisaje y la riqueza de especies y su composición en las distintas comunidades. Estudios como los de Roslin (2001) y Roslin y Koivunen (2001) muestran que las especies que constituyen un gremio o un grupo indicador en un determinado paisaje, aún utilizando los mismos recursos, no forzosamente muestran relaciones espaciales y dinámicas semejantes en todos los sitios muestreados.

En una primera aproximación, parecería un planteamiento opuesto a los de Hutchinson y MacArthur. Según las nuevas interpretaciones la composición de especies de una comunidad no está básicamente modelada por la competencia. Intervienen las posibilidades que da el *pool* de especies del paisaje o región (un fenómeno biogeográfico-histórico); la historia natural en el sentido más amplio de cada una de las especies; así como el azar. Sintetizando, que especies concurren en una comunidad o ensamble concreto dependerá de las características estructurales de la comunidad (biológicas y físicas, lo que ya señalaba la Ecología Clásica), pero también del *pool* de especies regional, de la historia natural y demografía de cada una de las especies, de la disposición topológica del paisaje como conjunto, y en buena medida del azar.

Los cambios en la riqueza de especies a nivel de paisaje no tienen forzosamente que ser en el mismo sentido (incremento, decremento), ni tener la misma magnitud que los cambios puntuales. Por ejemplo, la fragmentación y modificación parcial de un paisaje forestal se traducirá en pérdida de especies en condiciones puntuales (diversidad alfa). Pero el aumento en el reemplazo debido a la aparición de nuevas condiciones puede derivar en una mayor diversidad gamma para el paisaje, tanto por la entrada de nuevos colonizadores, como por el incremento de especies antes periféricas. Aunque la composición en especies del paisaje se mantenga estable, la acción antrópica: fragmentación de comunidades originales, introducción de cultivos, más espacios en sucesión, puede provocar cambios muy importantes tanto en los fragmentos remanentes como en los nuevos ensambles. Estos cambios afectarán la composición de especies y las frecuencias de las mismas. Los cambios, que a nivel puntual pueden ser drásticos, no forzosamente implican la extinción de una determinada especie(s) a nivel de paisaje. Haila (2002) insiste sobre lo complejo que es el proceso de fragmentación, lo mismo que las consecuencias que determina y su relación con la escala y el grupo de organismos en que se examina el fenómeno y sus efectos.

La fragmentación de un paisaje modifica las diversidades alfa y beta porque implica el establecimiento de nuevas condiciones, nuevos ensambles y la posible desaparición de otros. Sin embargo, mientras no se introduzcan especies exóticas a la región, y mientras no

desaparezcan especies dentro del conjunto del paisaje, la fragmentación no altera la riqueza de especies característica de una diversidad gamma. Si puede cambiar las proporciones en el número de individuos en que se presentan las distintas especies, así como su distribución espacial, y por lo tanto sus posibilidades de supervivencia.

Brown *et al.* (2001) señalan que en comparación con un determinado sitio o lugar, el *pool* regional contiene sustancialmente más especies, con un más amplio rango de requerimientos y tolerancias ecológicas. La existencia de este *pool* permite que si las condiciones cambian o algunas especies se extinguen localmente, otras pueden llegar al lugar. También la aparición de nuevos ensamblajes, de nuevas relaciones entre las especies. Estos nuevos ensamblajes pueden contener las especies que antes se encontraban en condiciones de borde o claro, o bien estar integrados por conjuntos de especies que como tales conjuntos son nuevos. Existen numerosos ejemplos de integración de estos ensamblajes “nuevos” compuestos por especies que se encontraban en la comunidad original, más especies que dominaban en los bordes o claros, incluyendo la participación de especies que no se encontraban antes y cuya presencia favorece las condiciones debidas al cambio (véase por ejemplo Halffter *et al.*, 1992; Arellano y Halffter, 2003, para pastizales con remanentes de elementos del bosque tropical). Teóricamente estos ensamblajes deberían ser inestables y ser reemplazados por una sucesión hacia la comunidad original. Esto puede ocurrir, pero también es posible que la presión continuada de alguna actividad antrópica (por ejemplo, la ganadería extensiva), o la pérdida o introducción de especies haga los nuevos ensamblajes más estables.

