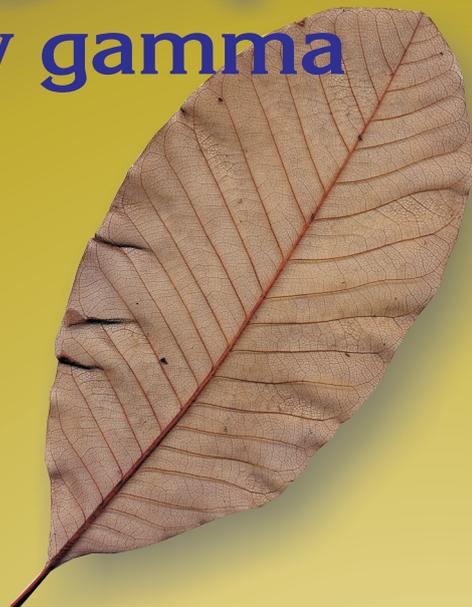


Sobre Diversidad Biológica:
El significado de las Diversidades

α β γ
alfa, beta y gamma

Gonzalo Halffter
Jorge Soberón
Patricia Koleff
& Antonio Melic
(eds.)



S.E.A.



CONABIO



CONACYT

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología



DIVERSITAS
an international programme
of biodiversity science

m3m
vol. 4
Monografías
3er Milenio

**Sobre Diversidad Biológica:
El significado de las Diversidades
alfa, beta y gamma**



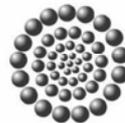
S.E.A.



CONABIO



DIVERSITAS
an international programme
of biodiversity science



CONACYT
Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología

Zaragoza, 2005

Primera edición: 30 Noviembre 2005

Título:

***Sobre Diversidad Biológica:
el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma.***

Editores:

Gonzalo Halffter, Jorge Soberón, Patricia Koleff & Antonio Melic

ISBN: 84-932807-7-1

Dep. Legal: Z-2275-05

m3m : Monografías Tercer Milenio
vol. 4, SEA, Zaragoza.

Patrocinadores del volumen:

• **SOCIEDAD ENTOMOLÓGICA ARAGONESA (SEA)**

<http://entomologia.rediris.es/sea>

Avda. Radio Juventud, 37; 50012 Zaragoza (ESPAÑA)

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

• **GRUPO DIVERSITAS-MÉXICO**

• **CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA (CONACYT) MÉXICO**

Portada, diseño y maqueta: A. Melic

Imprime:

GORFI, S.A. Menéndez Pelayo, 4 - Zaragoza (España)

Forma sugerida de citación de la obra:

Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff & A. Melic (eds.) 2005. *Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. m3m-Monografías Tercer Milenio, vol. 4. SEA, CONABIO, Grupo DIVERSITAS & CONACYT, Zaragoza. IV + 242 pp.

Sobre Diversidad Biológica:
El significado de las Diversidades

$\alpha\beta\gamma$

alfa, beta y gamma

Gonzalo Halffter
Jorge Soberón
Patricia Koleff
& Antonio Melic
(eds.)





S.E.A.

Sociedad Entomológica Aragonesa

D. Antonio Melic Blas
Presidente

D. César González Peña
Vicepresidente

D^a Inés Montañés Alcaine
Secretaria

Comité Editorial:
Director Publicaciones: A. Melic
Comité científico-editorial compuesto por
22 entomólogos



DIVERSITAS
an international programme
of biodiversity science

Grupo DIVERSITAS

Dr. Gonzalo Halffter
Presidente

Dra. Claudia E. Moreno
Secretaria Técnica



CONABIO

**Comisión Nacional para el
Conocimiento
y Uso de la Biodiversidad**

Ing. José Luis Luege Tamargo
Secretario Técnico

Dr. José Sarukhán Kermez
Coordinador Nacional

Mtra. Ana Luisa Guzmán y López Figueroa
Secretaría Ejecutiva

M. en C. María del Carmen Vázquez Rojas
Dirección de Evaluación de Proyectos



CONACYT

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología

Dr. Gustavo Chapela Castañares
Director General

Dr. Efraín Orestes Aceves Piña
Director de Asuntos Internacionales

Lic. Clara Morán Andrade
Subdir. de Organismos Multilaterales
y Estrategia de Cooperación

CONCEPTOS Y MEDIDAS DE LA DIVERSIDAD BETA

Patricia Koleff



CAPÍTULO 2:

Conceptos y medidas de la Diversidad Beta

Patricia Koleff

Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
Liga Periférico – Insurgentes Sur 4903
Col. Parques del Pedregal.
14010 México, D.F. México.
Tel: +52(55) 5528 9105;
Fax: +52(55)5528 9131
pkoleff@xolo.conabio.gob.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: 19 – 40.

Información sobre la publicación:

www.sea-entomologia.org/m3m

Resumen: La diversidad beta captura un aspecto fundamental de la diversidad de especies: el reemplazo espacial de la identidad de las especies entre dos o más áreas. Sin embargo, se han relacionado varios conceptos, tales como el reemplazo espacial a través de gradientes, diferenciación entre muestras, distancia ecológica, grado de sobreposición de la distribución de las especies y complementariedad en la composición. Esto ha llevado a sugerir numerosos métodos y medidas para estimarla, y ha hecho imposible la comparación estricta de estudios.

Evalué 25 medidas basadas en datos de presencia/ausencia, expresándolas con una terminología común para comparar algunas de sus propiedades básicas, y ejemplificamos con análisis empíricos algunas implicaciones de los patrones espaciales del recambio de especies.

Este estudio sugiere una nueva perspectiva en la forma de evaluar y expresar los patrones de diversidad beta para probar importantes hipótesis que pueden contribuir al mejor entendimiento de la estructura de los ensamblajes de especies a través del espacio.

Palabras clave: Aves, diversidad beta, recambio espacial, Gran Bretaña, Sudáfrica.

Concepts and measurements of beta diversity

Abstract: Beta diversity captures a fundamental aspect of species diversity: spatial replacement in species identity between any two or more areas. However, diverse concepts have been linked, such as turnover along gradients, turnover through space, a measure of the difference between samples, ecological distance, a function of changing habitat, the degree of species distributions overlap and complementarity in species composition, which has led to suggestions for a number of methods and measures to estimate it, and has made strict comparison of studies impossible.

I evaluated 25 published measures of beta diversity based on presence/absence data, expressing them in common terms in order to compare some of their basic properties, and exemplified, by means of empirical analyses, some implications of the spatial patterns of species turnover.

This study suggests a new perspective on assessing and expressing beta diversity patterns to test important hypotheses that may contribute to a better understanding of the structure of species assemblages across space.

Key words: Aves, birds, beta diversity, species turnover, Britain, South Africa.

Introducción

Tradicionalmente se han distinguido tres componentes de la diversidad de especies: *alfa* o diversidad local (α), diversidad *beta* o diferenciación (β), y *gamma* o diversidad regional (γ). Originalmente la diversidad alfa fue caracterizada por Whittaker (1960, 1972) como el número de especies a escala local (diversidad dentro del hábitat, *within-habitat diversity*), la diversidad gamma como el número de especies a escala regional, y la diversidad beta la relación entre la diversidad gamma y alfa (diversidad entre hábitats, *between-habitat diversity*).

Sin embargo, el uso de los términos de diversidad alfa, beta y gamma se ha extendido a diferentes escalas no obstante que algunos autores los han usado estrictamente en relación a la escala espacial (ver Gray, 2000; Whittaker *et al.*, 2001). En la práctica, los términos ‘local’ y ‘regional’ han sido comúnmente usados sólo en un sentido relativo, y la diversidad alfa simplemente se refiere a la riqueza de especies en una escala de resolución más fina

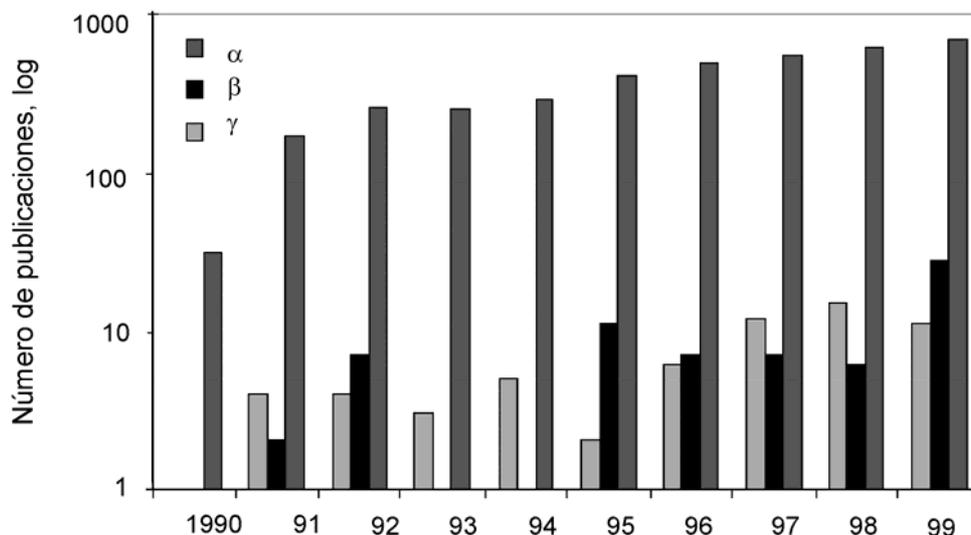


Fig. 1. Número de estudios publicados para cada componente de la diversidad en la pasada década, obtenida de *BIDS ISI Enhanced Web Service*.

que la diversidad gamma. Asimismo, la diversidad beta ha sido usada en un sentido más amplio, para expresar el reemplazo espacial en la identidad de las especies entre dos o más áreas, *i.e.* una medida de la diferencia en la composición de especies entre dos o más ensamblajes locales o regionales. En este capítulo usaré los términos “diversidad beta”, “recambio de especies” “reemplazo de especies” y “recambio espacial” de forma alternada. Entonces, para un nivel dado de riqueza de especies regional, conforme se incrementa la diversidad beta, las localidades individuales diferirán más marcadamente una de la otra y representarán una menor proporción de las especies que habitan en la región.

La diversidad beta, en el sentido más amplio, se ha referido también en la literatura como: (i) β -diversidad interna o patrón de diversidad, (ii) diversidad entre-hábitats o diversidad entre-sitios y (iii) diversidad γ , diferenciación geográfica o diversidad δ .

Se han propuesto una variedad de definiciones y conceptos asociados con la diversidad beta. Muchos de estos conceptos se traslapan (ejemplos: Whittaker, 1960, 1972, 1977; Routledge, 1977, 1984; Cody, 1986; Colwell & Coddington, 1994; Blackburn & Gaston, 1996b; Loreau, 1996; Pharo *et al.*, 1999), tales como:

- (a) recambio a través de gradientes,
- (b) recambio espacial,
- (c) una medida de la diferencia entre muestras,
- (d) distancia ecológica,
- (e) una función del cambio de hábitat,
- (f) el grado en que las distribuciones de especies se traslapan
- (g) complementariedad en la composición de las especies

En resumen, como se ha reconocido desde hace tiempo, la diversidad beta captura un aspecto fundamental del patrón espacial de la diversidad, y su estudio es primordial para entender los patrones geográficos de

riqueza de especies (Whittaker, 1960, 1972; Cody, 1975; Wilson & Shmida, 1984; Shmida & Wilson, 1985; Gaston & Williams, 1996; Gaston & Blackburn, 2000; ver Tabla I). No obstante, la diversidad beta ha recibido sorprendentemente una limitada atención empírica (Fig. 1), particularmente cuando se contrasta con el vasto número de estudios de diversidad local o alfa (Fig. 1; por ejemplo Ricklefs, 1987; Rohde, 1992; Ricklefs & Schluter, 1993; Rosenzweig, 1995; Gaston & Williams, 1996; Gaston, 2000; Gaston & Blackburn, 2000); particularmente esto se observa cuando se contrasta con la atención puesta con la diversidad gamma o regional en el contexto de patrones de variación de la riqueza de especies y sus determinantes (Blackburn & Gaston, 1996b; Mourelle & Ezcurra, 1997; Price *et al.*, 1999).

A pesar del relativo espaciamiento de los estudios empíricos, se han hecho numerosas generalizaciones acerca de cómo serían los patrones espaciales de diversidad beta, tales como que el reemplazo de especies tiende a incrementarse hacia latitudes menores (Bell, 2001; Gaston & Williams, 1996; Mourelle & Ezcurra, 1997; Brown & Lomolino, 1998). Los estudios empíricos sobre diversidad beta, aún con resultados extremadamente variables, se han enfocado a aspectos tales como (Tablas II y III): (i) cambios en la composición de especies a través de gradientes ambientales o espaciales (por ejemplo Whittaker, 1960, 1972; Cody, 1975, 1986, 1993; Routledge, 1977; Wilson & Shmida, 1984; Harrison *et al.*, 1992; Blackburn & Gaston, 1996b; Mourelle & Ezcurra, 1997; Willig & Gannon, 1997) o entre parches de hábitats similares (ej. Whittaker, 1977; Harrison, 1997, 1999; Harte *et al.*, 1999; Bini *et al.*, 2001); (ii) el grado de asociación o similitud entre sitios o muestras (ej. Magurran, 1988; Price *et al.*, 1999; Bini *et al.*, 2001), y (iii) la identificación de zonas de transición (ej. Maldonado & Uriz, 1995; Williams, 1996a; Poynton & Boycott, 1996; Naranjo *et al.*, 1998; Williams *et al.*, 1999; Gaston *et al.*, 2001; van Resenburgh *et al.*, 2004).

Tabla I. Definiciones usadas para expresar la diversidad beta.

Sólo se incluyen las definiciones novedosas que extienden la idea o que incluyen diferentes conceptos o determinantes para una definición anterior.

