



### Estimaciones prácticas de biodiversidad utilizando táxones de alto rango en insectos

Fermín Martín-Piera

Dpto. de Biodiversidad y Biología Evolutiva (Entomología)  
Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC  
c/ José Gutiérrez Abascal, 2;  
28006-MADRID  
fermin@mncn.csic.es

*Hacia un Proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PrIBES-2000.*

Martín-Piera, F., J.J. Morrone & A. Melic (Eds.)

ISBN: 84-922495-1-X

**m3m Monografías Tercer Milenio**  
vol. 1, SEA, Zaragoza, 2000  
pp.: 35—54.

#### PrIBES-2000:

**Proyecto Iberoamericano de Biogeografía y Entomología Sistemática.**  
<http://entomologia.rediris.es/pribes>

Coordinador del proyecto:

Dr. Fermín Martín-Piera

Dpto. Biodiversidad y Biología Evolutiva  
Museo Nacional Ciencias Naturales-CSIC  
c/ José Gutiérrez Abascal, 2  
28006 Madrid (ESPAÑA)  
fermin@mncn.csic.es

Coeditores del volumen:

**Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA)**  
<http://entomologia.rediris.es/sea>

Avda. Radio Juventud, 6

50012 Zaragoza (ESPAÑA)

Director Publicaciones: Antonio Melic  
amelic@retemail.es

**CYTED** - Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo.

Coordinador Internacional:

Dr. Gonzalo Halffter.

Instituto de Ecología

2,5 km antigua ctra. a Coatepec

Apdo. Correos, 63

91000 Xalapa, Veracruz (MÉXICO).

Con la colaboración de  
**Instituto HUMBOLDT**  
COLOMBIA

## ESTIMACIONES PRÁCTICAS DE BIODIVERSIDAD UTILIZANDO TÁXONES DE ALTO RANGO EN INSECTOS

Fermín Martín-Piera

### Resumen

Tras más de dos siglos de trabajo taxonómico, la cuantificación directa de la biodiversidad o cualquier otro aspecto de la variedad de la Vida, se revela como una empresa extremadamente costosa en tiempo y recursos humanos y materiales. Entre otras aproximaciones, en los últimos años se está explorando la **Relación de riqueza a diferentes niveles de la Jerarquía Taxonómica**; en particular, entre el número de **ESpecies** y el número de **Táxones de Alto Rango ('RESTAR')** que representan (géneros, tribus, familias, etc.).

En este artículo se abordan las dos siguientes cuestiones: ¿cuál es la función de mayor valor predictivo que expresa más adecuadamente la relación de riqueza específica y riqueza de taxones de alto rango? y ¿cuál es el predictor taxonómico supraespecífico que predice con más exactitud la riqueza de especies?. Para responder ambas cuestiones, se ha comparado el ajuste de funciones lineales, log/log y exponenciales, utilizando dos variables predictivas de rango taxonómico intermedio: riqueza de géneros y riqueza de familias. Asimismo, se ha investigado la utilidad de las técnicas de remuestreo, con el fin de averiguar si la aplicación de tales técnicas, incrementa la precisión de la predicción de las funciones 'RESTAR'. Todos los ejemplos analizados, se refieren a grupos de Artrópodos terrestres.

Teórica y empíricamente las funciones curvilineales, en la mayoría de los casos, se ajustan mejor que las lineales a la relación de riqueza a diferentes niveles de la jerarquía taxonómica. No obstante, dependiendo de la escala de análisis y de la intensidad de muestreo, ha de investigarse en cada caso, cuál es la función que mejor se ajusta a los datos. Es previsible que a bajas intensidades de muestreo, no haya diferencias significativas entre funciones lineales y curvilineales. Utilizando funciones lineales, cabría recomendar la utilización de predictores taxonómicamente poco distanciados (géneros) de la variable dependiente (número de especies). Sin embargo, parece posible utilizar predictores de mayor rango taxonómico (familias), si ajustamos los datos a funciones log/log o exponenciales. El remuestreo de las variables permite aún mayor libertad en la utilización de predictores de distinto rango taxonómico y, también, diferentes funciones.

Las funciones 'RESTAR' proporcionan predicciones congruentes con otras estimaciones de riqueza máxima (curvas de acumulación, 'ACE', 'ICE') dependiendo de la intensidad del muestreo, de la escala espacial a la que se realiza el inventario y de la 'distancia' taxonómica entre variables, pero la precisión de la predicción no depende tanto del tipo de función a la que ajustamos los datos, sino de la medida de riqueza tomada como referencia de exactitud (especies observadas vs. riqueza máxima estimada) y del predictor de alto rango taxonómico utilizado como variable independiente: géneros o familias. Si se utiliza la riqueza específica observada, el número de géneros es mejor predictor que el número de familias. En cambio, si se utiliza la riqueza máxima estimada, el número de familias es aún mejor predictor que el número de géneros.

Se necesita una mayor base empírica a fin de lograr una validación de las funciones 'RESTAR', a todos los niveles de la jerarquía taxonómica. En grupos hiperdiversos exhaustivamente inventariados, cabe esperar que el valor predictivo de las funciones 'RESTAR' sea limitado. En estos casos, habría de establecerse el punto a partir del cual, la función pierde valor predictivo al hacerse asintótica al eje que representa el valor de la variable independiente; la de mayor rango taxonómico. No obstante, como muy pocos grupos de insectos (casi ninguno) están exhaustivamente inventariados en ninguna región del Planeta, las funciones 'RESTAR' constituyen una aproximación metodológica que puede resultar útil en la estimación de la biodiversidad, o cuando menos, una hipótesis de trabajo merecedora de una exploración más exhaustiva que la que hasta ahora se ha efectuado.