No conocemos estudios llevados a cabo en lapsos prolongados de tiempo que permitan pronosticar hasta que punto, incluso sin intervención humana, estos nuevos ensamblajes pueden ser estables. En general, tienden a considerarse como etapas pasajeras con pérdida de biodiversidad, lo que no parece siempre cierto.

## Perspectivas

De lo dicho aquí se apuntan varias ideas, algunas de ellas pendientes de profundizar.

- 1) Se confirma la necesidad de revisar los conceptos que persisten en muchos trabajos: la idea del equilibrio en ecología (véase Wiens, 1984, 1989), así como el concepto de comunidad “cerrada”, mantenida así por la competencia interespecífica. Se acentúa la necesidad de ver cada ensamble como una asociación peculiar y altamente dinámica (con pérdida y ganancia de especies), aún cuando la estructura básica permanezca.
- 2) Se acentúa la importancia del nivel de escala en los análisis de biodiversidad: un paisaje no es equivalente a un sitio amplificado. Fenómenos como la fragmentación tienen proyecciones e importancia totalmente distintas según el nivel de escala considerado. Los efectos de la fragmentación en un área re-

ducida no pueden extenderse a un paisaje o una región. Tampoco los efectos son iguales para todos los biota (véase Haila, 2002).

- 3) Un campo de investigación que apenas se inicia es el estudio de los efectos de la fragmentación-modificación antrópica sobre las tres expresiones de la biodiversidad que hemos examinado. Hay que desechar la visión simplista de que siempre y a cualquier nivel toda fragmentación o modificación de origen antrópico tiene efectos catastróficos sobre la diversidad biológica. Lo que frecuentemente ocurre con la diversidad alfa en los primeros tiempos siguientes a la perturbación, no se puede extrapolar automáticamente a nivel de paisaje o a periodos de tiempo mayores.

La perturbación antrópica parece tener efectos complejos que se relacionan directamente con el nivel de escala (en espacio y en tiempo) a que ocurre. Parece evidente, pero es necesario estudiarlo en más casos, que la perturbación antrópica afecta los mecanismos de homeostasis de las comunidades y permite la entrada al paisaje de especies extrañas.

- 4) Es por lo tanto prioritario explorar las distintas circunstancias en las cuales puede cambiar el número de especies del paisaje como resultado de la fragmentación-modificación. Por ejemplo, está el caso en que la comunidad dominante original ha sido totalmente modificada en el conjunto del paisaje, o bien, los fragmentos remanentes son tan pequeños que no pueden conservar toda la riqueza de especies de la comunidad dominante (para que esto ocurra, no debe quedar ningún fragmento de área suficientemente grande para conservar en forma viable toda la riqueza de especies). Cuando estas circunstancias se presentan, el número de especies del grupo indicador disminuirá en el paisaje. Sin embargo, hay que tomar en cuenta algunas consideraciones:

- a) Contra mucho de lo que se dice, pueden sobrevivir especies características de la comunidad dominante, aunque ésta comunidad (ensamble) esté en su límite de supervivencia o haya desaparecido. Por ejemplo, muchas especies vegetales son capaces de restablecer una población viable a partir de los propágulos que crecen bajo la cobertura de árboles de selva que han quedado aislados en áreas abiertas (Guevara *et al.*, 1986; Guevara *et al.*, 1992). Al pensar en la continuidad en el tiempo de las comunidades, hay que insistir que la continuidad (por supuesto con cambio) la tienen las poblaciones, es decir, las especies. Las comunidades son ensamblajes que se presentan porque las poblaciones se asocian en determinadas condiciones de espacio y tiempo. Determinar cuántas y cuáles especies pueden sobrevivir en las nuevas condiciones de origen antrópico y en qué forma pueden aumentarse sus posibilidades de supervivencia, es un ejercicio que ofrece posibilidades al ligar análisis de la biodiversidad con conservación.
- b) La fragmentación-modificación va a facilitar la penetración al paisaje de especies que antes no exis-