Fuente	Año	Definiciones originales y conceptos asociados con la diversidad- β
Whittaker	1960	la magnitud del cambio de la composición de una comunidad, o el grado de diferenciación, en relación a un complejo de gradientes ambientales a un patrón de ambientes
Whittaker	1972	la proporción del reemplazo de especies o el cambio biótico en gradientes ambientales
Bratton	1975	el cambio por unidades de gradientes
Cody	1975	la tasa a la cual... las especies en los censos son reemplazadas... en cada punto del gradiente de hábitats
Whittaker	1975	la magnitud del cambio en, o el grado de diferenciación en la composición entre un conjunto de muestras,... la división de gradiente de hábitats entre las especies,... expresa un tipo de distancia ecológica – el grado en el cual las muestras difieren una de otra en la composición de especies debido a su separación en un gradiente ambiental, o por otros factores
Wilson & Shimida	1984	representa el número de comunidades presentes.... la magnitud de la heterogeneidad que podría esperarse si hubiera exactamente un número dado de comunidades distintas presentes
Cody	1986	una función del hábitat ... conforme los hábitats cambian en gradientes topográficos o climáticos se encuentran nuevas especies mientras otras desaparecen
Cody	1993	principalmente una función de la diferencia de hábitats, su extensión territorial y su contiguidad
Magurran	1988	es esencialmente una medida de qué tan diferentes (o similares) son los hábitats o las muestras en términos de variedad (y a veces de abundancias) de las especies que se encuentran en ellos
Harrison <i>et al.</i>	1992	el recambio total en la identidad de especies entre localidades dentro de las regiones tiene dos elementos denominados diferenciación de hábitats y equivalencia ecológica éstas corresponden respectivamente a la variedad de hábitats dentro de una región y al reemplazo de especies entre unidades disyuntas de los mismos hábitats
Colwell & Coddington	1994	el concepto de complementaridad cubre la distinción en la composición de especies sobre un amplio espectro de escalas ambientales, tales como diferencias entre hábitats y a nivel paisajístico en gradientes ambientales ('diversidad beta' o 'recambio espacial')
Weiher & Boylen	1994	la anidación (una medida de que tanto los sitios menos ricos en especies pueden considerarse simplemente subconjuntos de hábitats más diversos) se ha descrito como una medida recíproca de la diversidad- β
Oksanen & Tonteri	1995	Se usa con dos significados diferentes en relación a la vegetación.... La tasa instantánea de cambio en un punto de gradiente, o la longitud total de un gradiente evaluado por el cambio en la composición de la comunidad
Harte & Kinzig	1997	El grado de sobreposición de composición de especies en parches de hábitat a varias distancias una de otra
Southwood & Henderson	1999	medida de los atributos: el número de hábitats distintos en una región y el reemplazo de una especie por otra entre partes disjuntas del mismo hábitat
Williams <i>et al.</i>	1999	El recambio espacial puede incluir ver zonas con gradientes profundos en riqueza de especies o sólo reemplazos espaciales de especies, frecuentemente con diversos grados de sobreposición espacial
Gaston & Blackburn	2000	intenta cuantificar la magnitud en que las faunas que ocupan sitios diferentes son diferentes entre sí, una cantidad que debe incrementar conforme la distancia que separa las áreas disminuye
Soberón <i>et al.</i>	2000	es sólo el recíproco del número de localidades en las que las especies están presentes (considerando la medida original de Whittaker)
Sweeney & Cox	2001	"se usa para (i) estimar las diferencias de riqueza en hábitats o sitios (ii) indicar los cambios en diversidad en un gradiente y (iii) compara la composición de especies de diferentes comunidades"

Tabla II. Algunos temas importantes para los cuales se han aplicado o empleado medidas de diversidad beta

- como un indicador de la extensión de cómo son los hábitats divididos por las especies (ej. Wilson & Shmida, 1984),
- para comparar la diversidad de hábitats o sistemas de estudio diferentes (i.e. evaluar cambios en la composición para comparar comunidades con una perspectiva regional; ej. Whittaker, 1960, 1972, 1977),
- para medir la diversidad total o la heterogeneidad biótica de un área junto con la diversidad alfa (ej. Wilson & Shmida, 1984, Harrison *et al.*, 1992, Blackburn & Gaston, 1996b),
- para resolver preguntas sobre la dispersión de especies a escalas de gran magnitud (Harrison *et al.*, 1992),
- para predecir respuestas de una comunidad al calentamiento global o cambios de hábitat (Harrison, 1993),
- para aplicarlos a cuestiones de conservación tales como el diseño de reservas, los efectos de fragmentación, los impactos humanos por introducciones de especies (Harrison, 1993, Mourelle & Ezcurra, 1997, Williams *et al.*, 1996),
- para estimar la diversidad total, mundial (Cody, 1986, Harrison *et al.*, 1992, Harrison, 1993, Mourelle & Ezcurra, 1997, Pharo *et al.*, 1999).
- para detectar áreas de complementariedad en la composición de especies (Williams *et al.*, 1996)

Tabla III. Medidas de diversidad beta, para datos de presencia/ausencia, identificadas por el sufijo 'β', para un par de cuadrantes.

Número y abreviación	Fórmula original ¹	Medida re-expresada ²	Fuente
1	$S / \bar{\alpha}$	$(a+b+c) / [(2a+b+c)/2]$	Whittaker (1960)
1'	$[\beta_w - 1 / (N-1)]$	$\beta_w - 1$	Harrison <i>et al.</i> (1992)
2	$[g(H) + l(H)] / 2$	$(b + c) / 2$	Cody (1975)
2'	$[(a+b)+(a+c)] - 2a$	$b + c$	Weiher & Boylen (1994)
3	$S^2 / (2r + S)$	$(a+b+c)^2 / [(a+b+c)^2 - 2(bc)]$	Routledge (1977)
4	$\log(T)^{-1} (1/T) 3e_j \log(e_j)^{*-} (1/T) 3\alpha_j \log(\alpha_j)^*$	$\log(2a+b+c)^{-} * (1/2a+b+c)[a(2(\log(2))^{*-} (1/2a+b+c) [(a+b)(\log(a+b))+((a+c)(\log(a+c)))]^* +$	Routledge (1977)
5	β_e	$\exp(\beta_i) - 1$	Routledge (1977)
6	$[g(H) + l(H)] / 2 \bar{\alpha}$	$(b + c) / (2a+b+c)$	Wilson & Shmida (1984)
6'	$\beta_{ME} \beta_t / (N-1)$	β_t	Mourelle & Ezcurra (1997)
7	$a / (\alpha_1 + \alpha_2 - a)$	$a / (a+b+c)$	Índice de Jaccard (1912, ver Magurran, 1988) y Southwood & Henderson 2000)
8	$2a / (\alpha_1 + \alpha_2)$	$2a / (2a+b+c)$	Sørensen (1948; ver, Whittaker, 1975, Magurran 1988 y Southwood & Henderson, 2000)
9	$[\alpha_1 + \alpha_2] \cdot [1 - \beta_j]$	$[2a+b+c] \cdot [1 - (a/a+b+c)]$	Magurran (1988)
10	$[(S / \alpha_{max}) - 1] / (N-1)$	$\min(b,c) / [\max(b,c) + a]$	Harrison <i>et al.</i> (1992) ³
11	$[1 - C(T_1 + T_2) / 2T_1 T_2]$	$[1 - a(2a+b+c) / 2(a+b)(a+c)]$	Cody (1993)
12	$[(\alpha_1 + \alpha_2) - 2a] / (\alpha_1 + \alpha_2 - a)$	$(b+c) / (a+b+c)$	Colwell & Coddington (1994, medida de 'complementaridad' ver Pielou, 1984)
12'	β_g	$(b+c) / (a+b+c)$	Gaston <i>et al.</i> (2001) ⁴
13	$1 - (\alpha_{max} / S)$	$\min(b,c) / (a+b+c)$	Williams (1996)
14	$2\alpha / S$	$2a / (a+b+c)$	Poynton & Boycott (1996)
15	$S - \bar{\alpha}$	$(b + c) / 2$	Lande (1996)
16	$r_s + 1 / [(S' - S) / 2]$	$2(bc + 1) / [(a+b+c)(a+b+c+1)]$	Williams (1996, 1999)
17	$1 - [2a / (\alpha_1 + \alpha_2)]$	$1 - \beta_{sor}$	Harte & Kinzig (1997) ⁵
18	β_{RLB}	$a / (a+c)$	Ruggiero <i>et al.</i> (1998) ⁶
19	$1 - (a / [\min(b,c) + a])$	$\min(b,c) / [\min(b,c) + a]$	Lennon <i>et al.</i> (2001; basada en Simpson, 1943)
20	β_{gl}	$2 b-c / (2a+b+c)$	Lennon <i>et al.</i> (2001) ⁷
21	SAR	$1 - [\log((2a+b+c) / (a+b+c))] / \log 2$	Lennon <i>et al.</i> (2001; ver Harte & Kinzig (1997)

S = Número total de especies registradas en ambos cuadrantes (S=a+b+c)

$\bar{\alpha}$ = número de especies promedio

α_1 = número de especies registradas en el cuadrante focal

α_2 = número de especies registradas en el cuadrante vecino

α_j = número de especies registradas en el cuadrante j

α_{max} = valor máximo de riqueza de especies de uno de los dos cuadrantes

N = número de cuadrantes

r = número de pares de especies cuya distribución se sobrepone

g = ganancia acumulativa de especies

l = pérdida acumulativa de especies

H = rango del gradiente del hábitat

e_j = número de cuadrantes en comparación en los que la especie i se encuentra

$T = \sum e_j = \sum \alpha_j$

C = especies en común en dos censos

T₁ = número total de especies en el censo 1

T₂ = número total de especies en el censo 2

r_s = número de casos en los que no hay superposición de especies (número de comparación de pares únicos si co-ocupación en ningún cuadrante)

SAR = relación especies-área, S=cA^z, donde S es el número de especies, A es el área y z y c son constantes. El parámetro z es una medida de diversidad beta basada en la ganancia de especies

¹ Las formulas originales se describen en notación algebraica común

² Ver figura 3 para el significado de a, b, y c

³ $\beta_{1-1} = \beta_{2-2}$ cuando $\bar{\alpha} = \alpha_{max}$

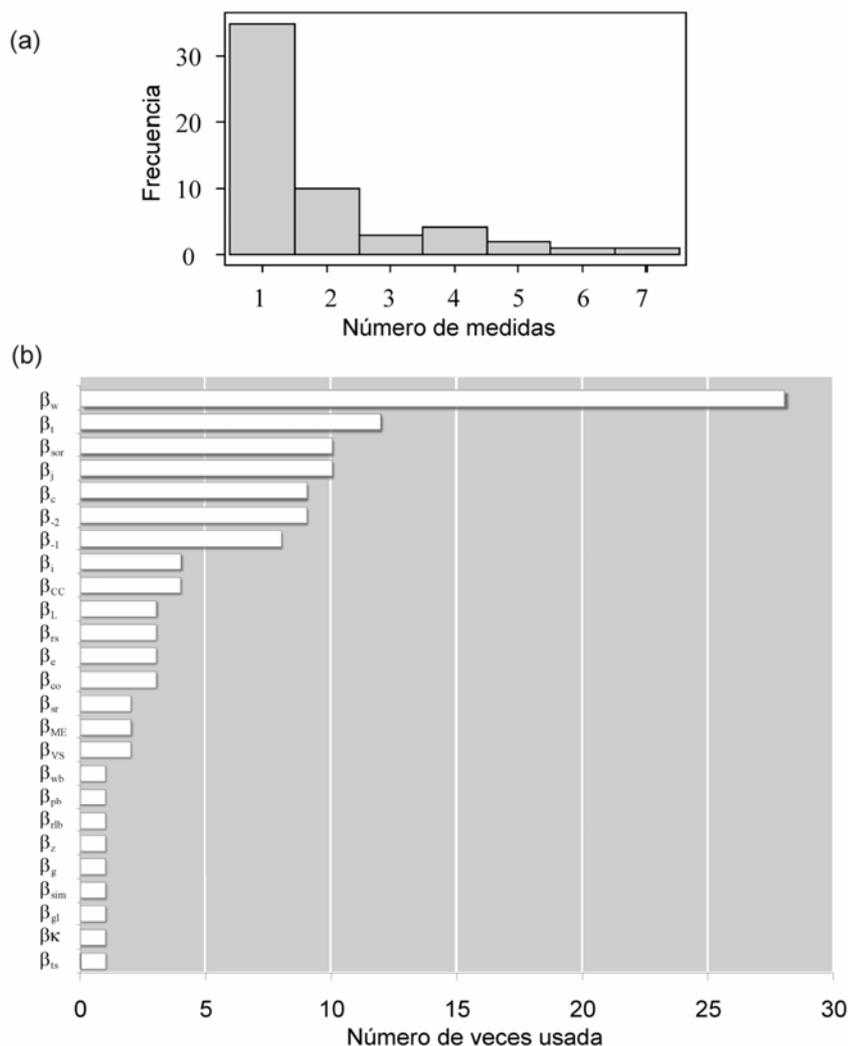
⁴ Originalmente formulada para cinco, cuatro o tres cuadrantes adyacentes, para los cuales β_g del cuadrante focal es el porcentaje de "especies de transición" en relación al número total de especies que se encuentran en la secuencia de cuadrantes adyacentes. Las especies transicionales de un par de cuadrantes se consideraron aquí como b y c.

⁵ De la definición 'el recambio=1-comunalidad (el número de especies en común divididas por el número promedio de especies en ambos parches)

⁶ Medida de similitud de ensamblajes entre dos cuadrantes

⁷ No una medida de diversidad beta intencional *per se*, se uso originalmente para representar diferencias en riqueza de especies entre dos cuadrantes, i.e. una medida de los gradientes de diversidad alfa.

Fig. 2. (a) Número de estudios de diversidad beta que han empleado diferentes medidas de diversidad beta, y (b) número de veces que cada medida de diversidad beta se ha usado, con base en 71 publicaciones que han empleado al menos una de las medidas en la Tabla III.



Desde que Whittaker (1960, 1972) sugirió que la diversidad beta debería medirse como la proporción en que la riqueza de especies de una región excede la riqueza promedio de una localidad en dicha región, se han propuesto numerosos índices que constituyen variaciones de este tema (Cody, 1975; Routledge, 1977, 1984; Wilson & Shmida, 1984; Magurran, 1988; Harrison *et al.*, 1992; Williams, 1996^a; Harte & Kinzig, 1997; Mourelle & Ezcurra, 1997). De hecho, casi para cada nueva aplicación del concepto de diversidad beta se ha derivado un nuevo índice para medirla, junto con los estudios que han empleado medidas de diversidad beta para evaluar aspectos tales como los cambios en la composición de especies en gradientes espaciales o ambientales (MacArthur, 1965; Whittaker, 1960, 1972; Cody, 1975; Routledge, 1977; Wilson & Shmida, 1984; Harrison *et al.*, 1992; Blackburn & Gaston, 1996b; Mourelle & Ezcurra, 1997; Willig & Gannon, 1997) y entre áreas de hábitats similares (Whittaker, 1977; Harrison, 1997); el grado de asociación o similitud entre sitios o muestras (Magurran, 1988; Price *et al.*, 1999); y la identificación de límites biogeográficos o patrones de zonas de transición y sus implicaciones para la conservación de la planeación (Williams, 1996a; Poynton & Boycott, 1996; Williams *et al.*, 1999; Ruggiero *et al.*, 1998; Gaston *et al.*, 2001). Ha habido algunos esfuerzos

por compilar y comparar algunos de los índices (ver Routledge, 1984; Wilson & Shmida, 1984; Magurran, 1988; Williams, 1996a; Krebs, 1999; Southwood & Henderson, 2000). Algunos índices están claramente correlacionados, al menos bajo ciertas condiciones, mientras que otros dan como resultado patrones altamente variables para el mismo conjunto de datos (Wilson & Shmida, 1984; Blackburn & Gaston, 1996b; Williams, 1996a; Williams *et al.*, 1999; Clarke & Lidgard, 2000). En general, sin embargo, las razones para usar o preferir cualquier índice en particular sobre cualquier otro no son claras hasta ahora. Alrededor de la mitad de los estudios sobre diversidad beta han usado más de un índice (Fig. 2a), aunque la medida originalmente propuesta por Whittaker (β_w) ha sido la más frecuentemente utilizada (Fig. 2b).

No obstante, las comparaciones de los resultados de diferentes estudios son muy difíciles de hacer por diversos factores. La variación puede atribuirse a diferencias entre los taxones que se han examinado, la amplitud del análisis (de cientos a miles de kilómetros), el tamaño de las unidades geográficas (la escala) entre las que se han llevado a cabo las comparaciones de la composición de las especies, o las regiones biogeográficas o geopolíticas consideradas. Evidentemente, estas diferencias implican variaciones en importantes característi-

cas, tanto de las especies como ambientales que podrían tener implicaciones severas en los patrones de diversidad beta. Los resultados inconsistentes pueden también resultar simplemente por la variedad de medidas que se han usado o incluso por las diferentes formas en que se han aplicado éstos índices. Estos problemas rara vez han sido reconocidos, y el resultado ha sido tratar los resultados de los diferentes análisis como si fueran estrictamente comparables (Gaston & Williams, 1996).

Cómo medir la diversidad beta

El estudio de la diversidad beta se ha llevado a cabo principalmente usando índices basados en datos de ocurrencia de las especies; algunos pocos estudios han empleado medidas que consideran la abundancia de las especies en los sitios en evaluación (Bratton, 1975; Wilson & Mohler, 1983; Routledge, 1984; Lapin & Barnes, 1995; Oksanen & Tonteri, 1995; Parry *et al.*, 1999; Gray, 2000; Fournier & Loreau, 2001), y otros han usado técnicas de ordenación para estimar la diversidad beta (Bowman, 1996; Oliver *et al.*, 1998; Odland & Birks, 1999; Pharo *et al.*, 1999; Brändle *et al.*, 2000; Pitkänen, 2000; Bini *et al.*, 2001), pero éstos últimos no se considerarán en este capítulo (basado principalmente en la publicación de Koleff *et al.*, 2003b).