**Palabras clave:** Táxones de alto rango, Sustitutos taxonómicos, Riqueza, Predicción, Insectos, Biodiversidad.

## Practical estimations of biodiversity using higher-rank insect taxa

### Abstract

After more than two centuries of taxonomic work, measuring Biodiversity, or any other aspect of life's variability, is still an expensive goal both in terms of time and investment. In the last few years higher-taxon richness has been explored as a surrogate for species richness, but its potential still remains poorly explored.

This paper addresses two fundamental questions: Which function best reflects the relationship between species richness and higher-taxon richness, thus presenting the greatest predictive value?, and, Which is the best higher-taxon predictor for species richness?. In order to answer both questions, the fit of linear, log/log, and exponential functions has been checked. Two predictive variables were used: genus richness, and family richness. To ascertain whether the resampling of variables increases the predictive value of the functions, the randomization of samples order was applied to calculate new versions of the linear and exponential functions. All examples were taken from terrestrial Arthropods.

It was concluded that, both theoretically and empirically, a curvilinear function usually fits the relationship between species richness and higher-taxon richness better than a linear function. However, the best-fitting function should be investigated in each particular case, depending on both the spatial scale and sampling intensity. When using linear functions, the use is recommended of higher-taxon predictors which are taxonomically close to the associated variable (genus richness *versus* species richness). However, if the data are fitted to log/log or exponential functions it seems possible to use higher-taxon predictors such as families. Resampling the scores of the variables allows us to use predictors of different taxonomic rank, and also different functions.

These kind of functions generate predictions congruent with other estimators of maximum richness (species accumulation curves, 'ACE', and 'ICE'), but the degree of congruence also depends on the sampling effort, the spatial scale to which the inventory was made, and on the taxonomic 'distance' between the variables. However, prediction accuracy does not depend so much on the kind of function as on the species richness score used as reference of accuracy (either observed species or maximum richness predicted by other estimators) and on the higher-taxon predictor used as an independent variable (genera or families). If the observed species richness is the reference score, then the number of genera is a better predictor than the number of families. But if the maximum richness predicted by other estimators such as 'ICE' is used, the number of families is an even better predictor of species richness than the number of genera.

In order to validate the functions, a more robust empirical base is needed at all levels of the taxonomic hierarchy. In hyperdiverse and exhaustively inventoried groups a considerable decrease in the predictive value of the functions is to be expected. In such cases it would be necessary to establish the point where the function loses its predictive value and becomes asymptotic to the axis representing the independent variable. However, as there is no region on Earth where an insect group has been exhaustively inventoried, the functions focussing on the higher-taxon *versus* richness-species richness relationships, are still a promising methodology to estimate biodiversity, or at least, a working hypothesis deserving a more complete investigation than it has received until now.

**Key words:** Higher-rank taxa, Taxonomic surrogates, Richness prediction, Insects, Biodiversity.

## INTRODUCCIÓN

Tras más de dos siglos de trabajo taxonómico descriptivo, la cuantificación directa de toda la biodiversidad o cualquier aspecto de la variedad de la Vida existente en la Tierra, se revela como una empresa impracticable o extremadamente costosa, en tiempo y recursos humanos y materiales (May, 1990; Ehrlich, 1992; Lawton *et al.*, 1998). Incluso con estimaciones tan moderadas como cinco millones de especies en toda la Biosfera, al ritmo actual de descripción de nuevos táxones (~ 8,355 spp/año), tardaríamos 6 siglos en concluir el inventario completo de todos los organismos de la biota terrestre (Martín Piera, 1997). No sólo una proporción sustancial de especies aún no han sido descritas, sino que incluso es casi imposible cuantificar todos los seres vivos de un jardín templado suburbano (Williams y Humphries, 1996); menos aún todas las especies de un bosque lluvioso tropical. Por consiguiente se precisan aproximaciones más ágiles y realistas para abordar la estima y cuantificación de la biodiversidad. Esto no significa en modo alguno, que las estimaciones basadas en información más detallada sean irrelevantes.

Son posibles múltiples interpretaciones del valor de la biodiversidad y una sola formulación, no puede incluir los restantes posibles sistemas de valores. Los caracteres (componentes bioquímicos, estructuras morfológicas, adaptaciones ecológicas, rasgos etológicos, etc.) son, *prima facies*, una medida directa, una 'divisa' de la diferencia y diversidad de organismos (Williams y Humphries, 1996). Tales diferencias pueden ser evaluadas a través de patrones especiales de similitud u homologías. Las homologías son importantes en la reconstrucción de filogenias y éstas, a su vez permiten

predecir la distribución de caracteres no muestreados en muchos más organismos. En consecuencia, los caracteres y las hipótesis de homología que de ellos derivan, proporcionan una 'divisa' que subraya la diferencia subyacente entre organismos. Desde esta perspectiva, es claro que tendrá más 'valor' una biota que aloje, por ejemplo, un anélido, un insecto, un reptil y un árbol que otra con cuatro especies de coleópteros.

En la práctica, la distribución relativa de los caracteres en los organismos ha de ser extrapolada a partir de submuestras muy pequeñas de tales caracteres. Con ellos se reconstruye la genealogía de tales organismos (árboles filogenéticos), usando el modelo general de descendencia con variación (los cambios de carácter son heredados por todos los descendientes sobre el árbol filogenético), en combinación con modelos empíricos particulares de evolución de genes y caracteres: anagenéticos o cladogenéticos. Todos ellos requieren, sin embargo, asunciones controvertidas e inevitables (Williams *et al.*, 1994a; Williams y Humphries, 1996). Desafortunadamente, hoy día tan impracticable es contar todos los caracteres de las especies, como contar todos los organismos de una biota (aunque por razones diferentes). Asimismo, la reconstrucción de árboles filogenéticos no es una tarea trivial y es muy probable que no dispongamos de la información sobre las relaciones genealógicas de todos los organismos, ni siquiera a medio plazo, incluso en estudios de ámbito muy local (Williams y Humphries, 1996).