tían en él. Es evidente que la fragmentación de las selvas incrementa la extensión y continuidad de las formaciones heliófilas y de las especies que prosperan en estas condiciones. Hay especies que así entran al conjunto del paisaje. Pueden ser (i) especies de paisajes próximos, cuya expansión es favorecida por las nuevas condiciones, o (ii) especies invasoras exóticas (Parker y Reichard, 1998; Parker *et al.*, 1999). En el paisaje tropical del centro de Veracruz, *Digitonthophagus gazella* (F.) y *Euoniticellus intermedius* (Reiche) son especies de escarabajos coprófagos invasoras (Montes de Oca y Halffter, 1998). Una pregunta muy interesante es si estas especies invasoras hubiesen entrado sin las perturbaciones antrópicas. El problema puede plantearse a nivel alfa y a nivel gamma. A nivel alfa, cuando permanece la comunidad original de selva, no hay penetración de los invasores, bien por las condiciones ambientales (sombra), por competencia excluyente, o por escasez del alimento preferido (excremento de ganado vacuno). A nivel paisaje los escarabajos invasores penetran incluso sin fuertes modificaciones antrópicas recientes, pues dentro de su heterogeneidad el paisaje de Veracruz tiene áreas secundarias favorables.

Veamos dos ejemplos de la relatividad de las modificaciones debidas a las acciones humanas. Pineda *et al.* (2005) al estudiar los efectos de la conversión del bosque de neblina a cafetal sobre tres grupos indicadores (murciélagos, escarabajos copronecrófagos y ranas) en Veracruz centro, México, encuentran que los murciélagos no perciben las diferencias entre los dos tipos de vegetación; los escarabajos muestran cambios, pero sobre todo la presencia de especies turistas procedentes de otras formaciones del paisaje, mismas que penetran favorecidas por las alteraciones; las ranas muestran claramente un decremento en el número de especies al pasar del bosque al cafetal.

En los dos grupos que muestran cambios, pero específicamente en los escarabajos, las especies abundantes permanecen estables (según datos de un periodo de 11 años), no así las especies representadas por pocos individuos que incluso en tiempos cortos muestran fuertes cambios. Estos se atribuyen a la permeabilidad de los bordes de ambos ensambles (especialmente del cafetal). Permeabilidad e inestabilidad (hay una fuerte influencia antrópica) permiten la entrada de especies turistas que no se establecen de manera permanente en los ensambles. Estas especies proceden de otros hábitats del mismo paisaje, pero algunas de ellas incluso de paisajes colindantes. En otras condiciones (Bolivia) comparando el bosque tropical lluvioso con la sabana natural, se encuentran grandes diferencias estables en las faunas de Scarabaeinae. En estas condiciones los ecotonos no representan zonas de mezcla o gradación, sino que ambos ensambles están separados por un abrupto "turnover". Prácticamente no se encuentran especies comunes a los dos ensambles (Spector, 2004; Spector & Ayzama, 2003). Acerca de las relaciones entre los fragmentos y la matriz circundante,

y el inconveniente de considerar a esta última, siempre, como un mar hostil que rodea a las islas-fragmentos.

- 5) Para lo que va a ocurrir al cabo de pocos años en los fragmentos creados por la actividad antrópica, es muy importante la naturaleza de la matriz que los rodea. Si esta matriz está compuesta por vegetación altamente modificada o por cultivos, la recolonización por especies propias de la vegetación original será difícil. Por el contrario, si esta matriz corresponde a la vegetación original o a un tipo de vegetación estructuralmente semejante (el caso citado de los cafetales con sombra-bosque de niebla, Pineda *et al.*, 2005), la recolonización de los fragmentos después de la perturbación inicial, será mucho más fácil. Se ha señalado (Gascon *et al.*, 1999; Laurence, 1999) que aquellas especies de vertebrados tropicales que toleran o hacen uso de la matriz, tienden a ser menos vulnerables a la fragmentación que aquellas que la evitan.
- 6) La diversidad biológica representada por número y calidad de especies es muy variable a nivel puntual, pero muy conservadora a nivel paisaje. En el paisaje ocurren procesos homeostáticos que tienden a conservar el conjunto de especies. Como todo proceso homeostático, el romperlo necesita energía: un cambio mayor.
- 7) Que se considera como diversidad alfa es un punto clave para poder comparar los resultados de distintas publicaciones. Es frecuente que como expresión de alfa se den valores que en realidad corresponden a un conjunto de comunidades del paisaje, o aún a todo el paisaje. La única forma de evitar estas confusiones es señalando en cada caso (cada comunidad) que se entiende como punto o lugar.
- 8) En la consideración de la riqueza de especies que debe tomarse como alfa las especies turistas plantean un problema real ¿Deben considerarse como parte de la comunidad aún cuando su presencia sea ocasional y aleatoria? El número de especies turistas puede ser elevado e influir en los valores de la diversidad puntual. Una solución (no ideal) es no considerar aquellas especies que en el conjunto de muestras de una misma comunidad sólo estén representados por tres o menos individuos. Si el número de muestras es significativo y si se han empleado sistemas de captura complementarios, lo más posible es que estas especies sean turistas en la comunidad y no especies raras. Eliminando estas especies (que no tiene significado ecológico) añadimos valor de diagnóstico a la expresión de alfa. Sumamente útil para distinguir las especies turistas de las raras, será el conocimiento de su historia natural, así como el de otros hábitats dentro del paisaje o en paisajes próximos (de donde pueden proceder las especies turistas y en los que pueden ser abundantes).
- 9) Conocer las especies turistas tiene un valor de diagnóstico en relación a la vulnerabilidad relativa de la comunidad en estudio frente a elementos extra-