Existen más de 30 medidas de diversidad beta para datos de ocurrencia de especies reportadas en la literatura (de las publicaciones revisadas en Figura 2). Una preocupación básica es saber el grado en que éstas medidas capturan diferentes aspectos del reemplazo espacial de las especies. Se han realizado varios esfuerzos para compilar y comparar las diferentes medidas (ver Whittaker, 1977; Wilson & Shmida, 1984; Routledge, 1984; Harrison *et al.*, 1992; Magurran, 1988; Williams, 1996a; Gaston & Blackburn, 2000; Gray, 2000; Southwood & Henderson, 2000; Moreno, 2001; Vellend, 2001). Estos estudios han mostrado en forma clara que algunas medidas están cercanamente correlacionadas, al menos bajo ciertas condiciones, mientras que otras proveen un amplio matiz de patrones diferentes que resultan del mismo conjunto de datos (Wilson & Shmida, 1984; Blackburn & Gaston, 1996b; Williams, 1996a; Williams *et al.*, 1999; Clarke & Lidgard, 2000). Sin embargo, en general, las razones para usar una medida en vez de otra no son claras.

Las medidas

Seleccioné 25 medidas de diversidad beta basadas en datos de presencia/ausencia. Éstos índices fueron expresados en términos comunes y se compararon algunas de sus propiedades básicas. El objetivo principal de éste estudio es conocer qué es lo que realmente miden los índices de diversidad beta, cómo difieren éstas medidas y establecer la importancia de las diferencias. Este ejercicio reveló que las numerosas medidas existentes se dividen en cinco grupos básicos, cada uno de los cuales captura una faceta diferente del reemplazo espacial en la identidad de las especies.

En la Tabla III se enlistan las 25 medidas de diversidad beta consideradas, que comprende las medidas que han sido sugeridas o empleadas en análisis recientes de patrones de diversidad beta basados en datos de presencia/ausencia de especies. Se ignoraron para este propósito otras medidas de similitud similares, de las cuales hay muchas publicadas, pero que no se han usado para éstos propósitos aún cuando pueda probarse su utilidad en el contexto del reemplazo espacial de la identidad de las especies. Siguiendo las convenciones antes establecidas, se identificaron las 25 medidas en términos del sufijo 'β', utilizando cuando es posible aquellas abreviaturas empleadas anteriormente e identificando cualquiera que no hubiese sido indicada de esta manera.

En todos los casos, las ecuaciones originales para medir la diversidad beta fueron re-expresadas en términos de los componentes usados en los coeficientes de los índices de similitud/disimilitud, usualmente denotados como a , b y c (ej. Krebs, 1999). Considerando el caso más simple, dos cuadrantes de la misma área, uno referido como 'el cuadrante focal' para el cual su composición de especies puede ser comparada con la de otro, el 'cuadrante vecino'. El componente a es el número total de especies presentes en ambos cuadrantes, b es el número de especies presentes en el cuadrante vecino pero no en el cuadrante focal, y c es el número de especies presentes en el cuadrante focal pero ausentes en el cuadrante vecino (Fig. 3). El componente a se refiere entonces a las especies en común para un par de cuadrantes, mientras que el componente b mide las especies ganadas y el componente c las especies perdidas en relación al cuadrante focal. Las fórmulas re-expresadas en la tabla III son sólo válidas para un par de comparaciones, aunque esta aproximación puede extenderse a comparaciones múltiples, la comparación de un par de unidades sigue siendo la base de la vasta mayoría de análisis publicados de patrones de diversidad beta, por lo que esta limitación no constituye una restricción.

El caso más simple

Para comparar las propiedades de las 20 medidas, consideramos la contribución de los componentes del recambio para un par de cuadrantes, el focal y el vecino (la base común en la literatura para calcular la diversidad beta). Con el fin de que el análisis pudiera ser independiente del número total de especies, realizamos las comparaciones en términos de a' , el porcentaje de especies compartidas por el par de cuadrantes, b' , el porcentaje de especies presentes exclusivamente en el cuadrante vecino, y c' , el porcentaje de especies presentes sólo en el cuadrante focal. El número total de especies para el par de cuadrantes es $a+b+c$, y por lo tanto $a'+b'+c'=100\%$. La riqueza de especies en el cuadrante focal (*i.e.* diversidad alfa, α) es igual al número total de especies en común a ambos cuadrantes más aquellas presentes exclusivamente en este cuadrante, es decir, $a+c$, que está representado por $a'+c'$ (que se correlaciona negativamente con b' , $r=-1$); la expresión equivalen-

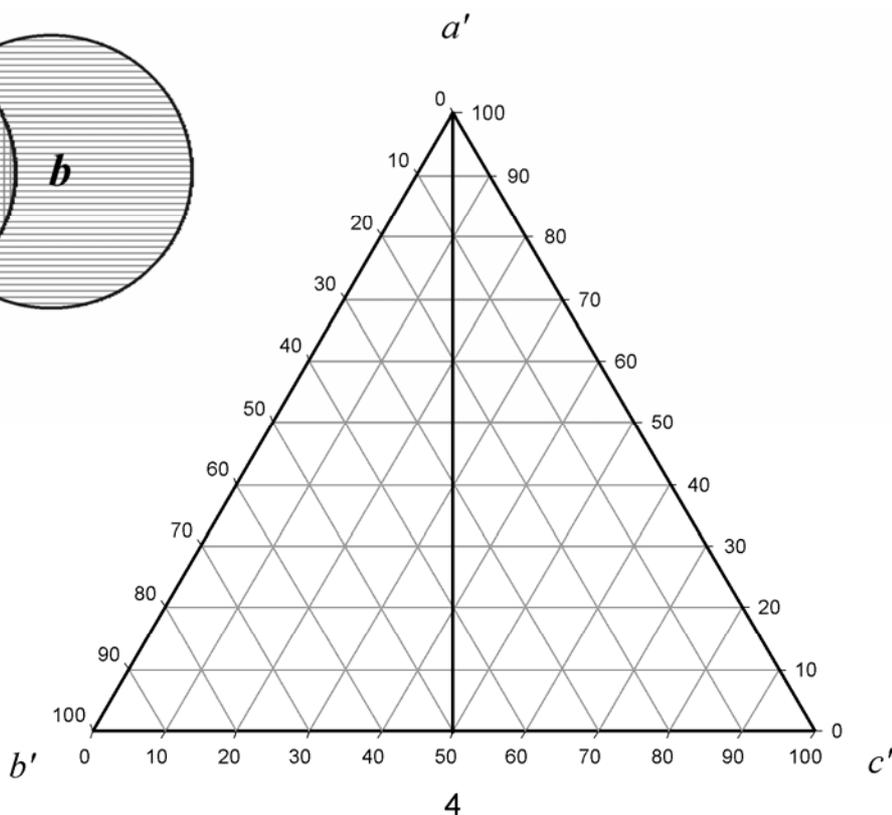
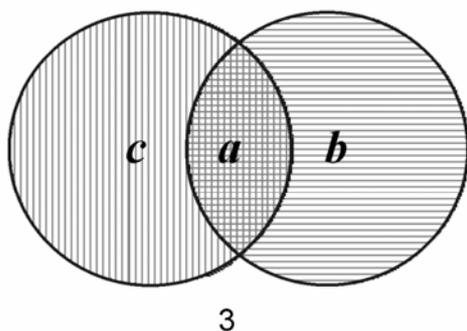


Fig. 3. La posible distribución especial de especies en un par de cuadrantes. (a) El componente *a* comprende el número total de especies que ocurren en ambos cuadrantes; (b) el componente *b* comprende el número total de especies que ocurren en el cuadrante vecino pero no en el focal; y (c) el componente *c* comprende el número total de especies que ocurren en el cuadrante focal, pero no en el vecino.

Fig. 4. Interpretación de la gráficas ternarias para los componentes *a'*, *b'*, y *c'*. Ver detalles en el texto.

te para el cuadrante vecino es $a'+b'$ (negativamente correlacionado con c' , $r=-1$); por supuesto, los valores de a , b y c no necesariamente están correlacionados de esta manera (Lennon *et al.*, 2001). Analizando todas las posibles combinaciones de porcentajes enteros de especies entre los tres componentes, y usamos gráficas ternarias para examinar la relación entre éstos y los valores de diversidad beta (Figs. 4 y 5). La intensidad del sombreado en cada gráfica representa (en intervalos iguales de escala) el valor de diversidad beta (los valores altos en sombras más oscuras para las medidas de disimilitud y sombras claras para las medidas de similitud, ver más adelante), relativo a los valores de a' , b' y c' (cada uno de los cuales se incrementa en dirección de la letra que se indica en las esquinas de la gráfica). La magnitud de a' , el grado de continuidad de especies entre dos cuadrantes se incrementa de la base de la gráfica hacia su ápice, y para un valor dado de a' la posición lateral de un punto refleja la contribución relativa de las especies ganadas (b') y las pérdidas (c') (Fig. 4). El desplazamiento de un punto en la línea vertical entre la base y el ápice del triángulo (i.e. $b'-c'$) refleja la diferencia en diversidad alfa entre dos cuadrantes.

Se han observado patrones empíricos de variación de la diversidad beta para β_{-1} y β_t para el mismo conjunto de datos (Wilson & Shmida, 1984; Blackburn & Gaston, 1996b). Bajo las condiciones anteriores, β_{-1} y β_t

no resultaron idénticos para un par de muestras (Wilson & Shmida, 1984), sin embargo, por definición son obviamente linealmente dependientes y sus valores están perfectamente correlacionados positivamente ($r=1$). Tales relaciones lineales se esperan también por definición (Tabla III) entre otras medidas, como β_t y β_{sor} (Mourelle & Ezcurra, 1997) y β_{sor} y β_{HK} , las cuales están perfectamente correlacionadas negativamente ($r=-1$), como lo están por lo tanto β_{sor} y β_{-1} . Otros pares de medidas que muestran perfectas correlaciones negativas son $\beta_j - \beta_c$, $\beta_j - \beta_{cc}$, $\beta_c - \beta_{PB}$ y $\beta_{cc} - \beta_{PB}$, mientras que $\beta_{-1} - \beta_{HK}$, $\beta_t - \beta_{HK}$, $\beta_j - \beta_{PB}$ y $\beta_c - \beta_{cc}$ están perfectamente correlacionadas positivamente ($r=1$).

Intuitivamente, las medidas de diversidad beta para datos de presencia/ausencia deberían exhibir valores mínimos y máximos entre 0 y 1. Debido a que algunas medidas están definidas en términos de disimilitud y otras en términos de similitud, un incremento en los valores de una medida puede exhibir un incremento (disimilitud) o una disminución (similitud) en el reemplazo o recambio. Por lo tanto, la diversidad beta deberá exhibir valores mínimos posibles de cero (medidas de disimilitud) o valores máximos posibles de uno (medidas de similitud), cuando no existe similitud en la composición de especies entre dos cuadrantes, y máximos valores posibles de uno (medidas de disimilitud) o mínimos valores de cero (medidas de similitud) cuando la

Tabla IV. Valores máximos y mínimos posibles de las medidas de diversidad beta evaluadas, y las condiciones en las que se presentan. Se estimaron expresando los componentes a , b y c como porcentajes del número total de especies presentes en un par de cuadrantes (ver detalles en el texto). ‘-’ valores indeterminados.

Medida	Mínimo	a	b	c	Máximo	a	b	c
β_{RLB}	0 -	0 0	0-99 100	0-100 0	1	0-100	0-99	0
β_{gl}	0	100	0	0	2	0	0-100	0-100
β_i	0	0	0-100	0-100	1	100	0	0
β_{PB}	0	0	0-100	0-100	2	100	0	0
β_{sor}	0	0	0-100	0-100	1	100	0	0
β_w	1	100	0	0	2	0	0-100	0-100
β_{-1}	0	100	0	0	1	0	0-100	0-100
β_c	0	100	0	0	50	0	0-100	0-100
β_{co}	0	100	0	0	- - 1	0 0 0	100 0 0-99	0 100 0-99
β_t	0.5	100	0	0	1	0	0-100	0-100
β_{HK}	0	100	0	0	1	0	0-100	0-100
β_{CC}	0	100	0	0	1	0	0-100	0-100
β_z	0	100	0	0	1	0	0-100	0-100
β_M	0	100	0	0	100	0	0-100	0-100
β_r	1	0-100 0-100	0 0-100	0-100 0	2	0	50	50
β_l	0 - -	100 0 0	0 100 0	0 0 100	0.30103	0	50	50
β_e	0 - -	100 0 0	0 100 0	0 0 100	0.35125	0	50	50
β_{rs}	0.02020	0-100 0-100	0 0-100	0-100 0	0.50525	0	50	50
β_{-2}	0	0-100 0-100	0 0-100	0-100 0	1	0	50	50
β_{-3}	0	0-100	0-100	0	0.5	0	50	50
β_{sim}	0	0-100	0	0-100	- - 1	0 0 1	100 0 0-99	0 100 0-99

composición de especies es idéntica. Muchas de las medidas consideradas aquí tienen magnitudes diferentes a estas, tanto en el sentido de que no se atañen a estos valores máximos y mínimos y en el que no lo hacen bajo estas condiciones particulares (Tabla IV; ver Wolda [1981] sobre resultados similares en índices de similitud). β_w varía de 1 a 2, al igual que β_r , pero ambas proveen la misma escala de variación, como β_M , la cual varía de 0 a 100. Sin embargo, hay otros casos para las que el mínimo valor es cero pero el máximo valor no es uno (para β_{PB} , β_c , β_l , β_e , y β_{-3}), otras para las cuales el valor máximo es uno pero el valor mínimo no es cero (β_l), y otra para los cuales ninguno de los valores extremos se cumplen (β_{rs}) (Tabla IV). Siempre y cuando los límites sean finitos, los valores máximos y mínimos se pueden normalizar a la unidad del intervalo (este reescalamiento y comparabilidad debe llevarse a cabo conforme al sistema de escalamiento gráfico en Williams 1996a; Williams *et al.* 1999). No obstante, como se formularon originalmente, para algunas medidas los límites finitos son difíciles de definir.

Con base en sus respuestas a la variación en los porcentajes de los componentes a' , b' y c' , distinguimos cuatro grupos de medidas de diversidad beta, que nombramos por conveniencia como: (1) medidas de continuidad y pérdida- β_{RLB} ; (2) medidas de gradientes de

riqueza de especies- β_{gl} ; (3) medidas de continuidad - β_j , β_{PB} , β_{sor} , β_w , β_c , β_{co} , β_t , β_{HK} , β_{CC} , β_z , β_M ; y (4) medidas de ganancia y pérdida- β_r , β_l , β_e , β_{rs} , β_{-2} , β_{-3} y β_{sim} .

(i) Medidas de continuidad y pérdida

Una de las medidas analizadas, β_{RLB} , depende únicamente de los valores de a y c (Fig. 5a). Con esta medida se tiene un valor de cero (disimilitud total) cuando no se comparten especies entre dos cuadrantes ($a'=0$), y valores de 1 (similitud total) cuando $c'=0$ (Tabla IV). Cuando los valores de a' y c' son bajos, entonces el valor de β_{RLB} es muy sensible a pequeños cambios en c' (Fig. 5a).

(ii) Medidas de gradientes de riqueza de especies

Los valores de β_{gl} dependen de la diferencia en la riqueza de especies entre los dos cuadrantes en consideración (Fig. 5b). Esta medida se ha usado anteriormente para probar si otras medidas de diversidad beta simplemente recobran los patrones de gradientes de riqueza de especies locales (Lennon *et al.*, 2001). Cuando el componente a es igual a cero, se observan los valores mínimos de β_{gl} cuando los dos cuadrantes tienen la misma riqueza de especies, esto es b' y $c'=50$ (Fig. 6d). Cuando cualquiera de los componentes b o c es cero, hay un incremento curvilíneo en el valor de β_{gl} (Fig. 6b).