Una consecuencia inmediata de todo lo que antecede, es la necesidad de buscar otras medidas menos directas pero más prácticas, que representen adecuadamente el valor de la

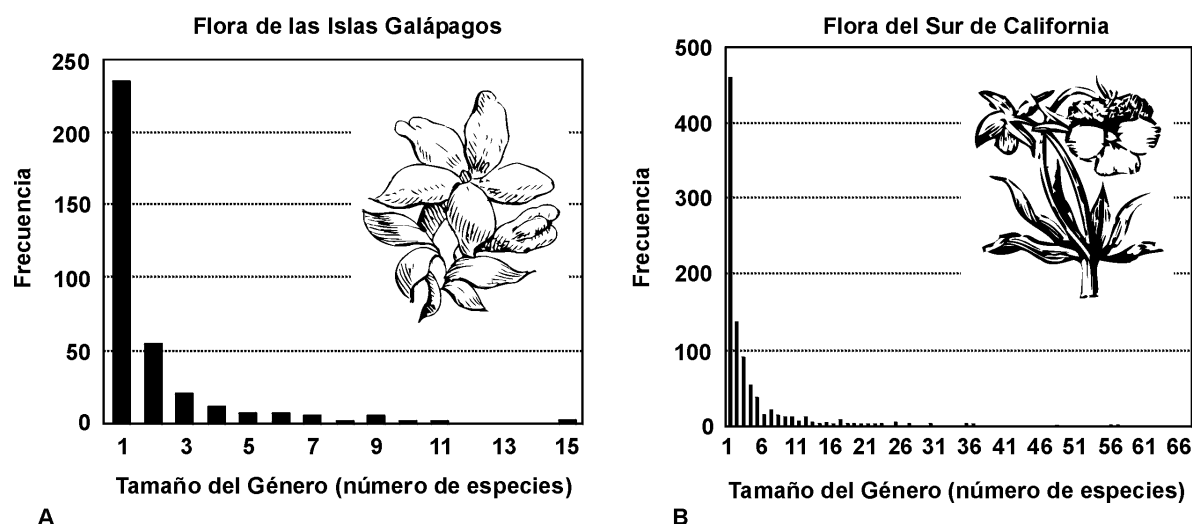


Fig. 1.- Dos ejemplos de curva 'cóncava' que muestran la distribución del tamaño de los géneros expresado en número de especies en dos Floras: A. Islas Galápagos; B. Sur de California. Adaptado de Solbrig (1994).

biodiversidad que pretendemos estimar. Se han propuesto tres aproximaciones metodológicas basadas en la utilización de representantes o 'sustitutos' ('surrogates') del valor de la biodiversidad. Estos 'métodos de sustitución' ('surrogacy methods'), se fundamentan en el establecimiento de relaciones entre la riqueza de especies y otras variables ambientales (evapotranspiración, heterogeneidad y estructura de hábitat, productividad, temperatura, topografía, etc.) o taxonómicas. Entre estas últimas, se ha explorado la relación entre la riqueza de especies de dos táxones superiores (uno cuya riqueza es relativamente difícil de identificar y otro cuya riqueza se determina rápida y fácilmente: 'grupos indicadores') y la relación de riqueza a diferentes niveles de la jerarquía taxonómica; por ejemplo, la relación entre el número de especies y el número de táxones de alto rango que representan (géneros, familias, etc.).

Sin la pretensión de ser el único esquema unificador, la Relación entre el número de Especies y el número de Táxones de Alto Rango (en adelante 'RESTAR') reduce la masiva extrapolación de los grupos indicadores (Landres *et al.*, 1988; Kremen *et al.*, 1993; Reid *et al.*, 1993; Halffter, 1998). Por otro lado, numerosos estudios arrojan serias dudas sobre la covarianza taxonómica de la riqueza específica (Gaston, 2000; Reyers *et al.*, 2000; Virolainen *et al.*, 2000) y, por consiguiente, sobre la utilidad de los grupos indicadores para predecir cambios en la riqueza de especies, presumiblemente por la sencilla razón de que diferentes clases de organismos tienen requerimientos ecológicos muy diferentes y, por consiguiente, es extremadamente improbable que muestren respuestas similares a cambios drásticos del hábitat (Lawton *et al.*, 1998; Olivier y Beattie, 1996; Prendergast y Eversham, 1997; Prendergast, *et al.*, 1993; Dobson, *et al.*, 1997). El requisito imprescindible y, al mismo tiempo, el principal inconveniente de la utilización de variables ambientales, es la cantidad y calidad de la información biológica que se precisa para generar modelos predictivos (ver Lobo en este mismo volumen). Además, la relación entre el número de especies y las variables ambientales puede ser muy diferente en distintos subgrupos de especies, por ejemplo, entre especies raras y especies comunes. En ambos métodos de sustitución (grupos indicadores y variables ambientales), los porcentajes de varianza explicada y la complejidad de las interacciones, pueden diferir igualmente entre táxones (Gaston, 1995) y entre regiones.

La estima de la biodiversidad de un área mediante 'RESTAR', ofrece algunas ventajas. Aunque su potencial todavía permanece bastante inexplorado en relación a las faunas y floras actuales, esta aproximación tiene bastante predicamento en la literatura paleontológica (Bambach y Sepkoski, 1992; Sepkoski, 1991 y 1992). Además, ya se ha documentado una relación positiva entre el número de especies y el número de táxones superiores en diferentes áreas, en un número razonable de organismos y a diferentes escalas espaciales (Gotelli y Abele, 1982; Jablonski y Flessa, 1986; Smith y Teberge, 1986; Gaston y Williams, 1993; Jones, 1993; Williams, 1993; Williams y Gaston, 1994; McAllister *et al.*, 1994, 1994; Williams *et al.*, 1994b, 1997; Balmford *et al.*, 1996a y 1996b).

