

Sobre Diversidad Biológica:  
El significado de las Diversidades

$\alpha$   $\beta$   $\gamma$   
alfa, beta y gamma

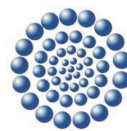
Gonzalo Halffter  
Jorge Soberón  
Patricia Koleff  
& Antonio Melic  
(eds.)



**S.E.A.**



**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**



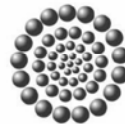
**S.E.A.**



**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<sup>a</sup> 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



CAPÍTULO 18:

**Estimación del componente Beta del número de especies de Papilionidae y Pieridae (Insecta: Lepidoptera) de México por métodos indirectos**

**Jorge Soberón M.**

- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad
- Instituto de Ecología, UNAM
- Museo de Historia Natural y Centro de Investigación en Biodiversidad, Universidad de Kansas.

**Jorge Llorente Bousquets**

- Facultad de Ciencias, UNAM México

**Armando Luis M.**

- Facultad de Ciencias, UNAM México

**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: 231 – 237.

Información sobre la publicación:

[www.sea-entomologia.org/m3m](http://www.sea-entomologia.org/m3m)

## ESTIMACIÓN DEL COMPONENTE BETA DEL NÚMERO DE ESPECIES DE PAPILIONIDAE Y PIERIDAE (INSECTA: LEPIDOPTERA) DE MÉXICO POR MÉTODOS INDIRECTOS

Jorge Soberón M., Jorge Llorente Bousquets & Armando Luis M.

**Resumen:** El concepto de “diversidad beta”, propuesto por Whittaker (1960) se aplica a subdivisiones de una región en la que se realizan inventarios. Por lo tanto, siempre ha sido muy laborioso estimar el componente beta de la diversidad de una región, ya que en principio hace falta obtener tantos listados como subdivisiones existan de la región. En este trabajo discutimos el sentido biológico del componente beta de la diversidad y mostramos cómo es posible estimarla sin necesidad de realizar subinventarios, mediante la estimación empírica de la diversidad alfa promedio y de la diversidad regional (gamma) y la posterior estimación de beta mediante la ecuación de Whittaker. Se muestra un ejemplo utilizando datos de Papilionidae y Pieridae (Insecta: Lepidoptera) de México.

**Palabras clave:** Lepidoptera, Papilionidae, Pieridae, diversidad beta, estimación indirecta, México.

### An estimate of the Beta component of the number of species of the Papilionidae and the Pieridae (Insecta: Lepidoptera) of Mexico by indirect methods

**Abstract:** The concept of “beta diversity”, proposed by Whittaker (1960), is applied to subdivisions of a region from which inventories are obtained. Therefore it has always been difficult to estimate beta, since in principle inventories for each subregion in the region are required. In this paper we discuss the biological meaning of the beta component of a region’s species richness and show how to estimate beta without going through subregional inventories. We do this by empirically estimating the average alpha diversity and the regional (gamma) diversity and then calculating beta using Whittaker’s equation. An example is shown using data on the Papilionidae and the Pieridae (Insecta: Lepidoptera) of Mexico.

**Key words:** Lepidoptera, Papilionidae, Pieridae, beta diversity, indirect estimate, Mexico.

## 1. Introducción

Estudiar el componente de recambio en la diversidad biológica de zonas compuestas por medios ambientes heterogéneos se ha convertido en una tarea popular entre los ecólogos. El componente de recambio, o de diferenciación en la composición específica entre sitios de un transecto, un paisaje o más generalmente un área ecológicamente suficientemente heterogénea ha sido llamado el componente beta de la diversidad biológica (Whittaker, 1960), o un poco impropriadamente, la “diversidad beta”.

El estudio del comportamiento y propiedades del componente beta de la diversidad biológica es de primordial importancia en ecología y biogeografía porque, como veremos, está directamente relacionado con la endemidad de una biota y con lo que es el elemento fundamental de los estudios biogeográficos: el rango de distribución geográfica de las especies. Sin embargo, medir el componente beta es siempre un asunto muy laborioso debido a que en general se requiere obtener los listados de especies de todas las subregiones en las que se subdivide una zona para luego poder estimar algún índice de beta.