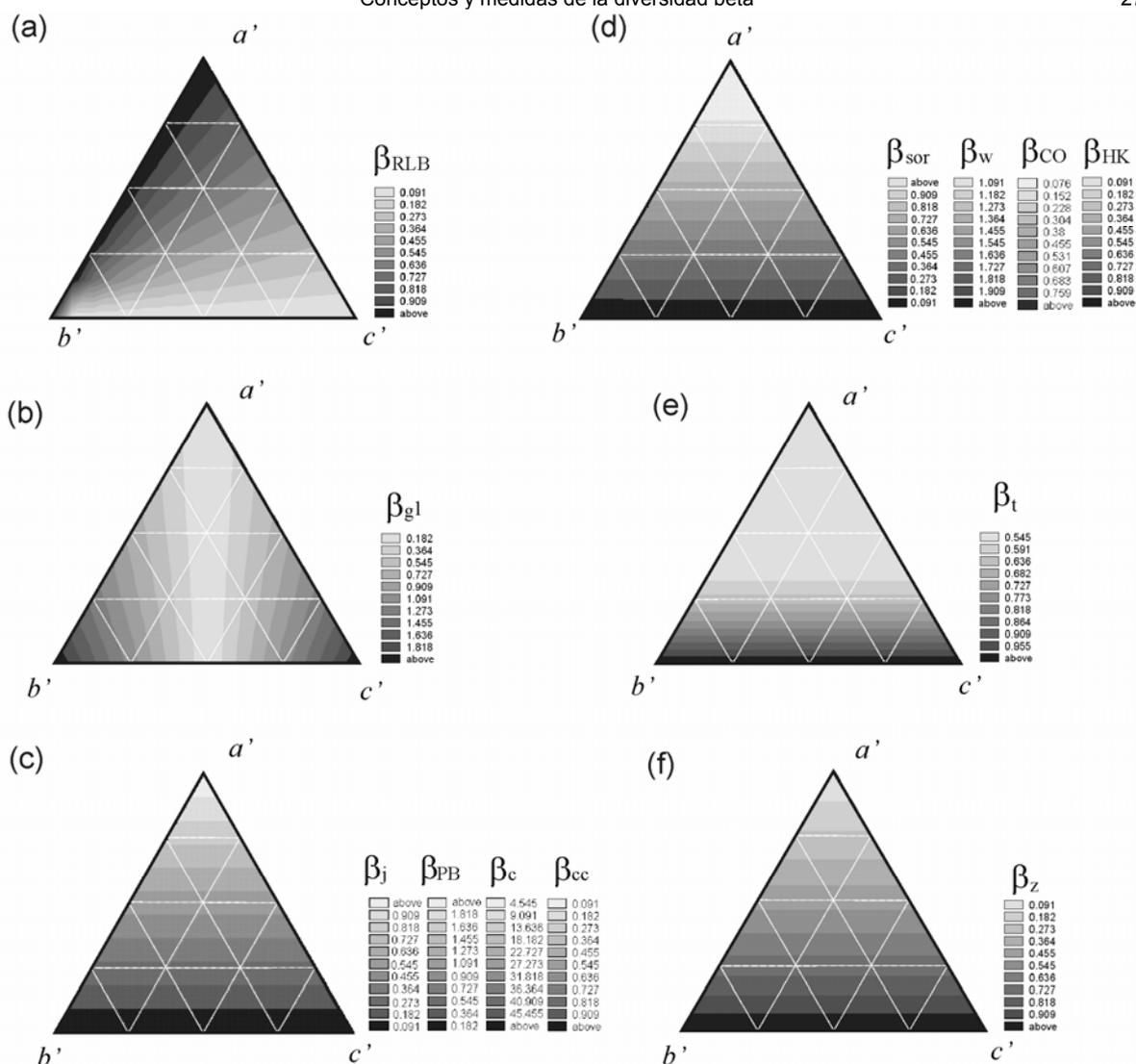


Fig. 5. Patrones de variación en los valores de diversidad beta (el sombreado en intervalos de escala iguales) para pares de comparaciones entre dos cuadrantes hipotéticos para todas las combinaciones de porcentajes enteros de los componentes del recambio, a , b y c (a' , b' , y c'). Sólo se muestra una figura para las medidas que exhiben patrones similares, aunque escalen de manera diferente. Las sombras más oscuras indican valores altos para las medidas de similitud y mientras que las sombras claras indican valores altos para las medidas de disimilitud. La escala correspondiente para cada medida está representada de izquierda a derecha. (a) β_{RLB} , (b) β_{gl} , (c) β_j , β_{PB} , β_c , β_{cc} , (d) β_{sor} , β_w , β_{CO} , β_{HK} , (e) β_t , (f) β_z . (Continúa en página siguiente).

(iii) Medidas de continuidad

Los valores de varias medidas de diversidad beta son esencialmente dependientes de la variación en el componente a , el nivel de continuidad en composición de las especies entre dos cuadrantes. Tales medidas tenderá siempre a asumir valores extremos (altos o bajos dependiendo de la dirección de escalamiento de a) cuando las diferencias en la riqueza entre los cuadrantes focal y vecino son grandes –porque a tiende a ser pequeño, *i.e.* b o c tienen valores altos en relación al del componente a . Este grupo de medidas refleja lo que hemos denominado reemplazo en ‘sentido-amplio’, que implícitamente incorpora diferencias en la composición atribuible a gradientes de diversidad, pero ignora la magnitud relativa de las especies ganadas y las especies perdidas.

Hay dos grupos de medidas cuyos valores están relacionados directamente con la variación del componente a . Los valores para el primer grupo se incrementan positivamente conforme aumenta el valor de a . Éstas son β_j , β_{PB} y β_{sor} (Fig. 5c,d). β_j y β_{sor} son bien conocidos como índices de similitud, debido a su dependencia con el valor de a (de hecho, cuándo se expresan en términos de a' , b' y c' , $\beta_j = a'$; Tabla III). Los valores altos de éstos índices se interpretan como baja diversidad beta (similitud elevada), mientras que los valores bajos reflejan alta diversidad beta (alta disimilitud).

El segundo grupo de medidas, cuyos valores muestran relaciones simples a la variación de los valores de a todos descendiendo conforme se incrementan los valores de este componente. Éstas son β_w , β_c , β_{CO} , β_t .

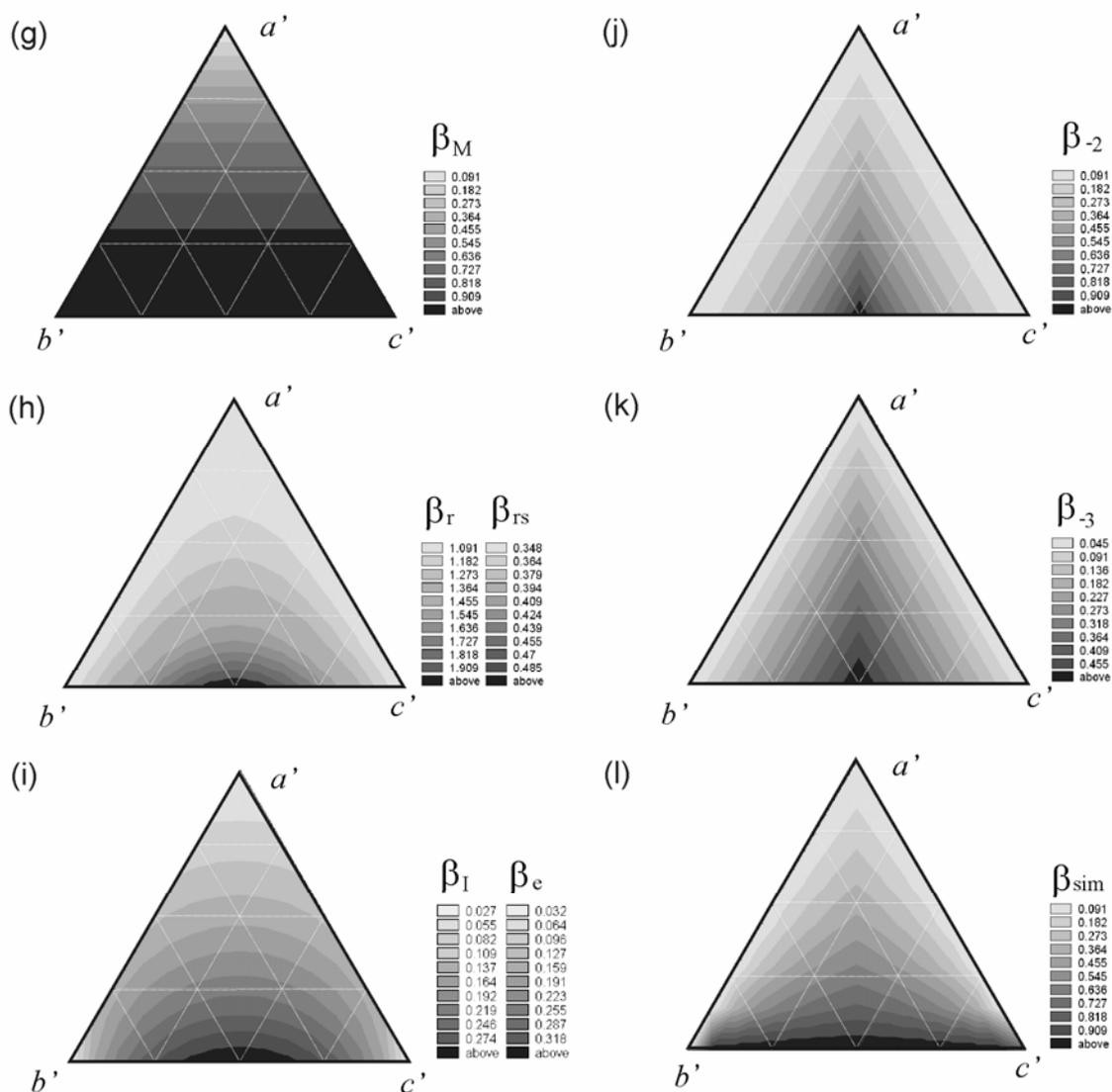


Fig. 5. (Viene de página anterior). Patrones de variación en los valores de diversidad beta (el sombreado en intervalos de escala iguales) para pares de comparaciones entre dos cuadrantes hipotéticos para todas las combinaciones de porcentajes enteros de los componentes del recambio, a , b y c (a' , b' , y c'). Sólo se muestra una figura para las medidas que exhiben patrones similares, aunque escalen de manera diferente. Las sombras más oscuras indican valores altos para las medidas de disimilitud y mientras que las sombras claras indican valores altos para las medidas de similitud. La escala correspondiente para cada medida está representada de izquierda a derecha. (g) β_M , (h) β_r , β_{rs} , (i) β_l , β_e , (j) β_{-2} , (k) β_{-3} , y (l) β_{sim} .

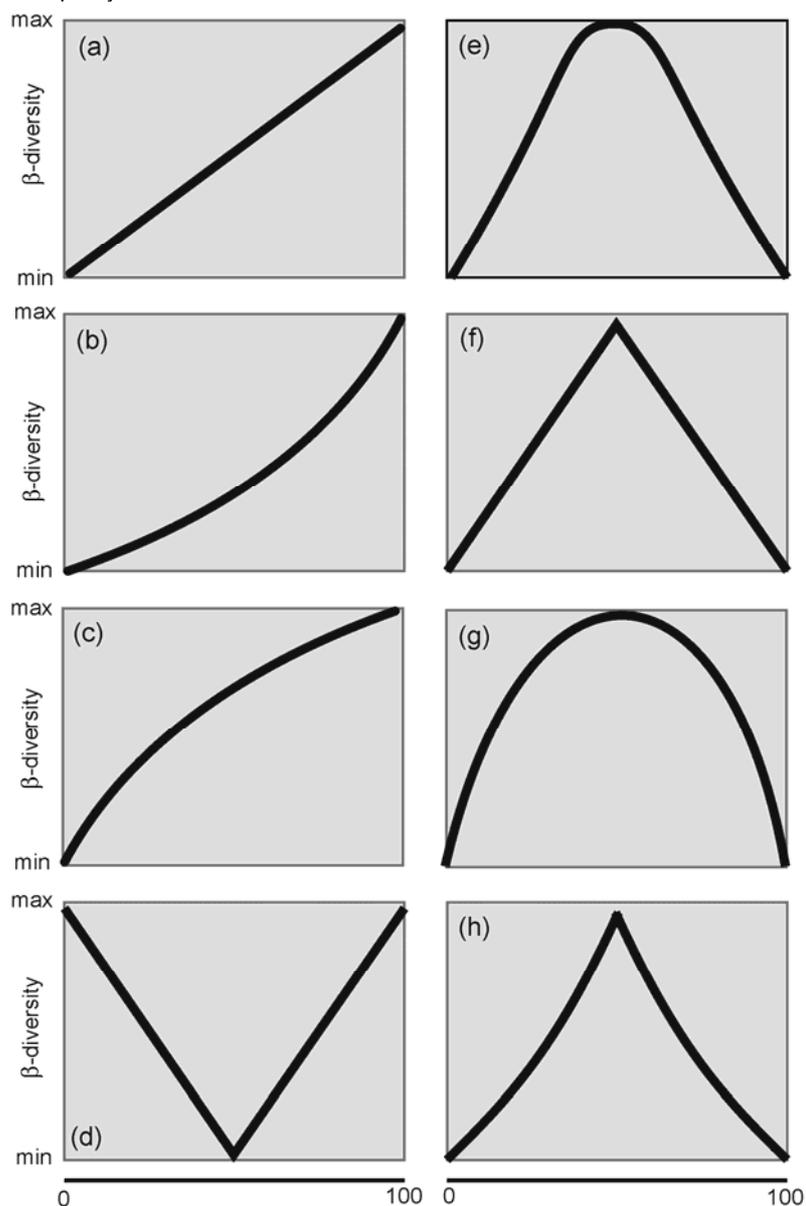
β_{HK} , β_{CC} , β_z , y β_M (Fig. 5c, d, e, f, g). β_w es la medida de diversidad beta más ampliamente usada en los estudios ecológicos (Fig. 2b; por ejemplo, Routledge, 1977, 1984; Wilson & Shmida, 1984; Wheier & Boylen, 1994; Blackburn & Gaston, 1996b; Harrison, 1997; Mourelle & Ezcurra, 1997; Clarke & Lidgard, 2000; Koleff & Gaston, 2001). Sin embargo, después de las críticas a esta medida hechas por Wilson & Shmida (1984; ver más adelante), se incrementó el uso de β_l (Fig. 2b. e.g. Willig & Sandlin, 1992; Blackburn & Gaston, 1996b; Willig & Gannon, 1997; Mourelle & Ezcurra, 1997; Koleff & Gaston, 2001). β_z se deriva de la relación especies-área (Tabla III), la cual implícitamente considera información del reemplazo de especies (Harte & Kinzig, 1997).

Los valores de las diez medidas de diversidad beta basadas en la continuidad de las especies exhiben patrones diferentes cuando cualquiera de los componentes b o c son iguales a cero. β_j , β_{PB} , β_C , y β_{CC} , que se basan en el cambio promedio en la composición de especies entre dos cuadrantes, tienen relaciones lineares, mientras que β_w , β_l , β_{CO} , β_{HK} , y β_z presentan incrementos curvilíneos (Fig. 6a), mientras que para β_{sor} y β_M la forma de la relación es cóncava (Fig. 6c).