La estimación de biodiversidad mediante 'RESTAR' se fundamenta en la estructura jerárquica e incluyente de los sistemas taxonómicos. La biodiversidad depende del número de especies en un espacio y tiempo determinados (la popular  $\alpha$ -diversidad), pero también de la distribución de estas especies en táxones superiores. Cuanto mayor es el número de géneros y familias, mayor es la  $\alpha$ -diversidad del grupo taxonómico (lo contrario no es necesariamente cierto). Ello se debe a que la distribución de táxones de rango inferior (especies) en un taxon superior, no es aleatoria sino que sigue un patrón bien definido con muchos táxones superiores (géneros, tribus, familias, etc.) 'pequeños' (con una o pocas especies), muy pocos de gran tamaño y un exceso de táxones superiores de tamaño intermedio (porción central de la curva en la Fig. 1; Purvis y Hector, 2000; ver también Fernández, p. 211, en este volumen). Se trata de una distribución bien conocida en ecología cuando se estudian las relaciones de abundancia en una comunidad. La curva cóncava de la fig. 1 ilustra esta distribución, aunque más a menudo se representa como curva lognormal, cuando las categorías de abundancia sobre el eje x, se expresan en escala logarítmica. El patrón se repite tanto en animales como en plantas y a otros niveles de la jerarquía taxonómica (e.g.: géneros dentro de familias y familias incluidas en ordenes) y parece mantenerse en cualquier biota (Solbrig, 1994), pero sus causas no acaban de ser bien comprendidas (Williams y Gaston, 1994 y referencias allí citadas). El corolario es que en un muestreo equilibrado de la mayoría de los grupos y biotas, a medida que aumenta el número de especies cabe esperar un incremento correlativo del número de táxones de alto rango, hasta un límite en el que,

**Tabla I**  
Escala de sustitución expresando las ventajas de precisión y facilidad (/coste) de la medida de biodiversidad, en cada nivel de la Jerarquía Taxonómica. Adaptado de Williams y Humphries (1996).

Ventaja: Precisión en la medida de diversidad	Escala de Sustitución para distintas medidas de biodiversidad	Ventaja: Facilidad (/coste) de la medición
<p style="text-align: center;">B A J A</p> <p style="text-align: center;">↓</p> <p style="text-align: center;">↓</p> <p style="text-align: center;">↓</p> <p style="text-align: center;">↓</p> <p style="text-align: center;">↓</p> <p style="text-align: center;">↓</p> <p style="text-align: center;">↓</p> <p style="text-align: center;">A L T A</p>	<p style="text-align: center;">Ecosistemas</p> <p style="text-align: center;">Paisajes</p> <p style="text-align: center;">Clases de suelos</p> <p style="text-align: center;">Comunidades</p> <p style="text-align: center;">Poblaciones</p> <p style="text-align: center;">Táxones superiores</p> <p style="text-align: center;">Especies</p> <p style="text-align: center;">Caracteres</p> <p style="text-align: center;">Genotipos</p>	<p style="text-align: center;">A L T A</p> <p style="text-align: center;">↑</p> <p style="text-align: center;">↑</p> <p style="text-align: center;">↑</p> <p style="text-align: center;">↑</p> <p style="text-align: center;">↑</p> <p style="text-align: center;">↑</p> <p style="text-align: center;">↑</p> <p style="text-align: center;">B A J A</p>

dependiendo de la estructura taxonómica de cada biota (mayor o menor representación de taxones de alto rango muy o poco diversificados), incrementos sustanciales del número de especies no se corresponden con incrementos proporcionales en la riqueza de los taxones superiores (véase más adelante). Solamente no cabe esperar una correlación de riqueza entre categorías taxonómicas como la que se acaba de describir, en enclaves recién colonizados en donde dominan los procesos de especiación, o en áreas con predominio de táxones relictos. En el primer caso, es previsible una dominancia de pocos táxones superiores de gran tamaño (con muchas especies) y en el segundo, un exceso de táxones con muy pocas especies.

La principal ventaja de la estimación de biodiversidad mediante funciones 'RESTAR', es que el número de táxones de alto rango puede ser documentado más rápidamente que el número de especies, sencillamente porque hay menos y son más fácilmente identificables. Se acepta que los táxones superiores con gran número de especies (e.g. Curculionidae, Pyralidae, Orchidaceae, Asteraceae), son los más complejos y aunque las razones últimas de tal asunción no han sido siempre bien comprendidas, es cierto que absorben un esfuerzo taxonómico desproporcionado (Gaston, 1996). En ellos, la proporción de morfoespecies que no puede ser asignadas a especies nominadas conocidas, se incrementa considerablemente y así, el número de 'horas/científico' necesarias para una correcta identificación taxonómica, puede alcanzar niveles dramáticos, especialmente en organismos de tamaño reducido (Lawton *et al.*, 1998) como la mayoría de los Insectos. Ahora bien, si fuésemos capaces de constatar una alta correlación entre el número de especies y el de otras categorías taxonómicas de mayor rango (e.g.: géneros o familias), cuyo inventario precisa un esfuerzo de muestreo menor (véase más adelante), sería posible obtener estimas fiables de biodiversidad a costos razonables, estos es, con una inversión moderada en recursos humanos y materiales. Además, si esta relación fuera de carácter general, podríamos 'subrogarnos' a estos táxones superiores para obtener estimas prácticas y rápidas de biodiversidad, sin esperar a concluir el inventario exhaustivo de la Biosfera. Así pues, la estima biodiversidad mediante 'RESTAR', tiene profundas implicaciones prácticas si tenemos en cuenta la ingente cantidad de trabajo taxonómico descriptivo que aún queda por hacer en extensas regiones del Planeta, especialmente en las áreas tropicales donde se requiere un esfuerzo muy considerable en recursos humanos y materiales.