En la literatura se pueden encontrar una gran cantidad de índices de “diversidad beta” (Magurran, 1988; Koleff *et al.*, 2003) que miden una variedad de propiedades relacionadas todas, mas o menos explícitamente,

con las ideas de recambio o disimilaridad. Sin embargo, ningún índice es realmente útil si no se tiene claro cual es el concepto biológico que se trata de cuantificar. En este trabajo utilizaremos el índice de Whittaker (1960) para obtener, por métodos indirectos, medidas del componente beta de la diversidad de Papilionidae y Pieridae (Insecta: Lepidoptera) en los diferentes tipos de vegetación de México, sensu Rzedowski (1986). Analizaremos primero precisamente qué mide el índice de Whittaker del componente beta de la diversidad de una región, para después mostrar como ese índice puede ser calculado indirectamente. Finalmente se discutirán los resultados.

## 2. El componente beta de Whittaker

La llamada “diversidad beta” de Whittaker es un índice de gran sencillez, ya que se trata simplemente de la razón entre el total de especies de una región y el promedio de el número de especies en alguna subdivisión de la región. Para precisar esto imaginemos una región (que llamaremos  $\mathbf{R}$ ) suficientemente grande como para que tenga sentido subdividirla en  $H$  subregiones (que llamaremos  $\mathbf{r}_j$ , con  $j=1,2,.. H$ ) más homogéneas. Desde una perspectiva puramente matemática lo único que importa es que exista una subdivisión bien definida de la región mayor y que contemos con los listados de especies de cada una de las subregiones. El que éstas sean homogéneas o no solamente importa desde el punto de vista de la interpretación biológica. Supongamos además que conocemos las especies que existen en  $\mathbf{R}$  y en las  $\mathbf{r}_j$ , esto es, se cuenta con listados florísticos o faunísticos considerados suficientes de cada subdivisión y de la región completa.

Con la anterior información se puede construir una matriz de presencias-ausencias en la que los renglones de la matriz corresponden a las  $H$  subdivisiones, y las columnas a las  $S$  especies que habitan la región  $\mathbf{R}$ . La celda  $(i,j)$  de la matriz tendrá un valor de 1 cuando la especie  $i$  esté presente en la subdivisión  $j$ , y de 0 si está ausente. Al valor de presencia o ausencia de la celda  $i,j$  la simbolizaremos con  $\delta(i,j)$ ; en otras palabras,  $\delta(i,j)$  vale cero si la especie  $i$  esta ausente de la celda  $j$  y uno si está presente. La suma de todos los valores en el  $j$ -ésimo renglón nos da el número de especies en la subregión  $\mathbf{r}_j$ , que llamaremos  $\alpha_j$ . La suma de todos los valores en la  $i$ -ésima columna nos da la incidencia, o número de subregiones donde está presente la especie  $i$ , que llamaremos  $\omega_i$ . La tabla I ilustra estas ideas.

Notemos ahora las siguientes identidades aritméticas:

$$\alpha_j = \sum_{i=1}^S \delta(i,j); \omega_i = \sum_{j=1}^H \delta(i,j) \quad (1)$$

Estas son simplemente las definiciones de la riqueza en el sitio  $j$  y la incidencia de la especie  $i$ . Usando barras para denotar los promedios de los valores de  $\alpha_j$  y de  $\omega_i$ , también tenemos:

$$\bar{\alpha} = \frac{1}{H} \sum_{j=1}^H \alpha_j = \frac{1}{H} \left[ \sum_{j=1}^H \sum_{i=1}^S \delta(i,j) \right]; \quad (2a)$$

$$\bar{\omega} = \frac{1}{S} \sum_{i=1}^S \omega_i = \frac{1}{S} \left[ \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^H \delta(i,j) \right] \quad (2b)$$

Y notando que las dos dobles sumatorias representan simplemente el total de conteos (esto es, el total de unos en la matriz) y que por lo tanto son idénticas, llegamos finalmente a las ecuaciones:

$$\bar{\alpha} H = \bar{\omega} S$$

$$S = \bar{\alpha} \left( \frac{H}{\bar{\omega}} \right) \equiv \bar{\alpha} \beta \quad (3)$$