(iv) Medidas de ganancia y pérdida

Los valores de este ultimo grupo de medidas de diversidad beta β_r , β_l , β_e , β_{rs} , β_{-2} , β_{-3} y β_{sim} , dependen de a y de la magnitud relativa de b y c . Estas medidas pueden considerarse como medidas de reemplazo en 'sentido

Fig. 6. Patrones de diversidad beta para un hipotético par de cuadrantes considerando todas las posibles porcentajes antes de dos componentes del recambio, cuando el tercer componente es igual a cero (*i.e.* a , b , o $c=0$). El eje de las x representa valores de los uno de los dos componentes -que no tiene el valor de cero, cuando el otro componente -que tampoco es igual a cero es igual a 100 menos su valor, y el eje de las y representa los valores de diversidad beta. Ver el texto sobre los detalles de los casos en que cada una de las medidas exhibe uno de los patrones ilustrados.



estricto', dado que se enfocan en las diferencias en composición más que en las diferencias en riqueza de especies. Mientras que los valores de éstas medidas disminuyen conforme disminuye el valor del componente a' , tienden también a alcanzar un pico en valores intermedios de b' y c' (Fig. 5h, i, j, k, l), y presentan sus valores máximos cuando el porcentaje de especies compartidas en común entre los cuadrantes focal y vecino es pequeño y los porcentajes de ganancias y pérdidas de especies del cuadrante focal al vecino son similares. Intuitivamente, este es precisamente el tipo de comportamiento que pudiera esperarse de una medida de diversidad beta, aunque hay marcadas diferencias entre éstos índices.

Los valores dados por β_{rs} , β_l , β_e , y β_{rs} reflejan el grado de sobreposición de las distribuciones de las especies, y por tanto del parámetro "r" propuesto por

Routledge (1977; Tabla III). Todas éstas medidas exhiben un patrón curvilíneo de cambio en sus valores debido al cambio en las magnitudes relativas de b' y c' . Los valores de β_{-2} y β_{-3} exhiben un patrón triangular de cambios, mientras que los de β_{sim} siguen un patrón similar con altos valores de a' pero se vuelve altamente sensible a pequeños cambios b' o c' cuando los valores de a' y de b' o c' son bajos.

Cuando no hay especies en común entre los dos cuadrantes ($a'=0$), el patrón de cambio en los valores de diversidad beta junto con la variación en los otros dos componentes, difiere entre las medidas. Tiene forma de montículo para β_r (Fig. 6e) y β_l , β_e , y β_{rs} (Fig. 6g), y exhibe un patrón triangular para β_{-2} (Fig. 6h) y β_{-3} (Fig. 6f). Bajo esta circunstancia, β_{sim} asume un valor constante de 1, independientemente de la variación en los componentes b y c .

Tabla V. Comportamiento de las medidas de diversidad beta, analizadas bajo diferentes criterios

Medida	Mínimo=0 ↔ a=0	Máximo =1 ↔ b=c=0	Simetría	Homogeneidad	Cuadrantes anidados	Aditividad
β_{RLB}	*	*	-	* •	*	-
β_{gl}	-	-	*	*	*	- X
β_j	*	*	*	*	*	-
β_{PB}	*	-	*	*	*	-
β_{SOR}	*	*	*	*	*	-
β_W	*	*	*	*	*	- X
β_{-1}	*	*	*	*	*	- X
β_C	*	-	*	* •	-	*
β_{CO}	*	*	*	*	*	- X
β_t	-	-	*	*	*†	- X
β_{ME}	-	-	*	*	*†	-
β_{HK}	*	*	*	*	*	- X
β_{CC}	*	*	*	*	*	-
β_g	*	*	*	*	*	-
β_z	*	*	*	*	*	-
β_M	*	-	*	* •	*	-
β_r	*	*	*	*	*°	-
β_l	-	-	*	*	-	- X
β_e	-	-	*	*	*°	-
β_{rs}	-	-	*	*	*°	-
β_{-2}	*	*	*	*	*	-
β_{-3}	*	-	*	*	*	-
β_{sim}	*	*	*	*	*	**+

Notar de la Tabla III que el criterio de valores máximos y mínimos se cumplen para algunas medidas debido a que sus fórmulas originales se re-expresaron en términos de a , b , y c .

- * el criterio se cumple
- el criterio no se cumple
- * si se corrige por -1
- X solo cuando $a > 0$ y el número total de especies es igual para los dos cuadrantes, i y j , en comparación $\alpha_i = \alpha_j$
- **+ no cuando $a=0$ en los valores extremos del transecto y $\alpha_i \neq \alpha_j$
- *• valor de la medida es multiplicado por la misma constante como los componentes del recambio
- *° si $\alpha_i = \alpha_j$ (ver Wilson & Shmida 1984)
- *† si $(\alpha_i + \alpha_j)/2 = \bar{\alpha}$ (ver Wilson & Shmida 1984)

Otras propiedades simples

Se probaron las siguientes propiedades simples que se espera que cumplan las medidas de diversidad beta (Tabla V).

(i) Simetría

Para muchos propósitos, para dos cuadrantes, x, y , una medida de diversidad beta $\beta(x, y)$ debe ser igual a $\beta(y, x)$. Es decir, la diversidad beta debe ser simétrica en relación a la variación de los componentes b y c (Janson & Vegelius, 1981). En otras palabras, si las identidades de los cuadrantes vecino y focal fueran intercambiadas, la medida debe permanecer sin cambios si es simétrica. Todas las medidas satisfacen este criterio, excepto β_{RLB} (Tabla V).

(ii) Homogeneidad

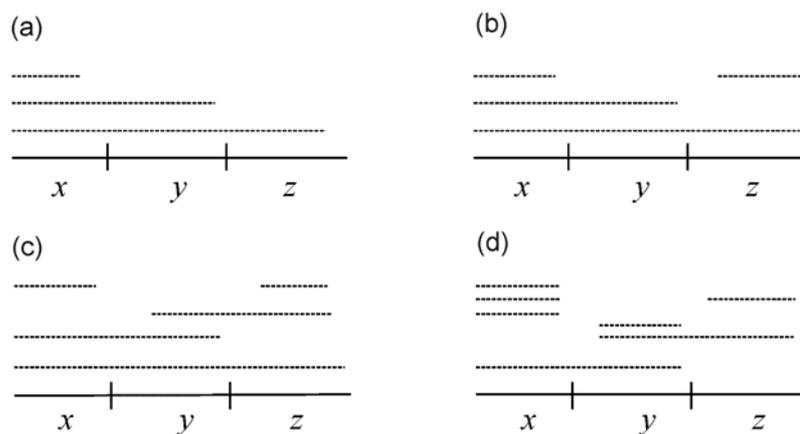
Si todos los componentes, a , b y c se multiplican por la misma constante, esto no debería afectar el valor de la medida de diversidad beta. Es decir, la diversidad beta debe ser independiente de el número total de especies siempre y cuando se mantengan las proporciones de los diferentes componentes de manera constante (Janson & Vegelius, 1981). Este criterio se cumple para todas las

medidas cuando son re-expresadas en términos de los componentes de similitud, excepto para β_C y β_M , para las cuales al multiplicar los componentes por una constante se multiplica el valor de la medida por la misma constante (Tabla V).

(iii) Cuadrantes anidados

Los cuadrantes de áreas distintas pueden estar físicamente anidados, de manera que el cuadrante focal se encuentra completamente dentro del segundo cuadrantes, de manera que todas las especies que ocurren en el primero también están presentes en el segundo. Wilson & Shmida (1984) argumentan que bajo esta condición no hay reemplazo, y que por lo tanto, las medidas de diversidad beta deben tener valores de cero para cuadrantes anidados, independientemente de que tan grande o pequeño es el porcentaje de especies que tienen en común. Para todas las medidas cuyos valores depende de b y c , no se detecta reemplazo espacial de especies cuando cualquiera de los dos componentes es igual a cero, excepto para β_r , β_e y β_{rs} , las cuales satisfacen este criterio cuando la riqueza de especies en ambos cuadrantes es igual (Tabla V).

Fig. 7. Cuatro casos hipotéticos usados para evaluar la propiedad aditiva. La distribución de tres especies a lo largo de tres cuadrantes (x , y , z) en un transecto se representa por las líneas punteadas. **(a)** Cuadrantes anidados con diferente riqueza de especies, α . **(b)** Diferente α entre los cuadrantes. **(c)** Igual α entre los cuadrantes. **(d)** Diferente α entre los cuadrantes y $a=0$ entre los cuadrantes extremos. Si una medida exhibe la propiedad aditiva, entonces la diversidad beta para todo el transecto $\beta(x,z)$ es igual a la suma de la diversidad beta entre cada de muestras continuas en el gradiente $\beta(x,y) + \beta(y,z)$.



Incrementando la complejidad

Hasta ahora, con excepción del anidamiento, hemos considerado el caso más simple, es decir, de un par de cuadrantes adyacentes de áreas iguales. En la práctica, hay muchas otras situaciones en las cuales se aplican las medidas de diversidad beta. No obstante, típicamente están basadas en pares de comparaciones, usualmente se hacen otras consideraciones adicionales (ver más adelante).

(i) Transectos

Cuando la diversidad beta se calcula a lo largo de transectos se deben tener en cuenta las siguientes consideraciones. La primera es la sensibilidad de las medidas a gradientes locales de riqueza de especies. Este es un problema en particular si se usan medidas que cuyos valores resultan esencialmente de la variación del componente a , el número de especies en común para un par de cuadrantes dados (medidas de continuidad). Como se indicó anteriormente, éstas tienen a asumir valores extremos (altos o bajos dependiendo de la dirección de escalamiento con a) cuando las diferencias en la riqueza entre el cuadrante focal y el vecino son grandes – debido a que a tiende a ser pequeña.

En segundo lugar, la aditividad de las medidas de diversidad beta puede ser muy importante en el contexto de los transectos (Wilson & Shmida, 1994). Para el caso simple de tres cuadrantes en la secuencia espacial x , y , z , una medida será aditiva si la suma de los valores de diversidad beta entre x - y así como la suma entre y - z es igual al valor de diversidad beta entre x y z . La aditividad exhibida por algunas medidas depende de los patrones de riqueza de especies en los cuadrantes a través del transecto (Wilson & Shmida, 1984; Magurran, 1988) y también si las distribuciones de las especies están anidadas. En este estudio consideramos si el criterio de aditividad se cumple en cuatro situaciones hipotéticas diferentes en un transecto con tres cuadrantes contiguos (Fig. 7).

Únicamente aquellos índices que no incluyen el componente a en su formulación, β_c y β_L , son completamente aditivos para todos los casos probados (Tabla

V; ver Wilson & Shmida, 1984; Magurran, 1988). β_{sim} cumple con el criterio de aditividad excepto para el caso de la distribución completamente anidada de las especies a través del gradiente (Fig. 7, caso a). Seis medidas (β_{gl} , β_w , β_t , β_{CO} , β_{HK} , y β_i) son aditivas sólo cuando la riqueza de especies del cuadrante focal es igual a la riqueza promedio de las especies de todos los cuadrantes a través del gradiente (Fig. 7, caso c). La mayoría de las medidas (β_{RLB} , β_j , β_{PB} , β_{SOR} , β_{ME} , β_{CC} , β_g , β_z , β_M , β_r , β_c , β_{RS} , β_{-2} y β_{-3}) fallaron en la prueba de aditividad bajo todos los casos examinados.

En el estudio de patrones espaciales de reemplazo de especies a lo largo de un gradiente se han usado numerosas aproximaciones (Fig. 8), y la distinción de ellos es importante, independientemente de la media de diversidad beta empleada. Primero, la diversidad beta se ha calculado entre pares adyacentes de cuadrantes en un transecto, y la relación entre éstos valores y la posición en el transecto (Wilson & Shmida, 1984; Cody, 1986), o se ha obtenido un único valor de la ganancias y pérdidas de especies acumulativas de los pares de comparaciones (Willig & Sandlin, 1991; Blackburn & Gaston, 1996; Mourelle & Ezcurra, 1997). Segundo, la diversidad beta se ha calculado entre todos los pares de cuadrantes del transecto y la relación entre éstos valores y la distancia que separa a cada uno de éstos pares (Whittaker, 1960, 1972; Cody, 1986; Harrison *et al.*, 1992; Mourelle & Ezcurra, 1997; Clarke & Lidgard, 2000) o la diversidad beta entre se expresa gráficamente, agrupando áreas similares (Magurran, 1988; Price *et al.*, 1999). El reemplazo espacial de especies frecuentemente depende de la distancia entre los cuadrantes comparados, de manera que a distancias cortas típicamente se esperan valores bajos o moderados mientras que a distancias grandes se esperan una alta diversidad beta (Cody, 1986; Harte & Kinzig, 1997). Tercero, la diversidad beta es estimada para todo el transecto con base en la relación entre la riqueza de especies de los cuadrantes y la riqueza total para todo el transecto (Whittaker, 1960; Wilson & Shmida, 1984; Harrison *et al.*, 1992; Blackburn & Gaston, 1996b).

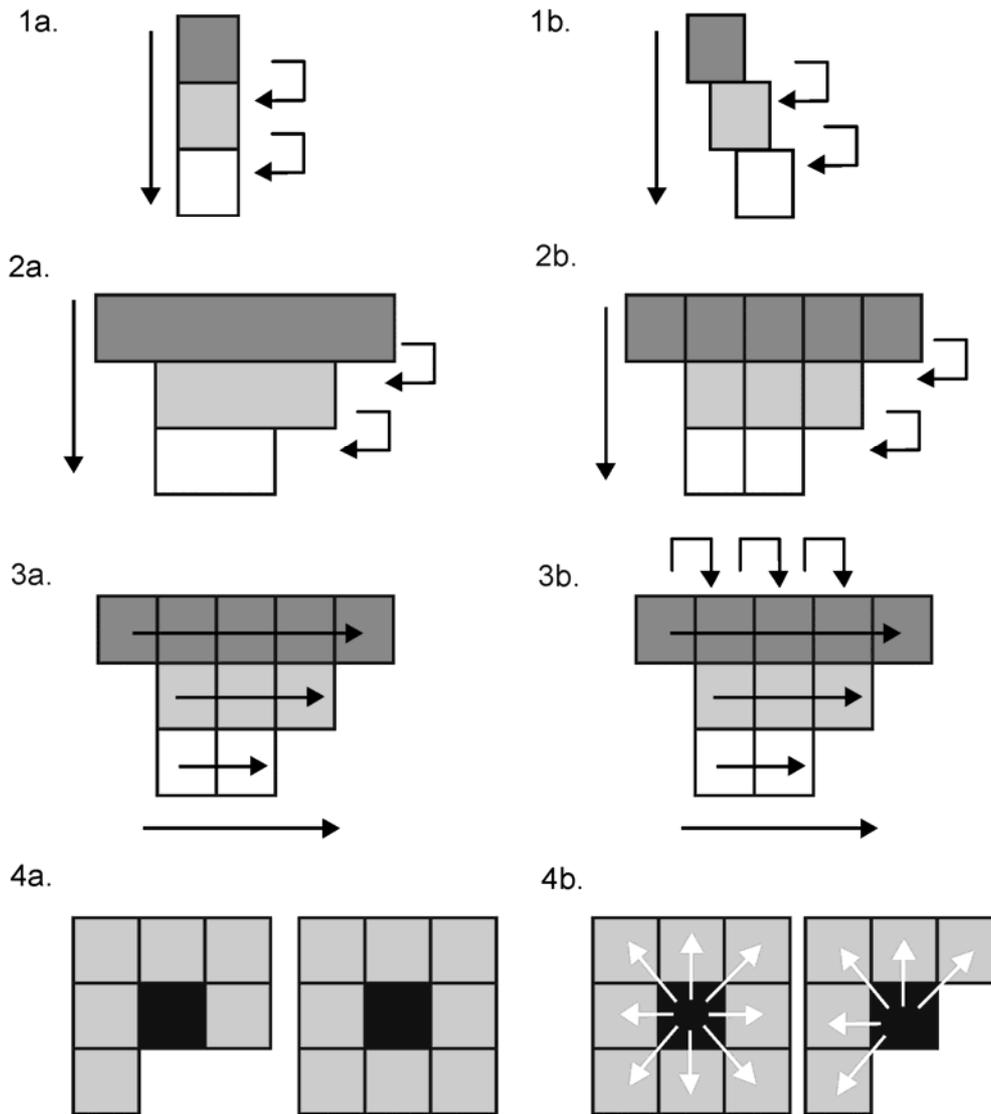


Fig. 8. Ilustración de los principales métodos usados para determinar la variación en la diversidad beta. Algunos de éstos se han usado para estudiar la diversidad beta en relación a la latitud. (1) *Entre cuadrantes del mismo tamaño a lo largo de un gradiente:* (a) contiguas, (b) desplazadas (2) *Entre áreas:* (a) sin considerar diferencias de área, (b) tomando en cuenta el número de cuadrantes. (3) *Dentro de áreas:* (a) dependiendo de la medida aplicada el número de cuadrantes se puede considerar o no al calcular la variación total y, (b) calculando la variación entre cuadrantes contiguos de manera consecutiva (ver Magurran 1988). (4) *Vecindad* -dónde cada cuadrante es evaluado en relación con los cuadrantes vecinos que lo rodean: (a) dependiendo de la medida aplicada, la vecindad completa se ha considerado una unidad, aunque algunas medidas han intentado hacer una corrección considerando el número de cuadrantes en la vecindad y (b) promediando cada par de comparaciones, como se ilustra con la flecha blanca, entre el cuadrante focal y cada uno de sus vecinos.