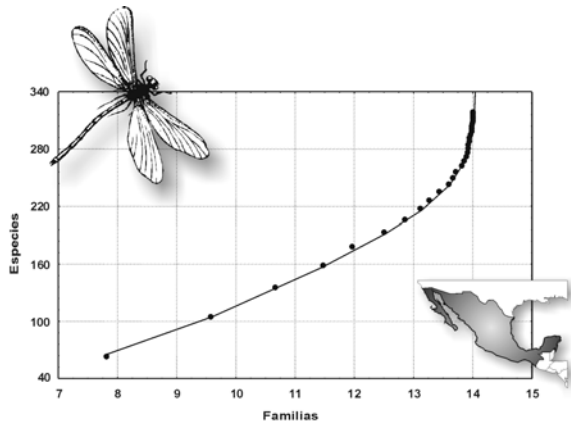
La idea, sin embargo, no está exenta de ciertas limitaciones. La primera de ellas es de carácter conceptual y se

refiere a las discrepancias potenciales en la definición de los táxones de alto rango, así como a diferencias genuinas en la estructura taxonómica de las biotas en diferentes regiones (Gaston, 1996; Ricklefs, 1987 y 1989; Latham y Ricklefs, 1993; Prance, 1994). La relación predictiva que proporcionan los modelos 'RESTAR', también tiende a ser particular para cada grupo taxonómico (Andersen, 1995). Por tanto, es preciso demostrar dicha relación predictiva para cada grupo de organismos y en cada región (Landres *et al.*, 1988; Noss, 1990).

Las predicciones también pueden estar afectadas por la intensidad de muestreo y el tamaño del área (Williams y Gaston, 1994; Andersen, 1995) así como por la autocorrelación espacial (Balmford *et al.*, 1996a; Gaston, 1996), pero si nuestro objetivo es predecir una variable respuesta, la autocorrelación no constituye un problema (Legendre y Legendre, 1998). En fin, como los otros métodos de sustitución, las funciones 'RESTAR' son más útiles para estimar la biodiversidad de aquellas áreas cuya riqueza está en el rango del área a partir de la cual se obtuvo la correlación. La extrapolación más allá de tales límites, sufre de todos los problemas habituales de tales asunciones (Gaston, 1996).

A pesar de todas estas limitaciones, la riqueza de táxones de alto rango proporciona un razonable sustituto del valor de biodiversidad, expresado como riqueza de especies e incluso, más remotamente, como riqueza fenotípica (caracteres) y genotípica (genes), particularmente en áreas críticas de biodiversidad ('Hot Spots') y en organismos de tamaño reducido. El principio subyacente es simple, ya lo hemos visto: 1000 géneros o 1000 familias expresan más biodiversidad total que 1000 especies (Solbrig, 1994; Williams, y Humphries, 1996).

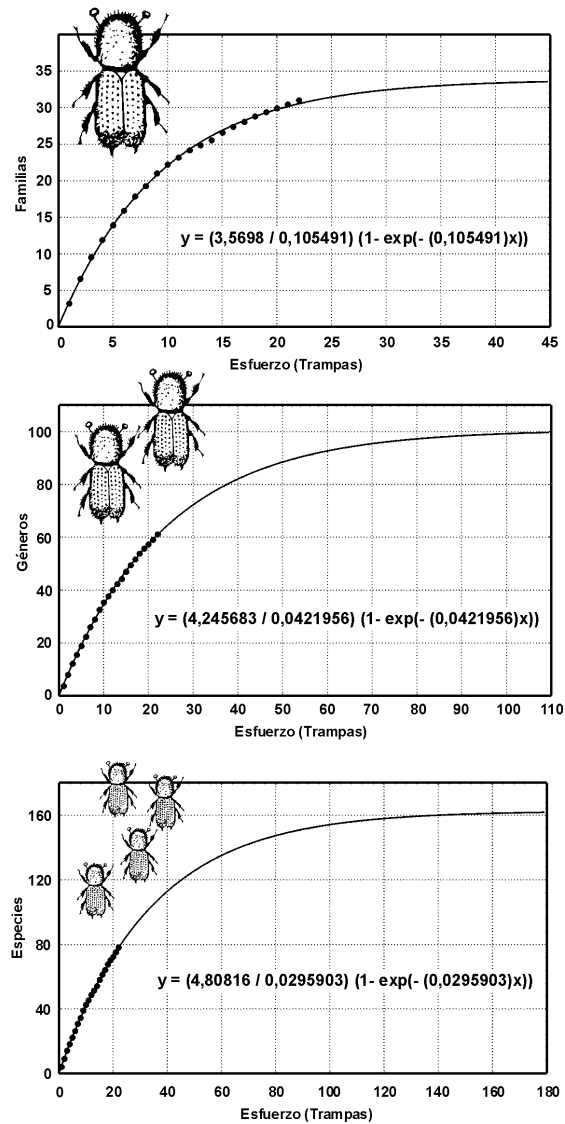
La estructuración jerárquica de la biodiversidad desde los genes a los ecosistemas y su expresión en la jerarquía taxonómica, implica la correspondiente jerarquía taxonómica de sustitución. Cada nivel de sustitución desde los más directos hasta los más remotos, mantiene diferentes valores de precisión y facilidad en términos de costo de la medida de biodiversidad. Cuanto mayor es la precisión de la medida, más dificultad (mayor coste) tiene y viceversa (Tabla I). Así pues, el objetivo fundamental de los métodos de sustitución basados en la exploración de riqueza a diferentes niveles de la jerarquía taxonómica, consiste en buscar una función predictiva que exprese adecuadamente la relación de riqueza a dos niveles de la jerarquía taxonómica, en particular, la riqueza de especies o  $\alpha$ -diversidad (variable dependiente que nos da la medida de la cantidad de diversidad que queremos predecir)