ños. También conocer de donde vienen las especies turistas nos dará información sobre posibles fuentes de colonización en el transcurso del tiempo.

- 10) Es evidente que el trabajar con grupos indicadores, aún cuando utilicemos varios de ellos, no da una imagen completa de lo que pasa con el conjunto de la biodiversidad. Siempre es posible que algunas plantas y animales respondan de manera distinta a como lo hacen los grupos indicadores empleados. Los autores que proponen el empleo de cierto grupo taxonómico o gremio ecológico como indicador de la diversidad se basan en características biológicas generales y en su facilidad de captura (bibliografía citada) pero en general no consideran las respuestas del grupo en función del tiempo y del espacio. Un grupo puede ser excelente indicador a escala local, pero no serlo a escala regional; o bien, un grupo puede ser fácilmente detectable, pero sus poblaciones muy inestables en el tiempo. Varios grupos indicadores debidamente seleccionados pueden mostrar tendencias distintas que en complementariedad den una visión más completa de cual es la riqueza de especies y su cambio en distintos niveles de escala.
- 11) Un área de investigación que merece también atención es la relacionada con la diversidad beta temporal. Hasta ahora tenemos estudios comparativos de comunidades delimitadas espacialmente. Pero las

comunidades también tienen límites temporales y los cambios en el tiempo pueden ser tanto de gran relevancia para entender los procesos que determinan a la diversidad biológica. Análisis de datos recopilados en distintos tiempos, así como nuevos estudios a largo plazo, podrían mostrar patrones acerca de la permanencia de las comunidades en el tiempo.

### Agradecimiento

Este artículo forma parte de los estudios subvencionados por los proyectos de Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO-México), Convenio No. FB904/BE012/03; Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT-México), Proyecto No. 25260-5-37514V; Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura, Oficina Regional de Ciencia para América Latina y el Caribe (UNESCO-Montevideo), Contrato No. 3.011.4; SEP-CONACYT 2003-C02-44312; y Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Programa Institucional de Investigación (PII) UAEH-DIP-ICBI-AAB-014.