Una cuarta forma posible de estimación es la comparación directa de los extremos del transecto, asumiendo que una especie presente en ambos extremos está presente de manera continua a lo largo del trayecto, aun cuando en realidad pueda estar ausente en cuadrantes intermedios. Sin embargo, asumir esto puede llevar a resultados no satisfactorios (Whittaker, 1960; Wilson & Shmida, 1984).

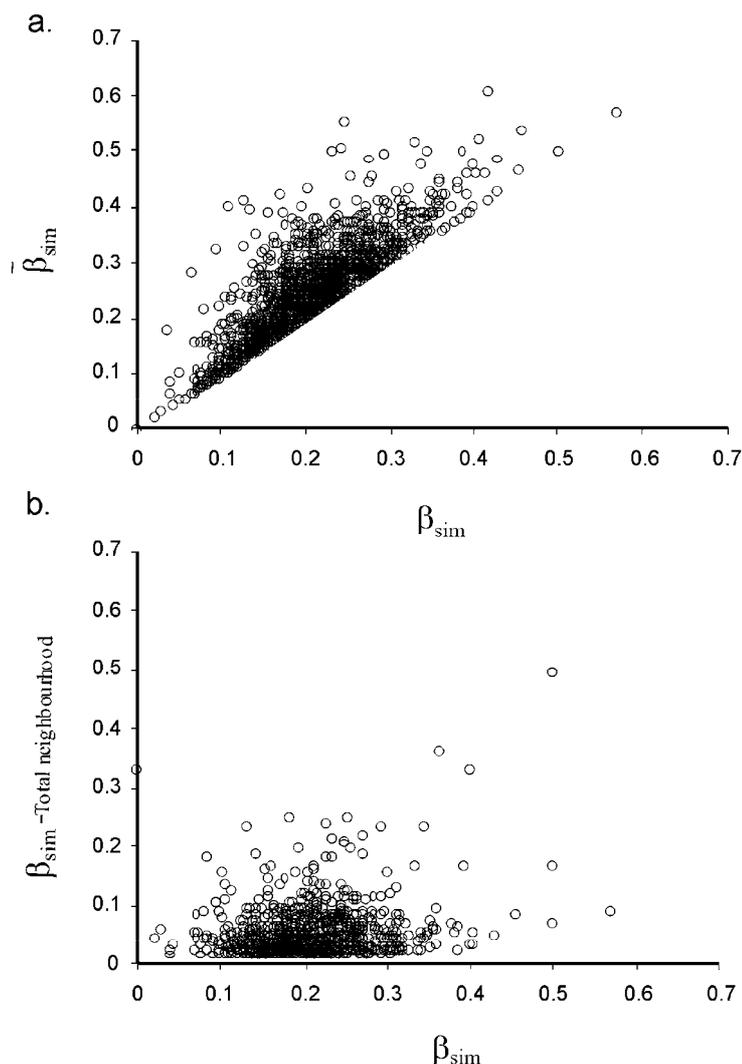
(ii) Sistemas de rejilla o reticulados

En el caso de dividir un área con un sistema de rejillas, la diversidad beta puede evaluarse para un cuadrante focal en relación a sus múltiples vecinos. Consideremos

una rejilla de cuadrantes de áreas iguales, con un celda central focal y ocho celdas vecinas alrededor de la focal. Los valores de los componentes del recambio a , b y c pueden calcularse entre la celda focal y cada una de sus vecinas, y entonces promediar estos valores para calcular la diversidad beta. Alternativamente, los valores de a , b y c pueden usarse para calcular ocho valores de diversidad beta y entonces éstos pueden ser promediados (Williams, 1996a; Lennon *et al.*, 2001). En ambos casos, se pueden hacer correcciones cuando hay datos faltantes o no disponibles para algunos vecinos (Fig. 8).

Fig. 9. Relación entre los valores de diversidad beta obtenidos usando tres diferentes métodos, para las aves que anidan en el Sureste de Escocia (ver detalles en el texto) considerando vecindades de 9 cuadrantes, en un sistema reticulado. β_{sim} (eje x en ambos casos) se obtuvo promediando los valores de diversidad beta del cuadrante focal y cada cuadrante vecino.

(a) $\bar{\beta}_{sim}$ se estimó considerando los valores promedio para los componentes de recambio, a , b y c entre el cuadrante focal y cada cuadrante de la vecindad. (b) β_{sim} —La vecindad completa se considera para comparar con los componentes del recambio del cuadrante focal y todos los cuadrantes vecinos se consideran como una unidad (ver figura 8)



Estos dos métodos dan los mismos resultados, excepto para las medidas de diversidad beta que se basan en los valores máximos o mínimos de alguno de sus componentes, tales como β_{-2} , β_{-3} , y β_{sim} . Contrastamos ambas aproximaciones para β_{sim} , usando datos de las aves que anidan en el sureste de Escocia (Murray *et al.*, 1988), y basados en las ocurrencias de 125 especies en 1756 celdas de 2x2 km (utilizando el programa *Worldmap* para calcular los valores de diversidad beta; Williams, 1996b). Los valores de diversidad beta usando ambos métodos estuvieron positivamente correlacionados ($r=0.849$, $n=1756$, $p<0.0001$); no obstante, debido a que el valor mínimo de b o c es considerado en la formulación de β_{sim} (ver Tabla III), se obtuvieron valores más altos de diversidad beta usando el primer método (Fig. 9).

Otra forma de estimar la diversidad beta es comparar los componentes a , b y c del cuadrante focal con los vecinos considerados en conjunto como si fueran una sola unidad (Williams, 1996a). Esto resulta en la comparación de las áreas de diferente tamaño, la focal y la vecina lo cual frecuentemente no es deseable de realizar. Esto lleva a una enorme asimetría en los valores de b y c ; la ganancia de especies se magnifica en relación a la pérdida de especies, en comparación con el caso de celdas del mismo tamaño. Usando los datos de

las aves que anidan en el sureste de Escocia no se observó una relación significativa entre los valores de β_{sim} obtenidos con esta metodología con los generados promediando las comparaciones entre los pares de celdas, la focal con cada uno de las vecinas ($r=0.135$, $n=1756$, $p<0.001$). Generalmente se observaron valores más bajos cuando se consideró la vecindad como una sola unidad y diferentes celdas focales fueron resaltadas como áreas de alto o bajo recambio espacial usando diferentes aproximaciones (Fig. 9).

Gaston y colaboradores (2001) sugirieron una metodología novedosa para evaluar la diversidad beta para datos en sistemas reticulados. β_g se estimó para transectos y cuatro direcciones diferentes (W-E, N-S, NW-SE y NE-SW), y se atribuyó al cuadrante central focal el máximo valor. Esta metodología podría usarse con otras medidas. Sin embargo, la intención por la que fue propuesta esta metodología fue para detectar áreas con un alto recambio de especies cuando los datos están fragmentados debido a esfuerzos de muestreo variables (ver además Williams *et al.*, 1999). El principal problema de esta metodología es que se detectarán altos valores de diversidad beta cuando las diferencias en diversidad alfa son grandes, *i.e.* al escoger el máximo valor que tiene la medida en pares de cuadrantes que difieren en su diversidad alfa. Otro aspecto, aunque de menor

importancia, es que el área de contacto entre la celda focal y las vecinas es mayor en las comparaciones vertical (N-S) y la horizontal (W-E) que para las dos diagonales (NW-SE, NE-SW); la distancia Euclídeana entre los centros del cuadrante focal y de cada cuadrante que lo rodea es diferente en las direcciones diagonales que en las direcciones vertical u horizontal. Esto podría incrementar la probabilidad de encontrar especies en dos cuadrantes contiguos para las líneas N-S y W-E.

(iii) Número desigual de áreas

Es común que se calcule un único valor de diversidad beta al considerar múltiples áreas y que éste valor se compare con otros generados también para otros conjuntos de sitios (por ejemplo, los valores que son calculados para varias bandas latitudinales compuestas de diversos cuadrantes cada una y cuyos valores se han usado para evaluar si la diversidad beta cambia con la latitud; Willig & Sandlin, 1992; Blackburn & Gaston, 1996b; Clarke & Lidgard, 2000). Rara vez en tales casos el número de áreas usadas para calcular cada valor de diversidad beta es constante (por ejemplo, las bandas latitudinales difieren en su amplitud longitudinal). Esto significa que la diversidad beta se ha calculado en áreas de diferentes tamaños lo que, puede desviar fuertemente los valores resultantes.

Algunas de las medidas de diversidad beta enlistadas en la Tabla III fueron formuladas con la intención explícita de corregir este sesgo causado cuando se compara diferente número de áreas. Así, la división por el número de cuadrantes ($N-1$) en la formulación de β_1 y β_2 que propusieron Harrison y colaboradores (1992), y en β_{ME} por Mourelle y Ezcurra (1997) (Tabla III) fue sugerida para corregir el problema de la variación de la longitud del transecto. Desafortunadamente, esto es una sobre-corrección, debido a que el exponente de la relación especies-área típicamente es mucho menor que uno, por lo que puede llevar a que la diversidad beta esté correlacionada negativamente con el número de cuadrantes.

La comparación de diversidades beta estimadas sin corrección para diferentes números de cuadrantes o de diferentes áreas llevará inevitablemente a resultados sesgados. La magnitud en la que éste efecto es suficiente para confundir los patrones biológicos reales permanece sin conocerse con exactitud, pero es claro que esto no es deseable.

(iv) Escalas espaciales diferentes

Las medidas de diversidad beta se han usado para evaluar el recambio espacial a escalas muy diferentes. Las unidades de estudio varían desde unos pocos metros cuadrados (por ejemplo, Whittaker, 1960; Routledge, 1977; Wilson & Shmida, 1984; Pharo *et al.*, 1999) a decenas y centenas de kilómetros cuadrados (por ejemplo, Cody, 1986; Harrison *et al.*, 1992; Willig & Sandlin, 1992; Blackburn & Gaston, 1996b; Williams, 1996a; Poyton & Boycott, 1996; Price *et al.*, 1999; Clarke & Lidgard, 2000; Koleff & Gaston, 2001). El cambio de escala espacial (tamaño del cuadrante) cambia los patrones espaciales de diversidad beta, ya que el

componente a tenderá a incrementarse conforme las resoluciones espaciales son más amplias (Lennon *et al.*, 2001). En consecuencia, los valores de algunas medidas de diversidad beta tenderán a aumentar con el incremento de la escala espacial, mientras que otras tenderán a disminuir. Esto puede traer dificultades en la comparación de patrones de recambio espacial reportados en estudios que se han realizado considerando escalas diferentes, no obstante que se desconoce la magnitud de tales diferencias en el comportamiento del recambio como resultado de la escala.

(v) Comparando ensamblajes con distribuciones de rangos de ocupación diferentes

Finalmente, las medidas de diversidad beta se han empleado para examinar patrones de recambio espacial en ensamblajes de especies que tienen estructuras de ocupación diferentes; algunos pueden tener muchas especies de distribución restringida y unas pocas de amplia distribución, mientras que otros es a la inversa (las diferencias en la forma de las distribuciones de la ocurrencia de especies e parcialmente una función de la escala espacial; Gaston, 1994; Gaston & Blackburn, 2000). Las asociaciones de especies con altas proporciones de especies de distribución amplia y restringida, respectivamente, tenderán a exhibir niveles de diversidad beta altos y bajos. Dividimos las aves que anidan en el Sureste de Escocia en dos grupo considerando los niveles de ocupación de las tétradas antes descritas, el 50% con los valores más bajos y el 50% con los valores más altos, y mostramos que el primer grupo presenta un espectro más amplio de valores potenciales de recambio espacial que el segundo (Fig. 10). En el caso de un ensamblaje con recambio de especies relativamente restringido, dependerá más fuertemente del comportamiento de la medida de diversidad beta sobre el rango del componente a , y es muy posible que sea influenciado más por la diferencia de riqueza de especies entre los cuadrantes, si éstas medidas no lo consideran explícitamente. Más aún, los estudios comparativos de diversidad beta entre diferentes asociaciones de especies, o áreas de estudio deberían detectar diferencias en la generalidad o rareza total de las especies. Sería deseable desarrollar maneras de medir este efecto, de manera tal que los elementos del recambio de especies que no sean únicamente atribuibles a las diferencias en generalidad o rareza, puedan ser estudiados.

Variación en los patrones de diversidad beta

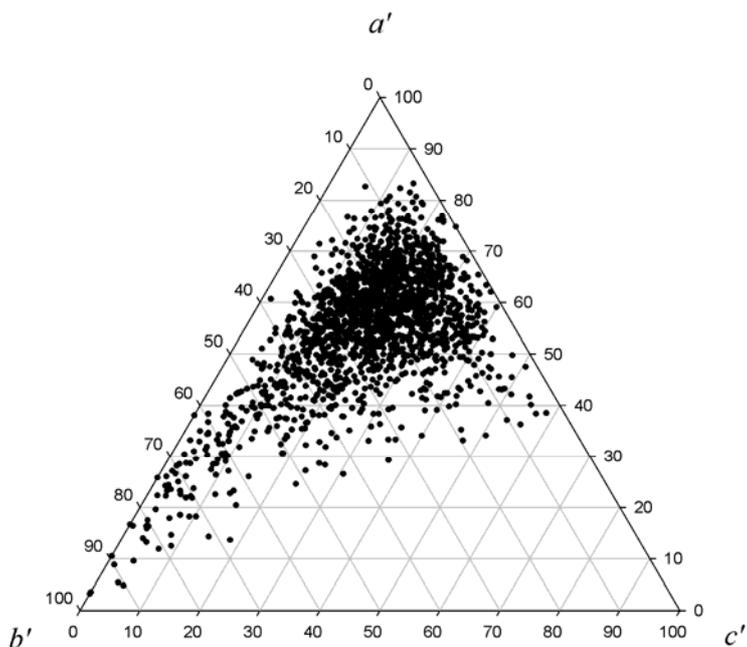
Muchos factores pueden influir en la variación en la composición de la flora y fauna entre diferentes áreas (Gaston & Blackburn, 2000).

• Riqueza de especies

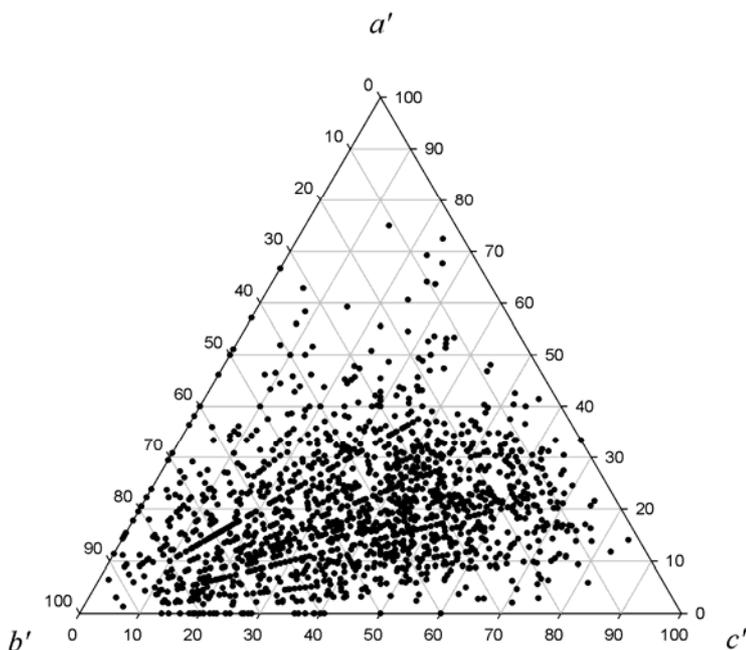
Distinguir los diferentes componentes de la diversidad de especies, las diversidades alfa, beta y gama, claramente es una manera útil de ayudar a entender los patrones de variación espacial de floras y faunas. Sin embargo, éstos componentes están fuertemente relacionados y no se pueden considerar estrictamente aislados.