**Fig. 2.-** Curva teórica que expresa la relación de riqueza a dos niveles de la jerarquía taxonómica: riqueza de especies vs. riqueza de familias (funciones 'RESTAR'). Nótese la existencia de dos tramos bien diferenciados, uno inicial de tendencia lineal, en el que a cada incremento del n° de familias le corresponde un incremento proporcional n° de especies y, otro final ('cola'), de tendencia marcadamente exponencial, que termina haciéndose asíntico al eje de la variable independiente. Datos correspondientes al inventario de Odonatos de México (González Soriano y Novelo Gutiérrez, 1996).

y la riqueza de una categoría taxonómica de rango jerárquico superior, que nos proporciona el predictor o variable independiente. Ello implica la posibilidad de 'mover el dial' a lo largo de la jerarquía taxonómica hasta discernir qué nivel de sustitución proporciona un balance adecuado entre precisión y facilidad (bajo coste) de la estima. Los análisis realizados sobre al nivel taxonómico de sustitución que predice con mayor precisión la riqueza específica, indican que el número de géneros se revela como mejor predictor de la riqueza específica que el número de familias (Balmford *et al.*, 1996a y 1996b), sugiriendo así que el valor predictivo de las funciones 'RESTAR', disminuye con la distancia taxonómica entre las jerarquías.

Teóricamente no es esperable que la relación de riqueza a diferentes niveles taxonómicos, sea una función lineal sino curvilínea y en el supuesto ideal de un muestreo exhaustivo, asíntica al eje que representa el valor de la variable independiente, en nuestro caso, la riqueza del taxon de alto rango. En efecto, puesto que las categorías taxonómicas son incluyentes, cabe esperar que una vez alcanzado el valor máximo de riqueza del taxon de rango superior, todavía hemos de incrementar aún más la intensidad de muestreo, para lograr una estima adecuada de la riqueza en las categorías taxonómicas inferiores incluidas en él. Por este motivo, en la función de regresión que expresa la relación de riqueza a diferentes niveles taxonómicos, hay que considerar dos 'tramos' diferentes, uno inicial de tendencia lineal y otro final de tendencia exponencial (Fig. 2). En el primero, los incrementos del taxon de rango inferior se corresponden con incrementos proporcionales de riqueza en el taxon superior, ya que al comienzo del muestreo, existe una alta probabilidad de que cada nueva especie registrada, pertenezca a un taxon nuevo de alto rango. En el segundo tramo de la curva, la riqueza del taxon de rango superior tiende claramente hacia su valor asíntico, mientras que la del taxon de rango inferior aún sigue creciendo. Es esperable que la longitud de la porción asíntica final ('cola') de la curva, será tanto más notable cuanto mayor sea la diversidad taxonómica en especies del taxon de alto rango (como sucede a menudo en Insectos), cuanto mayor sea el área y cuanto mayor sea la intensidad del muestreo. En estas circunstancias el valor predictivo de la función disminuye considerablemente (Williams y Gaston, 1994; Andersen, 1995 y Balmford *et al.*, 1996a y 1996b).



**Fig. 3.-** Curvas de acumulación de riqueza de familias, géneros y especies en la comunidad de Coleópteros de la Serranía de Chiribiquete (Cauquetá, Colombia). Datos de Martín Píera y Fernández (Torres, 1996). Los valores de la variable dependiente (familias, géneros y especies), representan el promedio de 100 aleatorizaciones para cada valor de la variable independiente (trampas), calculados con el programa *StimateS* (Colwell, 1997).

Generalmente, se han propuesto funciones linealizadas mediante la transformación logarítmica de los valores de ambas variables: regresiones log/log (Andersen, 1995; Balmford *et al.*, 1996a y 1996b). Pero nada impide aplicar funciones curvilíneas con valores no transformados de ambas variables; por ejemplo, funciones exponenciales. En realidad, nuestro objetivo es predecir el número de especies, no el logaritmo del número de especies.

La capacidad predictiva de los modelos de regresión basados en la exploración de riqueza a diferentes niveles de la jerarquía taxonómica, está afectada no sólo por la diversidad taxonómica específica del taxon de alto rango, sino también por el tamaño del área y la intensidad del muestreo (Williams y Gaston, 1994; Andersen, 1995). Es evidente que los problemas de muestreo a cualquier nivel de la jerarquía taxonómica son esencialmente los mismos: ¿cuánto esfuerzo es necesario para descubrir los táxones que habitan el área investigada? o, al menos, ¿cuánto esfuerzo de muestreo es preciso para obtener una estima fiable de la riqueza en diferentes niveles de

Tabla II

Valor del coeficiente de correlación de Spearman y significación estadística de la correlación entre el número de especies y la riqueza de taxones de alto rango ('*RESTAR*'), a distintos niveles de la jerarquía taxonómica, en diferentes grupos de Artrópodos y en diferentes regiones. Los números entre paréntesis indican las referencias de donde se obtuvieron los inventarios, indicadas al pie de Tabla.