## Bibliografía

- Allegro, G. & R. Sciaky. 2002. Assessing the potential role of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators in poplar stands, with a newly proposed ecological index (FAI). *Forest Ecology and Management*, **175**: 275-284.
- Andersen, A. N. 1997. Using ants as bioindicators: multiscale issues in ant community ecology. *Conservation Ecology*, **1**: 8 (on line).
- Arellano, L. & G. Halffter. 2003. Gamma diversity: derived from and a determinant of alpha diversity and beta diversity. An analysis of three tropical landscapes. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, **90**: 27-76.
- Arita, H.T. 1993. Riqueza de especies de la mastofauna de México. In R.A. Medellín y G. Ceballos (Eds.). *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México*. Pp 109-128. Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C., México, D.F.
- Arita, H.T. 1997. Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatan, Mexico. *Journal of Animal Ecology*, **66**: 83-97.
- Arita, H.T. & P. Rodríguez. 2001. Ecología geografía y macroecología. In J. Llorente-Bousquets y J.J. Morrone (Eds.). *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones*. Pp. 63-80. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 227 pp.
- Arita, H.T. & P. Rodríguez. 2002. Geographic range, turnover rate and the scaling of species diversity. *Ecography*, **25**: 541-553.
- Arita, H.T. & P. Rodríguez. 2004. local-regional relationships and the geographical distribution of species. *Global Ecology and Biogeography*, **13**: 15-21.
- Blair, R. B. 1999. Birds and butterflies along an urban gradient: surrogate taxa for assessing biodiversity? *Ecological Applications*, **9**(1): 164-170.
- Brooks, D. R. & E. O. Wiley. 1988. *Evolution as entropy: Toward a unified theory of biology*. The University of Chicago Press. 415 pp.
- Brown, J.H., S. K.M. Ernest, J.M. Parody & J. P. Haskell. 2001. Regulation of diversity: maintenance of species richness in changing environments. *Oecologia*, **126**: 321-332.
- Caro, T.M. & G. O'Doherty. 1999. On the use of surrogate species in conservation biology. *Conservation Biology*, **13**: 805-814.
- Carroll, S.S. & D.L. Pearson. 1998. Spatial modelling of butterfly species richness using Tiger Beetles (Cicindelidae) as a bioindicator taxon. *Ecological Applications*, **8**(2): 531-543.
- Cody, M. L. & J.M. Diamond. 1975. *Ecology and evolution of communities*. The Belknap Press of Harvard University Press, 545 pp.
- Condit, R., N. Pitman, E.G. Leigh Jr., J. Chave, J. Terborgh, R.B. Foster, P. Nuñez, S. Aguilar, R. Valencia, G. Villa, H.C. Muller-Landau, E. Losos & S.P. Hubbell. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, **295**: 666-669.
- Cornell, H.V. & J.H. Lawton. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*, **61**: 1-12.
- Davis, A.J., J.D. Holloway, H. Huijbregts, J. Krikken, A.H. Kirk-Spriggs & S.L. Sutton. 2001. Dung and beetles as indicator of change in the forests of northern Borneo. *Journal of Applied Ecology*, **38**: 593-616.
- Dufrene, M. & P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, **67**(3): 345-366.
- Emlen, J.M. 1977. *Ecology: an evolutionary approach*. Addison-Wesley Publishing Co., 493 pp.
- Fauth, J.E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits, W.J., Van Buskirk, J. & McCollum, S.A. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist*, **174**: 282-286.
- Faith, D.P. & P.A. Walker. 1996. How do indicator groups provide information about the relative biodiversity of different sets of areas?: on hotspots, complementarity and pattern-based approaches. *Biodiversity Letters*, **3**: 18-25.
- Favila, M. E. & G. Halffter. 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoológica Mexicana*, **72**: 1-25.
- Fenton, M. B., L. Acharya, D. Audet, M. B. C. Hickey, C. Merriman, M.K. Obrist & D. M. Syme. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the neotropics. *Biotropica*, **24**(3): 440-446.
- Forman, R.T. & M. Godron. 1986. *Landscape Ecology*. New York, John Wiley & Sons.
- Gascon, C., T. E. Lovejoy, R. O. Bierregaard, J. R. Malcolm, P.C. Stouffer, H. Vasconcelos, W.F. Laurence, B. Zimmerman, M. Tocher & S. Borges. 1999. Matrix habitat and species persistence in tropical forest remnants. *Biological Conservation*, **91**: 223-229.
- Guevara, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola & J. Laborde. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science*, **3**: 655-664.
- Guevara, S., S. Purata & E. Van der Maarel. 1986. The role of remnant trees in tropical secondary succession. *Vegetatio*, **66**: 74-84.
- Gray, J. S. 2000. The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **250**: 23-49.
- Haila, J. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications*, **12**(2): 321-334.
- Halffter, G. 1998. A strategy for measuring landscape biodiversity. *Biology International*, **36**: 3-17.
- Halffter, G. 2000. Medir la biodiversidad. In F. Martín-Piera, J.J. Morrone y A. Melic (eds.). *Hacia un proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PrIBES 2000*. Pp 11-18. Monografías Tercer Milenio, Vol. 1, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, 326 pp.
- Halffter, G. 2005. Towards a culture of biodiversity conservation. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, **21**(2): 133-153.
- Halffter, G., M.E. Favila & V. Halffter. 1992. Comparative studies on the structure of scarab guild in tropical rain forest. *Folia Entomológica Mexicana*, **84**: 131-156.
- Halffter, G. & M. Favila. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International*, **27**: 15-21.
- Harrison, S., S.J. Ross & J.H. Lawton. 1992. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, **61**: 151-158.