(a)

Fig. 10. Gráfica que muestra la dispersión en el espacio de los componentes a' , b' , c' , para las aves del Sureste de Escocia (ver detalles en el texto) para (a) el 50% de las especies con distribución más amplia, y (b) el 50% de las especies con distribución más restringida. Los valores son los promedios para cada celda cuando se compara con cada una de las tétradas vecinas (ocho o menos, dependiendo de los límites del área de estudio). La dispersión de los puntos para estos datos sugiere bajos números de especies distribuidas exclusivamente en el cuadrante focal en relación con la vecindad; es decir, b' es consistentemente mayor que c' .



(b)



Las diferencias en la composición de asociaciones o ensamblajes de especies, puede resultar de simples gradientes locales de riqueza de especies, como mencionamos anteriormente, de manera que los niveles absolutos de recambio de especies dependerá de que tan agudos son dichos gradientes (Williams *et al.*, 1999; Lennon *et al.*, 2001).

No obstante, las relaciones entre los componentes de la diversidad beta rara vez han sido evaluados, especialmente cuando se han removido efectos causales. Koleff & Gaston (2002) analizaron por primera vez, para el mismo conjunto de especies del sureste de Escocia antes mencionado, los pares relaciones entre las

diversidades alfa, beta y gamma, usando una medida de diversidad beta basada en la ganancia y pérdida de especies, documentando la influencia de la escala espacial en las relaciones. La riqueza local y el recambio espacial mostraron una relación negativa, la cual fue más fuerte conforme mayor es el área de la vecindad que se considera para estimar esta última. El recambio espacial y la riqueza regional de especies no mostraron ninguna relación significativa, lo que nos sugirió que el reemplazo espacial de las especies ocurre independientemente del tamaño del reservorio o 'pool' regional de especies.

La conclusión de este estudio es que la riqueza local y el recambio espacial mostraron una relación

negativa, la cuál fue más intensa conforme fue mayor el tamaño de la vecindad para estimar el segundo. El recambio espacial y la riqueza regional de especies no mostraron ninguna relación significativa, lo que sugiere que el reemplazo espacial de especies ocurre independientemente del tamaño del reservorio o 'pool' regional de especies. La riqueza local y regional sólo mostró la esperada relación positiva cuando el tamaño de la escala local fue relativamente grande en relación con la escala regional. Las explicaciones para las relaciones entre el recambio espacial y la riqueza local y regional se pueden encontrar en los patrones espaciales de especies que son comunes, ganadas y perdidas entre áreas.

• Escala espacial

La riqueza de especies y el recambio espacial no sólo son estrictamente inseparables, sino que interactúan con los cambios de escala espacial. El recambio espacial a meso- y macro- escalas ha sido descrito principalmente en términos de la relación especies-área (e.g. Connor & McCoy, 1979; Williamson, 1988; Rosenzweig, 1995, 1999), uno de los patrones mejor conocidos en ecología desde hace mucho tiempo (Arrhenius, 1921). Sin embargo, la existencia de relaciones especies-área implica recambio en tanto hay ganancia de especies con el área acumulativa, y por lo tanto el recambio es también dependiente de la escala. Las relaciones teóricas de especies-área implican relaciones simples entre el área, endemismo y recambio (Harte & Kinzig, 1997).

Las escalas de los estudios empíricos de diversidad beta varían de metros a cientos o miles de kilómetros. Sin embargo los efectos de la escala en patrones observados rara vez han sido explícitamente estudiados. En un estudio realizado por Lennon y colaboradores (2001) se muestra para una análisis con datos empíricos de aves de Gran Bretaña que los patrones de riqueza de especies y recambio varían con la escala espacial. Los patrones de riqueza de especies (a una escala de 10 km) no están estadísticamente relacionados con los patrones a una de 90 km y lo mismo ocurrió con los patrones de recambio. Además se identificaron diferentes zonas como las de mayor riqueza. En efecto, esta sensibilidad de los sitios con mayor riqueza o 'hotspots' tiene implicaciones para la biología de la conservación, por ejemplo, cuando la selección de reservas se hace con base en la máxima riqueza, la cual puede cambiar considerablemente con el tamaño de la reserva o la escala del análisis. El recambio espacial disminuyó a escalas más gruesas, pero el número promedio de especies ganadas o perdidas entre cuadrantes vecinos fue esencialmente invariante de 10-13 especies, a pesar de que la riqueza promedio se incrementó de 80 a 146 especies (a través de un incremento de área de 81 veces). Se demostró así que esta clase de invarianza de escala es consistente con la relación logarítmica de especies-área (SAR, por sus siglas en inglés).

• Ambiente

El recambio de especies se ha asociado usualmente con cambios abruptos o graduales en la estructura del ambiente en el espacio. Se ha asumido que las discontinui-

dades de los ensambles de especies están principalmente determinados por diferentes condiciones ambientales, particularmente por gradientes climáticos. Así, una predicción general en ecología enfatiza que la diversidad beta debe incrementarse con la variabilidad ambiental. Se espera que como resultado de una alta diversidad de hábitat y de variación en las condiciones ambientales se presenten altas tasas de recambio de especies.

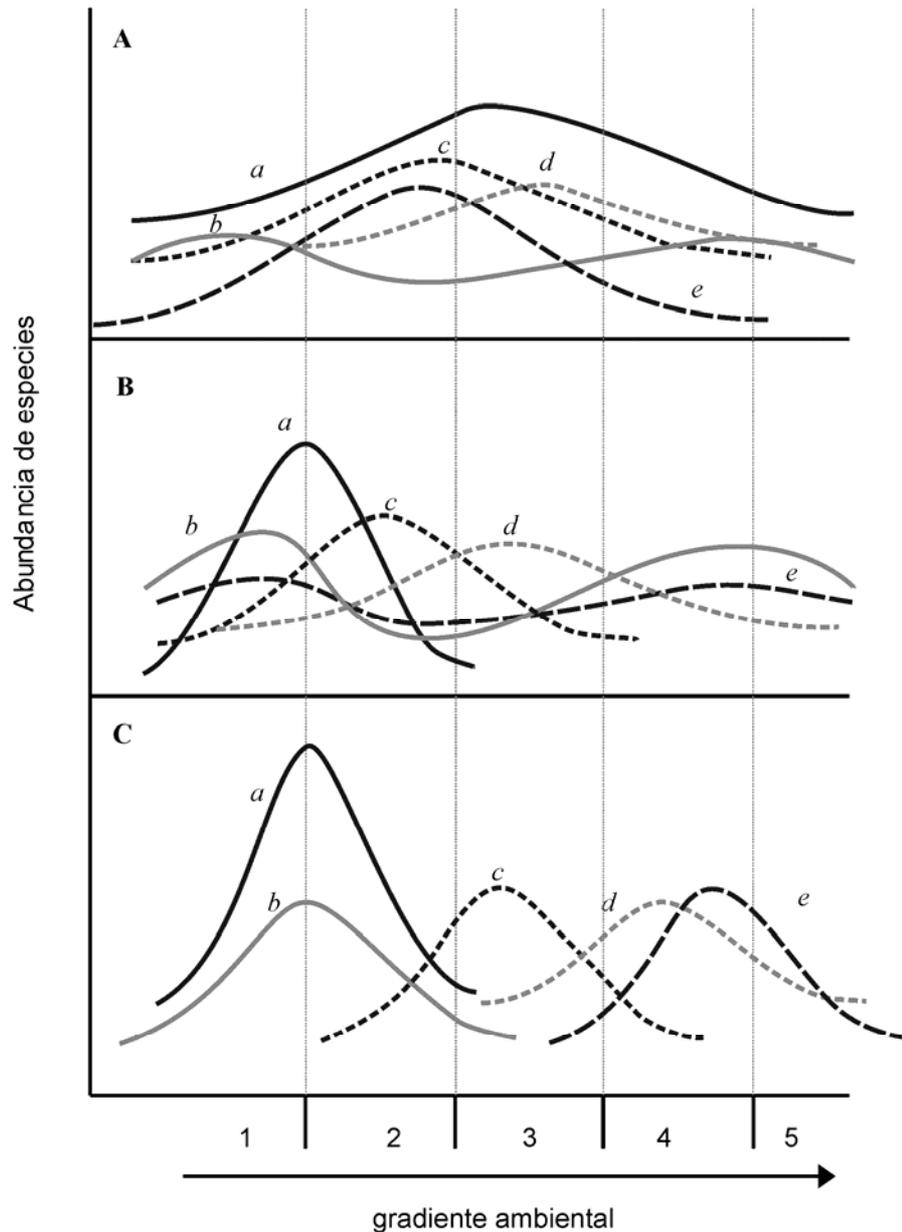
Partiendo del postulado que el tamaño del rango de las especies está limitado en alguna medida por la tolerancia climática de las especies, se espera también un marcado recambio espacial de especies (alta diversidad beta) coincidente con las regiones donde las condiciones ambientales también cambian marcadamente (Gaston & Blackburn, 2000). Usualmente se ha asociado una alta diversidad beta con cambios abruptos en la estructura física del ambiente en el espacio y existen diversos estudios teóricos y observaciones empíricas en campo a escala 'local' que sustentan esta idea (por ejemplo, Whittaker, 1960, 1967, 1972).

Así, considerando la idea de que la composición de las especies cambia como una función de las diferencias en un gradiente ambiental, Whittaker (1967) discutió las implicaciones del diferente grado de diversificación de los hábitats. La figura 11 muestra que conforme el número de especies con hábitats más restringidos (i.e. amplitud de la distribución o dispersión más reducida) ocurre en el gradiente ambiental, hay un mayor cambio en la composición de especies en el gradiente (alta diversidad beta).

Sin embargo, los resultados de otros estudios empíricos no proveen evidencia que apoye esta predicción y la relación entre el ambiente y el recambio espacial no se ha probado explícitamente usando una medida de diversidad beta que refleje únicamente el reemplazo de especies. Esto es particularmente importante, dado que usar medidas de diversidad beta que incorporen recambio causado por gradientes de riqueza puede simplemente producir relaciones significativas entre la diversidad beta para las mismas variables ambientales que explican la variación en la riqueza de especies (Mourelle & Ezcurra, 1997; Davis *et al.*, 1999; Sweeney & Cook, 2001); los determinantes del recambio y de la riqueza de especies no necesariamente pueden ser los mismos (Shmida & Wilson, 1985). La dependencia en la escala del recambio de especies conlleva a preguntarnos si el recambio a una escala espacial particular se explica mejor por la variación ambiental a la misma escala, o a escalas mayores o más finas.

Usando datos de las aves que anidan en Gran Bretaña, Lennon y colaboradores (2001) probaron que si el recambio de especies se explica mejor por el recambio ambiental a la misma escala o una diferente. Sin embargo, no encontramos asociaciones significativas en los patrones de recambio de especies (β_{sim}) y los de cambio ambiental (elevación, temperatura, y uso de suelo), latitud y longitud, probablemente debido a altos niveles de autocorrelación espacial. Otra posible alternativa es que hay efectos de escala en estos resultados. En cada celda considerada en este estudio hay una variedad de hábitats y por lo numerosas especies están registradas. Esto contrasta, por ejemplo, con la transi-

Fig. 11. Ilustración de tres escenarios (A, B, C) con la distribución hipotética de cinco especies (*a, b, c, d, e*) en un gradiente ambiental (por ejemplo, humedad –mésco a xérico, elevación –del nivel del mar a altitudes elevadas, latitud –alta a baja, profundidad –baja a alta). **A**, baja diversidad beta a lo largo del gradiente, con curvas poblacionales ampliamente dispersas, **B**, moderada diversidad beta a lo largo del gradiente, composición anidada de especies, alta diversidad beta en los extremos del gradiente, y **C**, alta diversidad beta, curvas poblacionales más estrechas, mayor cambio en la composición a lo largo del gradiente.



ción de especies que se ha observado entre biomas y las fuertes diferentes condiciones ambientales y las grandes distancias que separan áreas (por ejemplo, Brown & Lomolino, 1998). Alternativamente, los resultados se pueden explicar debido al relativamente bajo recambio espacial en sentido estricto que existe en la región, debido a que los ensamblajes de especies difieren principalmente debido a pérdida de especies y no reemplazo (Harrison *et al.*, 1992; Gaston & Blackburn, 2000). Si hubiéramos considerado una medida de recambio en sentido amplio (que incluya recambio por gradiente de riqueza de especies) hubiéramos observado relaciones más intensas. La mayoría de los estudios que han usado este tipo de medidas han encontrado las mismas variables ambientales que explican una variación sustancial para los patrones tanto de riqueza como de recambio.

A pesar de la falta de resultados significativos en este estudio, la variable ambiental que mejor explicó la variación en el recambio de especies para las aves de

Gran Bretaña a una escala de 10 km² fue la temperatura a la misma escala. Esto concuerda con las conclusiones de Lennon *et al.* (2000a), de que la temperatura de verano es la variable que mejor predice la riqueza de especies; de acuerdo con la relación negativa observada entre la riqueza de especies y β_{sim} (Lennon *et al.*, 2001).

• Ocupación de las especies

Algunas especies contribuyen a la riqueza en numerosas áreas pero poco al recambio en la identidad de las especies entre áreas, mientras que otras contribuyen a la riqueza sólo en pocas, pero contribuyen significativamente al recambio en la identidad de las especies entre esas y otras áreas. En efecto, en la mayoría de los ensamblajes de especies, pocas especies son de amplia distribución y la mayoría presentan una distribución restringida (Gaston, 1994, 1998; Brown, 1995; Brown *et al.*, 1996; Gaston & Blackburn, 2000). Un determinante importante de la complejidad en los patrones

espaciales de diversidad de las especies es la marcada variación en las áreas de ocupación (*sensu* Gaston, 1991) de las diferentes especies. Algunas áreas se ocupan por muchas especies, mientras que otras por pocas, algunas comparten especies en común y otras no comparten ninguna, y los cambios en riqueza y recambio pueden ser paulatinos o abruptos conforme uno se mueve en el paisaje (ver Gaston & Blackburn, 2000).

Se evaluó la contribución de las especies comunes (amplia distribución) y raras (distribución restringida) en los patrones observados de variación espacial de la riqueza de especies y el recambio usando los datos de las aves del sureste de Escocia referidos anteriormente. Contrastando los patrones generados por todos los ensamblajes generados al incluir progresivamente, una por una, las especies en secuencia de la de más amplia distribución hasta la de distribución más restringida y viceversa. Los resultados de este estudio mostraron que (i) la variación espacial en la riqueza de especies, así como del recambio espacial, pueden elucidarse *grosso modo* de la información de los patrones de ocupación de un número relativamente pequeño de especies, cuando éstas son de las que tienen la distribución más amplia (ii) que todas las especies contribuyen en alguna medida a los patrones de diversidad, y (iii) que los cambios generales en patrones de variación en riqueza de especies y recambio, son en cierta medida predecibles cuando se conocen las áreas de ocupación de las especies más comunes. Éstos resultados fueron inesperados para el caso del recambio, que deben corroborarse para otras regiones y grupos de organismos.