En donde se ha definido el valor  $\left( \frac{H}{\bar{\omega}} \right) \equiv \beta$  para

reobtener la definición original de Whittaker. El factor beta representa entonces simplemente el número de veces que la diversidad global ( $S$ ), en la región  $\mathbf{R}$ , es mayor que el promedio de las diversidades locales (las  $\alpha_j$ ). El recíproco de beta representa la incidencia promedio relativa al número total de subdivisiones de la región  $\mathbf{R}$ ,  $\beta^{-1} = \bar{\omega} / H$

De similar forma se puede definir una alfa promedio relativa al número total de especies. Como resulta aparente de revisar las ecuaciones (2), estas dos cantidades son iguales:

$$\bar{\alpha}^* \equiv \bar{\alpha} / S = \bar{\omega} / H \equiv \bar{\omega}^* \quad (4)$$

Los ejercicios aritméticos realizados arriba son sorprendentemente informativos. En primer lugar es realmente importante resaltar que la ecuación (3) de Whittaker es, en esencia, una relación entre diversidades locales y la diversidad de la región compuesta por las diferentes localidades. No tiene sentido hablar de las diversidades alfa, beta y gama si no se especifica rigurosamente la región total y la subdivisión usada. Es evidente que si se altera el patrón o el tamaño de las subregiones tanto el valor de las alfas como el de beta van a cambiar y esto nos lleva al segundo punto.

Las ecuaciones presentadas arriba son identidades aritméticas, válidas para cualquier matriz de presencias y ausencias. Lo que no es aritmético es la elección de las subdivisiones de modo que tengan sentido biológico. Esto apunta a un problema esencial que no se discutirá aquí, que es el de cuales son la forma y el tamaño mínimo de una celda para que tenga sentido medir la diversidad dentro de ella (para un taxón específico: es evidente que no es lo mismo jaguares que bacterias). Esto es, el problema del significado y la medida de la diversidad alfa o local. Creemos que este es el problema central de medir la riqueza de las especies, pero la dificultad y amplitud del tema rebasan este capítulo.

El tercer punto importante es que no parece correcto llamar al factor beta en la ecuación (3) una “diversidad”. En efecto, para datos de presencias y ausencias, biológicamente la diversidad es simplemente el número de especies en una muestra. En la ecuación tres se rela-

**Tabla I.** En una matriz de presencias-ausencias, donde convencionalmente se colocan las especies en las columnas y los sitios o subregiones en los renglones, el valor 1 indica la presencia de la especie  $i$  en el sitio  $j$ . Los  $h$  valores de  $a_j$  representan los números locales de especies presentes en cada una de las 1, 2, ... $h$  subregiones. Los valores de  $w_i$  representan la incidencia, o tamaño del rango geográfico de la especie  $i$ . La suma de todas las riquezas es igual a la suma de todas las incidencias y es simplemente el total de unos en la matriz.

		<b>1, 2,...S especies</b>				
<b>1,2,...H celdas</b>	1	0	0	1	2	$\alpha_i$
	1	0	1	0	2	
	1	1	0	0	2	
	0	0	0	1	1	
	1	1	0	1	3	
	0	1	0	1	2	
	4	3	1	4	12	$\omega_i$

ciona el número de especies en la región  $R$  (o sea el valor  $S$ ) con el número de promedio de especies en el total de las subregiones  $r_j$  (el promedio de los  $H$  valores de  $\alpha_j$ ). Beta es simplemente el factor de escalamiento de la relación, no es un “número de especies” y por lo tanto no se le debería llamar una “diversidad”.

El cuarto punto es que tal y como se ve en la ecuación (4), la proporción (respecto al total  $S$ ) promedio de especies en la subdivisión es aritméticamente idéntica a la proporción (respecto al total de subregiones  $H$ ) promedio de incidencia de las especies. Dos conceptos aparentemente no relacionados (riqueza proporcional local e incidencia proporcional de las especies) resultan numéricamente iguales.

Finalmente, notemos que la sencillísima ecuación (3) relaciona cuatro conceptos biológicos importantes: 1) el número total de especies en una región ( $S$ ), 2) el número promedio de especies en una subdivisión especificada de la región (alfa promedio) y 3) el factor de escalamiento (beta) que es aritméticamente idéntico a, 4) el recíproco del promedio de área proporcional que ocupan las especies que habitan la región.