Pares de Variables: especies versus Subfamilias ( <i>spp/Sfm</i> ) ( <i>spp/Fam</i> ) especies versus Tribus ( <i>spp/Tb</i> )	Nº de Casos	Coefficiente de Correlación de Spearman	Significación $\rho$
(1) Arachnida de Colombia ( <i>spp/Fam</i> )	7	0,821	0,0234
(1) Arachnida de Colombia ( <i>spp/Gen</i> )	7	0,964	0,0004
(1) Aranei de Colombia ( <i>spp/Fam</i> )	7	0,926	0,0027
(1) Aranei de Colombia ( <i>spp/Gen</i> )	7	1,000	0,0000
(2) Odonata de Mexico( <i>spp/Fam</i> )	31	0,848	0,0000
(2) Odonata de Mexico( <i>spp/Gen</i> )	31	0,960	0,0000
(3) Coleoptera de Panamá ( <i>spp/Fam</i> )	7	0,964	0,0004
(4) Coleoptera de Chiribiquete (Colombia) ( <i>spp/Fam</i> )	22	0,962	0,0000
(4) Coleoptera de Chiribiquete (Colombia) ( <i>spp/Gen</i> )	22	0,980	0,0000
(5) Coleoptera de las Azores ( <i>spp/Fam</i> )	9	0,996	0,0000
(5) Coleoptera de las Azores ( <i>spp/Gen</i> )	9	0,750	0,0199
(6) Coleoptera S <sup>a</sup> de Baza (Granada, España) ( <i>spp/Fam</i> )	9	0,902	0,0008
(6) Coleoptera S <sup>a</sup> de Baza (Granada, España) ( <i>spp/Gen</i> )	9	0,916	0,0005
(7) Scarabaeoidea (Col.) de Niger ( <i>spp/Tb</i> )	12	0,940	0,0005
(7) Scarabaeoidea (Col.) de Niger ( <i>spp/Gen</i> )	12	0,950	0,0000
(8) Scarabaeoidea (Col.) de Tai: C. de Marfil ( <i>spp/Tb</i> )	7	0,937	0,0019
(8) Scarabaeoidea (Col.) de Tai: C. de Marfil ( <i>spp/Gen</i> )	7	0,937	0,0018
(9) Scarabaeoidea (Col.) del S. Central Ibérico ( <i>spp/Tb</i> )	14	0,664	0,0097
(9) Scarabaeoidea (Col.) del S. Central Ibérico ( <i>spp/Gen</i> )	14	0,766	0,0014
(10) Melolonthidae (Col.) de Mexico ( <i>spp/Tb</i> )	7	0,829	0,0212
(11) Sphecidae (Hym.) Cuenca del Duero (España) ( <i>spp/Sfm</i> )	16	0,923	0,0000
(11) Sphecidae (Hym.) Cuenca del Duero (España) ( <i>spp/Gen</i> )	16	0,975	0,0000
(12) Siphonaptera de Mexico ( <i>spp/Fam</i> )	29	0,885	0,0000
(12) Siphonaptera de Mexico ( <i>spp/Gen</i> )	29	0,986	0,0000

(1) Flórez & Hernández Sánchez, 1995. (2) González Soriano & Novelo Gutiérrez, 1996. (3) Erwin & Scott, 1980. (4) Martín Piera & Fernández Torres, 1996. (5) Borges, 1990. (6) Romero Alcaraz, 1999. (7) Rougon & Rougon, 1991. (8) Cambefort & Walter, 1991. (9) Martín Piera *et al.* 1991. (10) Morón, 1979, 1981; Morón & Zaragoza, 1976; Morón *et al.*, 1985, 1988. (11) González *et al.*, 1998. (12) Ponce Ulloa & Llorente Bousquets, 1996.

la jerarquía taxonómica, a través de una colección finita de muestras?. En términos relativos, el esfuerzo de muestreo necesario para conseguir una 'imagen' adecuada de riqueza taxonómica, es tanto mayor cuanto más descendemos en la jerarquía taxonómica. Es considerable en especies, algo menor en géneros, bastante menos en familias (Fig. 3) y paulatinamente menor, a medida que ascendemos de nivel taxonómico. La explicación teórica es muy simple y, como hemos visto, se fundamenta en la propia estructura jerárquica e inclusiva de los sistemas taxonómicos: los taxónomos describen más especies que géneros e incluyen aquéllas en éstos, más géneros que tribus, más tribus que familias y así sucesivamente.

Lamentablemente, con demasiada frecuencia los inventarios de Artrópodos omiten toda referencia al problema del esfuerzo de muestreo, cualquiera que sea el rango taxonómico de riqueza investigado.

En este artículo se abordan las dos siguientes cuestiones: ¿cuál es la función de mayor valor predictivo que expresa más adecuadamente la relación de riqueza específica y riqueza de taxones de alto rango? y ¿cuál es el predictor taxonómico supraespecífico, que predice con más exactitud la riqueza de especies?. Para responder ambas cuestiones, se ha comparado el ajuste de funciones lineares, log/log y funciones curvilineales en los que los valores de la variable dependiente (riqueza

específica) son una función exponencial creciente. Asimismo, se ha investigado la utilidad de las técnicas de remuestreo a diferentes intensidades de muestreo efectivo y, también, a distintas escalas espaciales, con el fin de averiguar si la aplicación de tales técnicas, incrementa la precisión de la predicción en las funciones de regresión '*RESTAR*'. Es interesante señalar que el remuestreo mediante la aleatorización del orden de las muestras, simula incrementos constantes del tamaño del área, asumiendo que el número total de muestras obtenidas, corresponde al máximo esfuerzo de muestreo en la totalidad del área investigada.

Todos los ejemplos analizados, se refieren a grupos de Artrópodos terrestres: Arácnidos e Insectos.