Conclusiones

Se han empleado un amplio rango de medidas para expresar variación en la diversidad beta. Quizás lo que esto sugiere de manera más importante es la falta de un acuerdo fundamental en la literatura, como de la característica persuasiva del recambio espacial en la identidad de las especies que se intenta capturar con la diversidad beta. No solamente diferentes grupos de estas medidas basadas en datos de presencia/ausencia escalan diferente con los componentes del recambio, sino que en cada uno de éstos grupos el patrón de escalamiento frecuentemente varía (Figs. 5 y 6). Debe tenerse extremo cuidado al comparar los resultados de estudios que han usado diferentes medidas de diversidad beta, y tener en cuenta de que en muchos casos la comparación directa no es posible.

Las siete medidas de diversidad beta que reflejan ganancia y pérdida (β_r , β_l , β_e , β_{-2} , β_{-3} , β_{rs} , y β_{sim}) capturan la noción de que el recambio es alto cuando la proporción de especies compartidas entre dos cuadrantes es baja y las proporciones de ganancia y pérdida entre una a otra son similares; esto es que toman en cuenta las diferencias del número de especies. Esto parece ser el comportamiento que se espera de una medida de diversidad beta. Desafortunadamente ninguna de éstas siete medidas cumple con todos los criterios con los que se evaluaron. β_r , β_l , β_e , β_{-2} , β_{-3} , y β_{rs} fallaron en la prueba de aditividad bajo todos los escenarios considerados,

mientras que β_{sim} si presentó esta propiedad (Tabla V). Mas aún, ésta medida mostró diferencias considerables en la forma de su superficie con relación a la variación de a' , b' y c' (Fig. 5). En balance, de éstas medidas β_{sim} es quizás la que tuvo un mejor desempeño bajo las condiciones evaluadas. Evidentemente, cualquiera de estas siete medidas puede ser adecuada para el estudio de los patrones de diversidad beta, aunque ninguna medida sea adecuada en todas las circunstancias.

Esta conclusión es preocupante dado los numerosos análisis sobre diversidad beta que se han publicado, y que no han usado medidas de ganancia y pérdida (Fig. 2), sino que han empleado aquellas medidas que son particularmente sensibles a la variación en el componente de continuidad, a . Esto es, se han concentrado en el nivel de especies compartidas pero han ignorado el patrón de ganancias y pérdidas. Además del hecho de que muchas de éstas medidas tienen propiedades no deseadas, esto parece una visión restringida del recambio. Por ejemplo, consideremos dos situaciones, en la primera todas las especies no comunes a los cuadrantes x , y se encuentran sólo en el cuadrante x ; y en otra donde se presenta la misma proporción de especies en común en ambos cuadrantes, pero las especies remanentes se dividen igualmente entre el cuadrante x y el cuadrante y . Es difícil concebir que éstas situaciones contrastantes sean tratadas como equivalentes.

La consideración de las medidas de diversidad beta en términos de sus componentes del recambio (a , b , c) es una ruta rápida para entender el comportamiento de la diversidad beta, y más importante es que algunas de las características fundamentales los patrones de cada uno llevan a la variación de los patrones de composición de las especies. La estimación de la diversidad beta con esta base proveería una comparación estándar, especialmente cuando los niveles de riqueza de especies son marcadamente diferentes, y las medidas que exhiben la propiedad de homogeneidad en todas las circunstancias son claramente superiores. Cuando las medidas de diversidad beta muestran variación en los patrones cuando se usan valores absolutos y proporciones, deben explorarse ambos resultados.

Las gráficas ternarias son una herramienta útil para entender y comparar valores de diversidad beta, tanto para las medidas existentes, como para nuevas medidas que se propongan en términos de los componentes del recambio (Fig. 5) y evaluar la importancia de las diferencias de la riqueza en los patrones de diversidad beta observados.

Finalmente, se debe tener especial atención en el método que se usa para evaluar la diversidad beta en el caso de transectos y sistemas reticulados en particular, ya que pueden conducir a resultados diferentes e identificar otras áreas como de alto recambio espacial. No siempre es obvio que aproximación debe usarse.

Las generalizaciones acerca de la diversidad beta han sido difíciles de evaluar. Se requiere una aproximación más rigurosa y consistente para su evaluación. Asimismo, al contrastar éstos patrones con otros, de diversidad o ambientales, se deben considerar herramientas de estadística espacial para su evaluación.

Agradecimiento

Mi mayor gratitud a K. J. Gaston por su supervisión, apoyo y generosidad para compartir ideas. A J. J. Lennon y P. H. Williams por sus valiosos comentarios en discusiones y al grupo de trabajo BIOME de la Univer-

sidad de Sheffield. P. Koleff agradece el apoyo de CONACYT (51822/12228) y SE (20-4-19440) durante el desarrollo de su tesis doctoral.

Bibliografía

- Bell, G. 2001. Neutral macroecology. *Science*, **293**: 2413-2418.
- Bini, L.M., S.M. Thomaz & D. C. Souza. 2001. Species richness and beta-diversity of aquatic macrophytes in the Upper Parana River floodplain. *Archiv für hydrobiologie*, **151**: 511-525.
- Blackburn, T.M. & K. J. Gaston. 1996 The distribution of bird species in the New World: patterns in species turnover. *Oikos*, **77**: 146-152.
- Bowman, D.M.J.S. 1996. Diversity patterns of woody species on a latitudinal transect from the monsoon tropics to desert in the Northern Territory, Australia. *Australian Journal of Botany*, **44**: 571-580.
- Brändle, M., W. Durka & M. Altmöös. 2000. Diversity of surface dwelling beetle assemblages in open-cast lignite mines in Central Germany. *Biodiversity and Conservation*, **9**: 1297-1311.
- Bratton, S.P. 1975. A comparison of beta diversity functions of the overstory and herbaceous understory of a deciduous forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **102**: 55-50.
- Brown, J. H. & M. V. Lomolino. 1998. *Biogeography*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Clarke, A. & S. Lidgard. 2000. Spatial patterns of diversity in the sea: bryozoan species richness in the North Atlantic. *J. Anim. Ecol.*, **69**: 799-814.
- Cody, M. L. 1975. Towards a theory of continental species diversities: bird distributions over Mediterranean habitat gradients. En: *Ecology and evolution of communities* (ed. M. L. Cody & J. M. Diamond), pp. 214-257. Harvard: Belknap Press.
- Cody, M. L. 1986. Diversity, rarity, and conservation in Mediterranean-climate regions. En: *Conservation biology* (ed. M.E. Soulé), pp. 122-152. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Cody, M.L. 1993. Bird diversity components within and between habitats in Australia. En: *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* (ed. R.E. Ricklefs & D. Schluter), pp. 147-158. Chicago: University of Chicago Press.
- Colwell, R.K. & J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, **345**: 101-118.
- Fournier, E. & M. Loreau. 2001. Respective roles of recent hedges and forest patch remnants in the maintenance of ground-beetle (Coleoptera: Carabidae) diversity in an agricultural landscape. *Landscape Ecology*, **16**: 17-32.
- Gaston, K. J. 1994. *Rarity*. London: Chapman & Hall.
- Gaston, K. J & T. M. Blackburn. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Oxford: Blackwell Science.
- Gaston, K. J., A. S. Rodrigues, B. J. van Rensburg, P. Koleff & S. L. Chown. 2001. Complementary representation and zones of ecological transition. *Ecology Lett.*, **4**: 4-9.
- Gaston, K. J. & P. H. Williams. 1996. Spatial patterns in taxonomic diversity. En: *Biodiversity: a biology of numbers and difference* (ed. K. J. Gaston), pp. 202-229. Oxford: Blackwell Science.
- 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.
- Harrison, S. 1997 How natural habitat patchiness affects the distribution of diversity in Californian Serpentine Chaparral. *Ecology*, **78**: 1898-1906.
- Harrison, S., S. J. Ross & J. H. Lawton. 1992. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *J. Anim. Ecol.*, **61**: 151-158.
- Harte, J. & P. Kinzig. 1997. On the implications of species-area relationships for endemism, spatial turnover, and food web patterns. *Oikos*, **80**: 417-447.
- 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.
- Janson, S. & J. Vegelius. 1981. Measures of ecological association. *Oecologia*, **49**: 371-376.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological methodology*. California: Addison-Wesley.
- Koleff, P. & K. J. Gaston. 2001. Latitudinal gradients in diversity: real patterns and random models. *Ecography*, **24**: 341-351.
- Koleff, P. & K. J. Gaston. 2002. The relationships between local and regional species richness and species turnover. *Global Ecology and Biogeography*, **11**: 363-375.
- Koleff, P., K. J. Gaston & J. J. Lennon. 2003a. Are there latitudinal gradients in species turnover? *Global Ecology and Biogeography*, **12**: 483-498.
- Koleff, P., K. J. Gaston & J. J. Lennon. 2003b. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, **72**: 367-382.
- Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, **76**: 5-13.
- Lapin, M. & B. V. Barnes. 1995. Using the landscape ecosystem approach to assess species and ecosystem diversity. *Conservation Biology*, **9**: 1148-1158.
- Lennon, J.J., P. Koleff, J. J. D. Greenwood & K. J. Gaston. 2001. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*, **70**: 966-979.
- Loreau, M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity. *Ecology Lett.*, **3**: 73-76.
- MacArthur, R. H. 1965. Patterns in species diversity. *Biol. Rev.*, **40**: 510-533.
- Magurran, A. E. 1988 *Ecological diversity and its measurement*. London: Croom Helm.

- Maldonado, M. & M. J. Uriz. 1995. Biotic affinities in a transitional zone between the Atlantic and the Mediterranean: a biogeographical approach based on sponges. *Journal of Biogeography*, **22**: 89-110.
- Moreno, C. E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T-Manuales y Tesis SEA, vol.1. Zaragoza, 84 pp. Accesible on line: [Http://entomologia.rediris.es/sea/manytes/mt1/htm](http://entomologia.rediris.es/sea/manytes/mt1/htm)
- Mourelle, C. & E. Ezcurra. 1997. Differentiation diversity of Argentine cacti and its relationship to environmental factors. *J. Veg. Sci.*, **8**: 547-558.
- Murray, R., M. Holling, H. E. M. Dott & P. Vandome. 1998. *The breeding birds of south-east Scotland: a tetrad atlas 1988-1994*. Edinburgh: The Scottish Ornithologists' Club.
- Odland, A. & H. J. B. Birks. 1999. The altitudinal gradient of vascular richness in Aurland western Norway. *Ecography*, **22**: 548-566.
- Oksanen, J. & T. Tonteri. 1995. Rate of compositional turnover along gradients and total gradient length. *Journal of Vegetation Science*, **6**: 815-824.
- Oliver, I., A. J. Beattie & A. York. 1998. Spatial fidelity of plant, vertebrate, and invertebrate assemblages in multiple-use forest in eastern Australia. *Conservation Biology*, **12**: 822-835.
- Pharo, E. J., A. J. Beattie & D. Binns. 1999. Vascular plant diversity as a surrogate for bryophyte and lichen diversity. *Conserv. Biol.*, **13**: 282-292.
- Pielou, E. C. 1984. *The interpretation of ecological data*. New York: Wiley Interscience.
- Pitkänen, S. 1000. Classification of vegetational diversity in managed boreal forests in eastern Finland. *Plant Ecology*, **146**: 11-28
- Poynton, J. C. & R. C. Boycott. 1996. Species turnover between Afrotropical and eastern African lowland faunas: patterns shown by amphibians. *J. Biogeog.*, **23**: 669-680.
- Price, A. R. G., M. J. Keeling & C. J. O'Callaghan. 1999. Ocean-scale patterns of 'biodiversity' of Atlantic asteroids determined from taxonomic distinctness and other measures. *Biol. J. Linn. Soc.*, **66**: 187-203.
- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, **235**: 167-171.
- Ricklefs, R. E. 2000. The relationship between local and regional species richness in birds of the Caribbean Basin. *Journal of Animal Ecology*, **69**: 1111-1116.
- Ricklefs, R. E. & D. Schluter. 1993. Species diversity: regional and historical influences. In: Ricklefs, R.E. & D. Schluter (eds). *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, pp. 350-363.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos*, **65**: 514-527.
- Routledge, R. D. 1977. On Whittaker's components of diversity. *Ecology*, **58**: 1120-1127.
- Routledge, R. D. 1984. Estimating ecological components of biodiversity. *Oikos*, **42**: 23-29.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rosenzweig, M. L. 1999. Species diversity. En: *Advanced ecological theory* (ed. J. McGlade), pp. 249-281. Oxford: Blackwell Science.
- Ruggiero, A., J. H. Lawton & T. M. Blackburn. 1998. The geographic ranges of mammalian species in South America: spatial patterns in environmental resistance and anisotropy. *J. Biogeog.*, **25**: 1093-1103.
- Shmida, A. & M. V. Wilson. 1985. Biological determinants of species diversity. *J. Biogeog.*, **12**: 1-20.
- Sørensen, T. A. 1948 A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *K dan Vidensk Selsk Biol Skr*, **5**: 1-34.
- Southwood, T. R. E. & P. A. Henderson. 2000. *Ecological methods*. Oxford: Blackwell Science.
- van Rensburg, B., P. Koleff, K. J. Gaston & S. L. Chown. 2004. Spatial congruence of ecological transition at the regional scale in South Africa. *Journal of Biogeography*, **31**: 843-854.
- Weihner, E. & C. W. Boylen. 1994. Patterns and prediction of α and β diversity of aquatic plants in Adirondack (New York) lakes. *Can. J. Bot.*, **72**: 1797-1804.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.*, **30**: 279-338.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, **21**: 213-251.
- Whittaker, R. H. 1975. *Communities and ecosystems*. New York: Macmillan.
- Whittaker, R. H. 1977. Evolution of species diversity in land communities. *Evol. Biol.*, **10**: 1-67.
- Williams, P. H. 1996a. Mapping variations in the strength and breadth of biogeographic transition zones using species turnover. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **263**: 579-588.
- Williams, P. H. 1996b. *WORLDMAP 4 WINDOWS: software and help document 4.1*. Privately distributed (<http://www.nhm.ac.uk/science/projects/worldmap/>), London.
- Williams, P. H., H. M. de Klerk & T. M. Crowe. 1999. Interpreting biogeographical boundaries among Afrotropical birds: spatial patterns in richness gradients and species replacement. *J. Biogeog.*, **26**: 459-474.
- Willig, M.R. & M. R. Gannon. 1997 Gradients of species density and turnover in marsupials: a hemispheric perspective. *J. Mammalogy*, **78**: 756-765.
- Willig, M. R. & E. A. Sandlin. 1992. Gradients of species density and species turnover in New World bats: a comparison of quadrat and band methodologies. En: *Latin American mammalogy: history, biodiversity and conservation* (ed. M.A. Mares & D.J. Schmidly), pp. 81-96. Oklahoma: University of Oklahoma Press.
- Wilson, M. V. & A. Shmida. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *J. Ecology*, **72**: 1055-1064.
- Wolda, H. 1981. Similarity indices, sample size and diversity. *Oecologia*, **50**: 296-302.

Entre los días 18 y 20 de mayo del 2004 se celebró en la Ciudad de México el simposium titulado “Conversaciones sobre diversidad: el significado de alfa, beta y gamma” organizado por CONABIO y el grupo DIVERSITAS-México, con el apoyo financiero de la Dirección de Asuntos Internacionales del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México. La celebración de esta reunión respondió a una verdadera necesidad, sentida por muchos investigadores: convocar a una parte importante de los interesados en esta temática para discutir ideas y enfrentar puntos de vista sobre lo que significan las distintas expresiones de la biodiversidad, las relaciones que tienen entre sí y la forma de medirlas. El simposio fue un éxito, tanto por las comunicaciones presentadas, como por la amplia discusión desarrollada en su seno y ello nos llevó a considerar la publicación de sus contenidos, con la ayuda de la Sociedad Entomológica Aragonesa (España), para ofrecer al mundo científico un libro que los editores creemos nuevo y original, y en español, con las contribuciones más destacadas de aquel evento.