Como ya se ha reiterado mucho, las ecuaciones anteriores son identidades aritméticas derivadas de la matriz de presencias y ausencias, pero relacionan conceptos biológicos diferentes. Por lo tanto, la importancia de la ecuación de Whittaker radica en que sugiere relaciones entre cantidades que se pueden medir independientemente, sin necesidad de obtener una matriz de presencias y ausencias. Esto es lo que se ejemplifica a continuación.

### 3. El factor beta en la diversidad de Papilionidae y Pieridae de México

En el ejemplo que presentamos aquí se calculará el componente beta de la diversidad regional de dos grupos bien conocidos de mariposas mexicanas, para ocho regiones  $R$ , correspondientes a los tipos de vegetación de Rzedowski (1986) subdivididas en una retícula regular de celdas de 0.1 grados de lado (aproximadamente 1.8 km de lado). Lo que se hará es estimar primero el valor de  $S$  para cada uno de los tipos de vegetación. Después, se obtendrá una estimación del número de

especies en cada una de las 50,490 celdas de 0.1 grados que subdividen el territorio nacional. Con este valor se calculará el valor de alfa promedio para cada una de las regiones de tipo de vegetación. Finalmente, con la ecuación (3) se estimará el factor beta de escalamiento de diversidad local a regional.

#### 3.1 Número total de especies en los tipos de vegetación.

Para obtener el número de especies de Papilionidae y Pieridae se recurrió a la base de datos descrita por Llorente *et al.* (1997). Esta base consta de 177 especies, 55,000 ejemplares y 2,600 localidades diferentes. La base de datos puede arrojar una subestimación del número total de especies debido a los sesgos e imperfección de los muestreos (Soberón *et al.*, 2000). Para corregir este problema se calculó una extrapolación de la historia del esfuerzo de colecta, basada en métodos presentados por Colwell y Coddington (1994) y Soberón y Llorente (1993). En la tabla II aparece el número estimado de especies utilizando el método Interval Coverage Estimation (ICE) de Colwell y Coddington (1994) habilitado en el programa EstimateS (Colwell, 2005).

#### 3.2 Número de especies local.

Para calcular la diversidad local se eligieron las sesenta localidades mejor colectadas de la base de datos. Se consideraba una localidad bien colectada cuando el índice de completitud de la colecta (Soberón *et al.*, 2000) era mayor de 0.8, u 80% del estimado total. Con esas 60 localidades bien colectadas se estimó una regresión multilinear por pasos sobre las variables latitud, temperatura promedio anual, temperaturas mínima y máxima anuales, precipitación acumulada anual y altura sobre el nivel del mar. El resultado de la regresión por pasos es la siguiente ecuación:

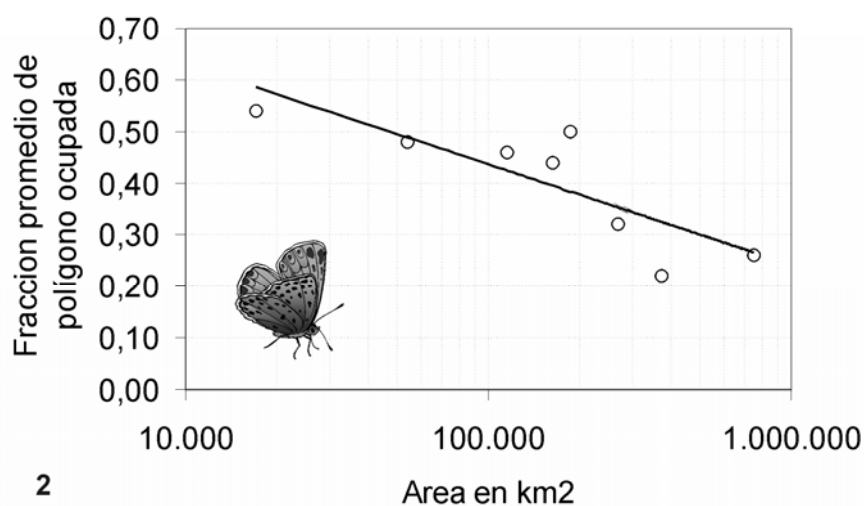
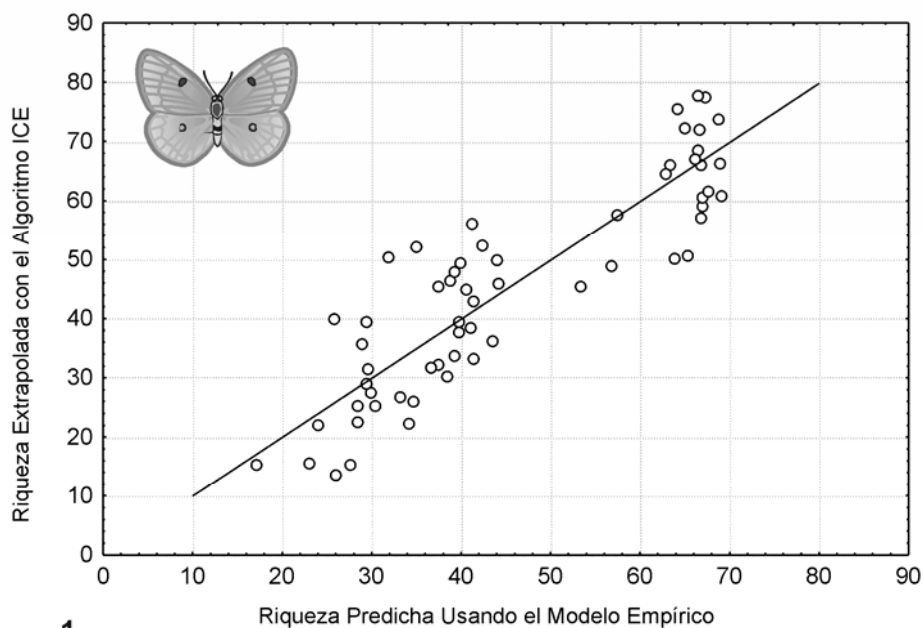
$$S_{ICE} = 100 + 0.0089 P - 0.0097 Alt - 2.70 Lat - 0.824 T_{min} \quad (5)$$

La variancia explicada por la ecuación es  $r^2 = 0.65$  y una gráfica de la regresión aparece en la figura 1.



**Tabla II.** Número estimado de especies utilizando el método Interval Coverage Estimation (ICE) de Colwell y Coddington (1994) habilitado en el programa EstimateS (ver texto).

	Área (km <sup>2</sup> )	Fracción de Territorio	Alfa promedio	D.S. de Alfa	SICE: N° sp. estimadas	Beta	Omega	Omega en km <sup>2</sup>
<b>Bmm</b>	17,158.66	0.0089	56.87	9.33	106	1.86	0.54	9,265.70
<b>Btp</b>	186,277.99	0.0965	56.91	8.08	113	1.99	0.50	93,138.90
<b>Bts</b>	54,133.89	0.0280	49.44	5.04	104	2.10	0.48	25,984.30
<b>Be</b>	114,806.01	0.0595	33.11	9.52	72	2.17	0.46	52,810.80
<b>P</b>	163,085.77	0.0845	21.59	7.94	49	2.27	0.44	71,757.70
<b>Btc</b>	268,976.00	0.1393	40.89	7.48	128	3.13	0.32	86,072.30
<b>Mx</b>	751,571.71	0.3893	23.99	6.74	93	3.88	0.26	195,408.60
<b>Bce</b>	374,395.21	0.1940	32.04	12.06	146	4.56	0.22	82,366.90



**Fig. 1.** Relación entre el número de especies predichas por el modelo empírico basado en variables ambientales y el valor asíntótico calculado usando el algoritmo ICE.

**Fig. 2.** Relación entre el valor de omega fraccional (promedio de la fracción de área de cada polígono de vegetación de Rzedowski ocupada por las especies que lo habitan) y la superficie de los polígonos en km<sup>2</sup>. Existe una clara relación inversa entre la fracción de tipo de vegetación ocupada y el área total del polígono.

Utilizando el SIG Arc View 3.2 se aplicó la ecuación a las 50,490 celdas de 0.1 grados de lado que cubren la superficie de México. Esto permite obtener una estimación empírica de la riqueza local de Papilionidae y Pieridae para México. En la figura 2 se muestra una porción de México ilustrando la aplicación de la ecuación (5) al centro y sur del territorio nacional. Los colores mas oscuros indican un mayor número de especies.