- Hengeveld, R., P.J. Edwards & S.J. Duffield. 1997. Characterization of biodiversity: Biodiversity from an ecological perspective. In V.H. Heywood and R.T. Watson (eds.). *Global Biodiversity Assessment*. Pp. 88-106. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hubbell, S.P. & R.B. Foster. 1986. Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In J. Diamond y T.J. Case (Eds.) *Community Ecology*, pp. 314-329. Harper and Row Pub., New York.
- Huston M.A. 1999. Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos*, **86**: 393-401.
- Jones, D.T. & P. Eggleton. 2000. Sampling termite assemblages in tropical forests: testing a rapid biodiversity protocol. *Journal of Applied Ecology*, **37**: 191-203.
- Kremen, C. 1992. Assessing the indicator properties of species assemblages for natural areas monitoring. *Ecological Applications*, **2**(2): 203-217.
- Koleff, P. & K.J. Gaston. 2002. The relationships between local and regional species richness and spatial turnover. *Global Ecology and Biogeography*, **11**: 363-375.
- Koleff, P., K.J. Gaston & J.J. Lennon. 2003. Measuring beta diversity for present-absence data. *Journal of Animal Ecology*, **72**: 367-382.
- Laurance, W.F. 1994. Rainforest fragmentation and the structure of small mammal communities in tropical Queensland. *Biological Conservation*, **69**: 23-32.
- Lawton, J.H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos*, **84**: 177-192.
- Leitner, W.A. & M.L. Rosenzweig. 1997. Nested species-area curves and stochastic sampling: a new theory. *Oikos*, **79**: 503-512.
- Longino, J. T. & R. K. Colwell. 1997. Biodiversity assessment using structures inventory: Capturing the ant fauna of a tropical rain forest. *Ecological Applications*, **7**(4): 1263-1277.
- Margalef, R. 1991. *Teoría de los Sistemas Ecológicos*. 290 pp. Universitat de Barcelona.
- McGeoch, M. A. 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Review*, **73**: 181-201.
- McGeoch, M. A. & S. L. Chown. 1998. Scaling up the value of bioindicators. *Trends in Ecology and Evolution*, **13**(2): 46-47.
- McGeoch, M.A., B. J. Van Rensburg & A. Botes. 2002. The verification and application of bioindicators: a case study of duna beetles in a savanna ecosystem. *Journal of Applied Ecology*, **39**: 661-672.
- Medellin, R. A. & M. Equihua. 1998. Mammal species richness and habitat use in rainforest and abandoned agricultural field in Chiapas, Mexico. *Journal of Applied Ecology*, **35**: 13-23.
- Montes de Oca, E. & G. Halffter. 1998. Invasion of Mexico by two beetles previously introduced into the United States. *Studies in Neotropical Fauna & Environment*, **33**: 37-45.
- Moreno, C.E. & G. Halffter. 2001. Spatial and temporal analysis of the alpha, beta and gamma diversities of bats in a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation*, **10**: 367-382.
- Noss, R.F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology*, **4**(4): 355-364.
- Odum, E.P. 1971. *Fundamentals of Ecology*. Tercera edición. 574 pp. W.B. Saunders Co. Philadelphia, Pa.
- Oliver, I. & A.J. Beattie. 1996. Designing a cost-effective invertebrate survey: a test of methods for rapid assessment of biodiversity. *Ecological Applications*, **6**(2): 594-607.
- Parker, I.M. & S.H. Reichard. 1998. Critical issues in invasion biology for conservation science. In P.L. Fiedler and P.M. Kareiv (Eds.). *Conservation biology for the coming decade*. Chapman & Hall, New York. pp. 283-305.
- Parker, I.M., D. Simberloff, W.M. Lonsdale, K. Goodell, M. Wonham, P.M. Kareiva, M.H. Williamson, B. Von Holle, P.B. Moyle, J.E. Byers & L. Goldwasser 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions*, **1**: 3-19.
- Pearson, D.L. 1994. Selecting indicator taxa for the quantitative assessment of biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **345**: 75-79.
- Pearson, D.L. & F. Cassola. 1992. World-wide species richness patterns of Tiger Beetles (Coleoptera: Cicindelidae): Indicator taxon for biodiversity and conservation studies. *Conservation Biology*, **6**(3): 376-391.
- Pharo, E.J., A.J. Beattie & D. Binns. 1999. Vascular plant diversity as a surrogate for bryophyte and lichen diversity. *Conservation Biology*, **13**: 282-292.
- Pielou, E. C. (Ed.) 1976. *Population and Community Ecology*. 424 pp. Gordon and Breach, Chicago.
- Pineda, E. & G. Halffter. 2004. Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. *Biological Conservation*, **117**: 499-508.
- Pineda, E., C.E. Moreno, F. Escobar & G. Halffter. 2005. Frog, bat and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, Mexico. *Conservation Biology*, **19**: 400-410.
- Rabinowitz, D., S. Cairns & T. Dillon. 1986. Seven forms of rarity and the frequency in the flora of the British Isles. In M.E. Soulé (Ed.) *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity*, pp. 182-204. Sinauer, Sunderland.
- Rapoport, E. H. 1975. *Areografía: Estrategias Geográficas de las Especies*. Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Rapoport, E.H. 1982. *Areography: Geographical Strategies of Species*. Pergamon Press, Oxford.
- Ricklefs, R.E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, **7**: 1-15.
- Rodríguez, P., J. Soberón & H.T. Arita. 2003. El componente beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), **89**: 241-259.
- Roslin, T. 2001. Spatial population structure in a patchily distributed beetle. *Molecular Ecology*, **10**: 823-837.
- Roslin, T. & A. Koivunen. 2001. Distribution and abundance of dung beetles in fragmented landscapes. *Oecologia*, **127**: 69-77.
- Roughgarden, J. 1989. The structure and assembly of communities. In: J. Roughgarden, R.M. May & S.A. Levin (Eds.) *Perspectives in ecological theory*. Pp. 203-226. Princeton University Press.
- Scharff, N., J.A. Coddington, C.E. Griswold, G. Hormiga & P.P. Björn. 2003. When to quit? Estimating spider species richness in a Northern European deciduous forest. *The Journal of Arachnology*, **31**: 246-273.
- Shmida, A. & M.V. Wilson. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, **12**: 1-20.
- Spector, S. & S. Ayzama. 2003. Rapid turnover and edge effects in dung beetle assemblages (Scarabaeidae) at a