Una simple operación con el SIG permite calcular el valor promedio de la riqueza local de todas aquellas celdas de 0.1 grados que se encuentran dentro de cada uno de los ocho polígonos de vegetación de Rzedowski. El resultado, la diversidad alfa promedio, aparece en la Tabla II.

### 3.3. Cálculo del factor beta de la diversidad regional.

Puesto que para cada región de vegetación de Rzedowski se tiene una estimación del número de especies total en la región ( $S$ ), y otra de alfa promedio, el número de especies locales promedio, se puede calcular beta directamente de la ecuación (3) dividiendo  $S/\bar{\alpha}$ . Asimismo, se puede calcular su inverso, la incidencia proporcional o fracción del polígono de vegetación promedio que ocupan las especies, que denotamos con el símbolo  $\bar{\omega}^*$ . También se puede calcular el área de incidencia, o sea, el promedio de  $\text{km}^2$  de la región de Rzedowski que las especies presentes en ella ocupan, denotada por  $\bar{\omega}$ . Todos estos valores aparecen en la tabla II. Es importante resaltar (figura 2) que el valor de omega está inversamente relacionado con la superficie del polígono (o beta directamente relacionado).

## 4. Discusión

La ecuación de Whittaker permite calcular una variable conocidas otras dos, y relacionar como ya se dijo cuatro conceptos biológicos independientes.

La figura 3 permite apreciar la utilidad de este marco conceptual. En primer lugar nótese que hay tres polígonos de vegetación que contienen casi el mismo número total (gama) de especies: El matorral xerófilo (Mx), el bosque tropical subperennifolio (Bts) y el bosque mesófilo de montaña (Bmm). Si bien el número total de especies es similar, la manera como el total se obtiene es radicalmente diferente. En efecto, tanto la riqueza local promedio como el porcentaje de superficie ocupada del polígono son mucho mas altas en el Bmm que en el Bts y el Mx. Así se explica que una región que es mas grande por un factor de 43 (el área del Mx es 43 veces mas grande que el área del Bmm) tenga el mismo número de especies. La diversidad alfa está explicada

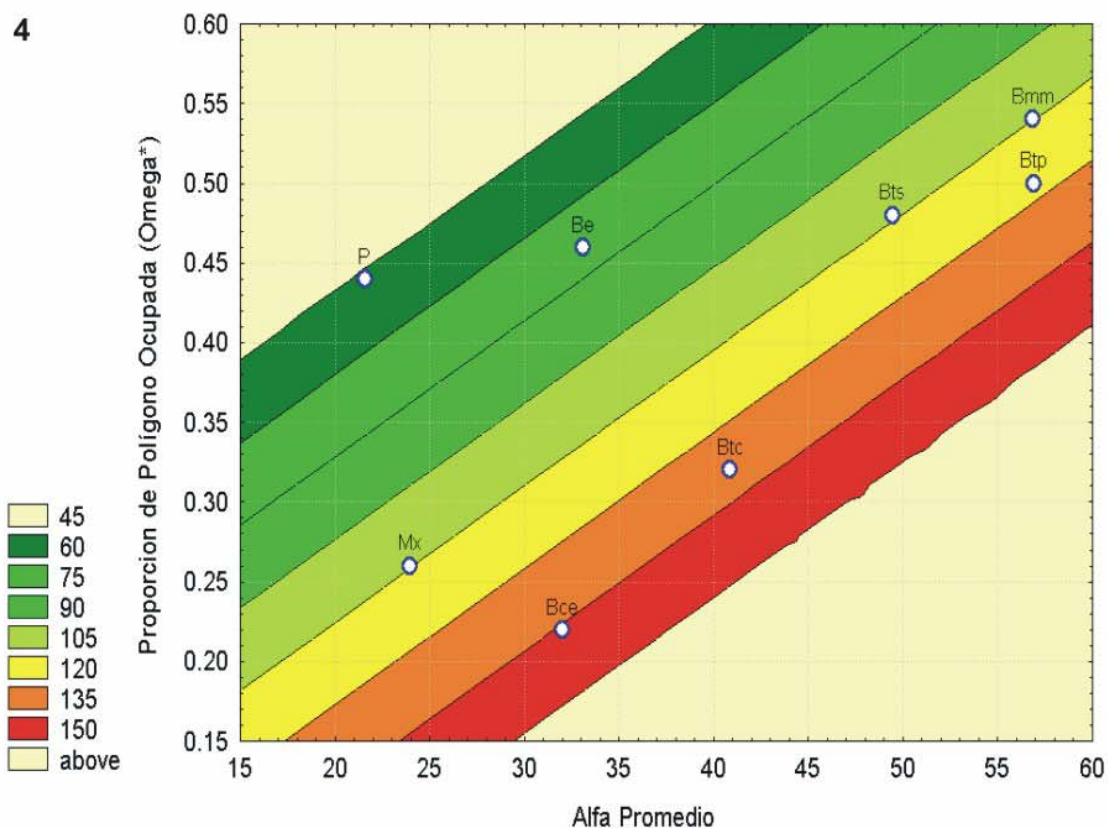
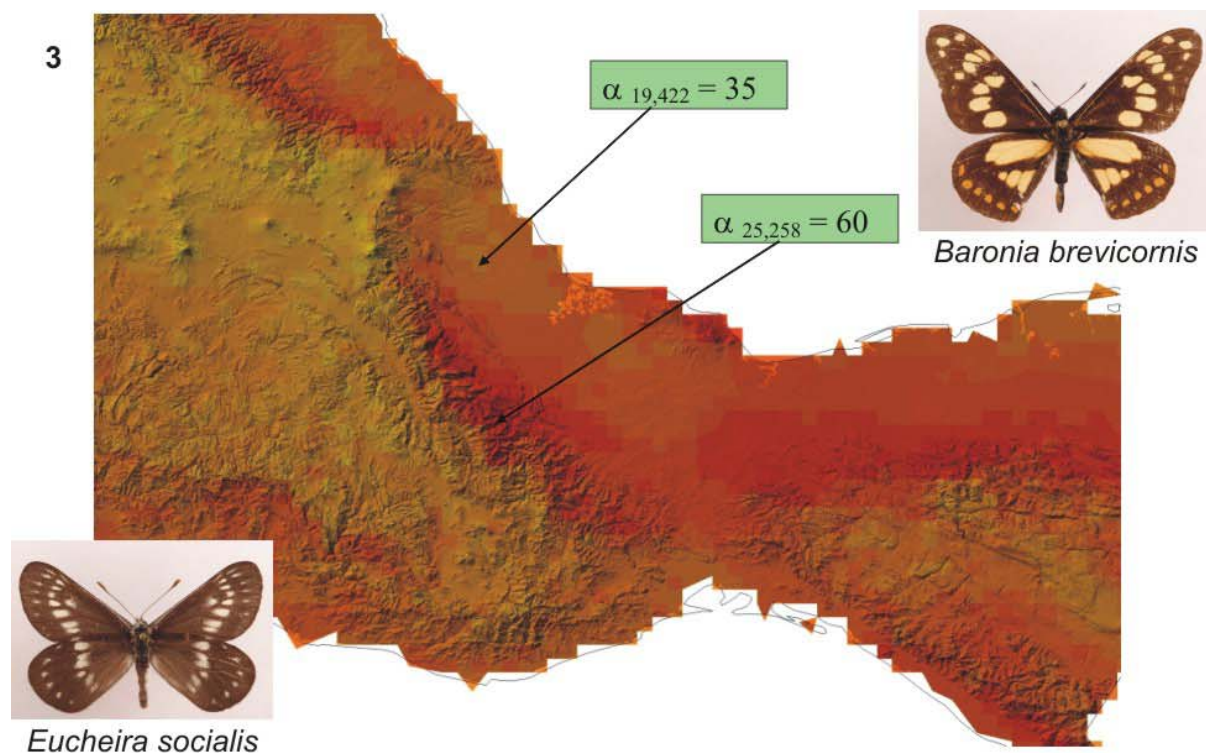
(ecuación 1) por variables que probablemente estén relacionadas con la productividad primaria del ecosistema (temperatura, latitud, precipitación), mientras que el componente beta está relacionado con el área del polígono, probablemente a través de la mayor heterogeneidad ambiental asociada con una mayor superficie.