- Bolivian Neotropical Forest-savanna ecotone. *Biotropica*, **35**(3): 394-404.
- Stevens, G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographic range: how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist*, **113**: 240-256.
- Terborgh, J. S. Robinson, T.A. Parker III, C.A. Munn & N. Pierpont. 1990. Structure and organization of an Amazonian forest bird assemblage. *Ecological Monographs*, **60**: 213-238.
- Underwood, A.J. 1986. What is a community. In D.M. Raup and D. Jablonski (Eds.). *Patterns and Processes in the History of Life*. Pp. 351-367. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg.
- Whittaker, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monographs*, **30**: 279-338.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, **21**(2/3): 213-251.
- Whittaker, R.H. (Ed.). 1975. *Communities and Ecosystems*. Macmillan, New York. 385 pp.
- Whittaker, R.J., K.J. Willis & R. Field. 2001. Scale and species richness: Toward a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, **28**: 453-470.
- Williams-Linera, G., M. Palacios-Ríos & R. Hernández-Gómez. 2005. Fern richness, tree species surrogacy, and fragment complementarity in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation*, **14**: 119-133.
- Wiens, J.A. 1984. On understanding a non-equilibrium world: Myths and reality in community patterns and processes. In D.R.J. Strong, D. Simberloff, L.G. Abele and A.B. Thistle (Eds.). *Ecological communities. Conceptual Issues and the Evidence*. Pp. 439-457. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, U.S.A.
- Wiens, J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, **3**: 385-397.
- Worthen, W.B. 1996. Community composition and nested-set analyses: Basic description for community ecology. *Oikos*, **76**: 417-426.