Comparemos ahora el Mx con el pastizal (P), que tiene un área de la quinta parte. La riqueza total de especies es de casi la mitad, pero la riqueza local (alfa) es prácticamente igual en P y en Mx. Sin embargo el factor beta es mucho mayor en el Mx, donde en promedio las especies ocupan el 26% del polígono, respecto a un 46% en el pastizal. Si comparamos el pastizal con el bosque tropical perennifolio vemos que las especies ocupan una cantidad similar del polígono (50%), por lo que el componente beta es muy parecido entre el pastizal y el bosque tropical, sin embargo la diversidad alfa es mucho mayor en el Btp (2.6 veces mayor), lo cual explica la diferencia en el total de especies.

Finalmente, notemos que el bosque de coníferas y encinos, que es el ecosistema que alberga el máximo número de papilionidos y piéridos de México, tiene una alta riqueza total debido al alto componente beta de su diversidad. En promedio, las especies del Bce ocupan un 22% del área del polígono, la mínima área promedio ocupada de todos los polígonos estudiados. El Bce de Rzedowski es un ecosistema muy ampliamente definido que contiene una gran heterogeneidad ambiental, lo cual probablemente explique el alto valor de beta obtenido para este tipo de vegetación.

En conclusión se puede decir que la sencillísima ecuación de Whittaker tiene un alto potencial para desagregar en componentes mas básicos el número total de especies de un polígono dado. El ejemplo presentado en este capítulo muestra cómo se puede estimar el componente beta de la diversidad biológica de manera práctica, y como los resultados son altamente sugerentes de hipótesis sobre el número de especies en localidades, o diversidad alfa y que para las celdas modeladas en este estudio (aproximadamente 1.8 km de lado) esta principalmente determinada por la precipitación y variables relacionadas con la temperatura. El factor de multiplicación que convierte el promedio de la diversidad local con el total de especies en un polígono, o componente beta, se correlaciona claramente con el área del polígono y probablemente se debe a la mayor heterogeneidad ambiental asociada a superficies mas grandes.

La ecuación de Whittaker merece un mayor interés por parte de los biólogos no tanto porque provee de un índice de "diversidad beta", sino porque permite relacionar conceptos ecológicos diferentes e importantes de manera rigurosa.



**Fig. 3.** Ilustración del uso del modelo empírico para obtener los valores de alfa en la subdivisión de México en celdas de 0.1 grados de lado. Se muestran dos ejemplos de celdas donde se estima el número de especies locales mediante la ecuación de regresión (1).

**Fig. 4.** Curvas de nivel del número total de especies en cada polígono de vegetación de Rzedowsky como función de la riqueza local y del valor de omega fraccional (proporción promedio del polígono de vegetación ocupada por las especies). Bce (bosque de coníferas y encino), Btp (bosque tropical perennifolio), Bsp (bosque tropical sub perennifolio), Be (bosque espinoso), Bc (bosque tropical caducifolio), Bmm (bosque mesófilo de montaña), Mx (matorral xerófito), P (pastizal)

### Bibliografía

- Colwell, R. 2005. *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 7.5 User's Guide and application. <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Colwell, R. K. & J. A. Coddington. 1994. Estimating Terrestrial Biodiversity through Extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B-Biological Sciences*, V. **345**, N. 1311: 101-118.
- Koleff, P., K. Gaston & J. J. Lennon. 2003. Measuring beta-diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, **72**: 367-382.
- Llorente, J., L. Oñate, A. Luis & I. Vargas. 1997. *Papilionidae y Pieridae de México: Distribución Geográfica e Ilustración*. UNAM y CONABIO, México. 227 pp.
- Magurran, A. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press, Princeton.
- Rzedowski, J. 1986. *Vegetación de México*. Editorial Limusa, México D.F.
- Soberón, J. & J. Llorente. 1993. The use of species accumulation curves for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, **7**: 480-488.
- Soberón, J. J. Llorente & L. Oñate. 2000. The use of specimen-label databases for conservation purposes: an example using Mexican Papilionid and Pierid butterflies. *Biodiversity and Conservation*, **9**: 1441-1466.
- Whittaker, R. H. 1960 Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.*, **30**: 279-338.

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.