## METODOLOGÍA

Los inventarios de Artrópodos taxonómicamente estructurados no son muy abundantes. Los ejemplos seleccionados se refieren a trabajos faunísticos efectuados en algunos puntos del área mediterránea (Martín Piera *et al.*, 1992; González *et al.*, 1998; Romero Alcaraz, 1999), la Región Macaronésica: Azores (Borges, 1990), África subsahariana y tropical (Rougon y Rougon, 1991; Cambefort y Walter, 1991), Centro y Sudamérica (Erwin y Scott, 1980; Morón, 1979, 1981; Morón y Zaragoza, 1976; Morón *et al.*, 1985, 1988; Flórez y

Hernández Sánchez, 1995; González Soriano y Novelo Gutiérrez, 1996; Ponce Ulloa y Llorente Bousquets, 1996; Martín-Piera y Fernández-Torres, 1996). Estos trabajos recogen información sobre Arácnidos y algunos grupos de Insectos: Odonata, Siphonaptera, Coleoptera e Hymenoptera (Tabla II). Los inventarios analizados ejemplifican una gran variación en la escala espacial del registro faunístico y, consiguientemente, diferencias importantes en la intensidad de muestreo, desde unos pocos km<sup>2</sup> (S<sup>a</sup> de Chiribiquete: Caquetá; Martín Piera y Fernández Torres, 1996) a extensas regiones geográficas continentales (México; González Soriano y Novelo Gutiérrez, 1996) e insulares (Azores; Borges, 1990).

El cálculo de la correlación entre variables (especies *versus* géneros; especies *vs.* tribus; especies *vs.* subfamilias y *vs.* familias), se efectuó con datos de presencia/ausencia, mediante el coeficiente de correlación de Spearman ( $r_s$ ). Se trata de un estadístico no paramétrico en el que las variables se miden en una escala de rango ordinal.

La comparación entre funciones, se efectuó con arreglo al coeficiente de determinación ( $R^2\%$ : porcentaje de varianza explicada) y el error estándar de la estima ( $S_{yx}$ ) (Snedecor y Cochran, 1967; Sugihara, 1981), mediante tests no paramétricos: la ANOVA de Kruskal-Wallis y el test de Mann-Whitney. La hipótesis nula de valores similares de  $R^2$  y  $S_{yx}$ , se rechazó con una probabilidad  $p \leq 0,05$ . Las funciones lineales se ajustaron por mínimos cuadrados y las exponenciales mediante el procedimiento 'simplex and quasi-Newton' que proporciona el paquete Statistica (Statsoft, 1995).

En tres casos (Chiribiquete, Baza y México), se añadió a las comparaciones una versión de la función exponencial, en la que los datos se sometieron a un procedimiento de remuestreo de ambas variables, mediante el programa *EstimateS* (Colwell, 1997). El remuestreo mediante la aleatorización del orden de las muestras, proporciona una medida del incremento de la riqueza media con incrementos crecientes del número de muestras tomadas al azar 'n' veces, sobre el conjunto total de muestras. De esta forma, se simulan incrementos constantes del tamaño del área. En nuestro caso, el número de aleatorizaciones fue de  $n = 100$ . Mediante este procedimiento, cada punto de la función representa el valor de ambas variables correspondientes al mismo número de muestras tomadas al azar 100 veces.

La exactitud de las predicciones se contrastó de dos formas: i) comparando la predicciones que nos dan las diferentes funciones, con las de otros estimadores tales como 'ACE', (*Abundance-based Coverage Estimator*) e 'ICE' (*Incidence-based Coverage Estimator*), calculados con el programa *EstimateS* de Colwell (1997) y las estimas de riqueza máxima que nos proporcionan las curvas de acumulación (Soberón y Llorente, 1992); de aquí en adelante, abreviadamente CA; y ii) Explorando el valor predictivo de las funciones. Este análisis se efectuó contrastando las diferencias entre los valores de riqueza específica predichos por las diferentes funciones con: a) los valores observados y b) con los valores de riqueza máxima estimados por 'ICE'. Se ha de tener presente que aunque los valores de riqueza específica obtenidos con un muestreo intenso, pueden dar una imagen ajustada del número de especies del área investigada, normalmente no constituyen la totalidad de las especies que habitan dicha área. Estos valores de riqueza máxima pueden ser estimados mediante otros estimadores tales como 'ACE' e 'ICE' (Colwell, 1997).

Para la comparación de las predicciones entre funciones 'RESTAR' y otros estimadores, se utilizaron de nuevo los tres inventarios que ilustran tres escalas espaciales de registro faunístico, con intensidad de muestreo creciente, pertenecien-

tes a tres regiones diferentes: Coleópteros de la Serranía de Chiribiquete (Caquetá, Colombia; Martín Piera y Fernández Torres, 1996), en adelante (Ch): escala local y baja intensidad de muestreo; Coleópteros de la Sierra de Baza (Granada, España; Romero Alcaraz, 1999) (Bz): escala regional, intensidad de muestreo considerable a lo largo de dos años de registro faunístico; Odonatos de México (González Soriano y Novelo Gutiérrez, 1996) (Mx): escala geográfica con registro faunístico exhaustivo por estados. Los inventarios de Chiribiquete y S<sup>a</sup> de Baza reflejan asimismo, diferencias en la estructura taxonómica de diferentes faunas para el mismo grupo de organismos.

Para contrastar la exactitud de las diferentes funciones y validar su valor predictivo, se seleccionó el inventario de los Coleópteros de la Sierra de Baza (Romero Alcaraz, 1999), por la calidad de su información: razonable esfuerzo de muestreo y datos de abundancia en cada parcela inventariada. La precisión de predicción de las funciones log/log y exponenciales, se contrastó mediante el test Jackknife. Este procedimiento efectúa una comprobación empírica de los valores de riqueza predichos, recalculando el modelo tantas veces como parcelas de muestreo se utilizaron para la realización del inventario (nueve en este caso), eliminando del cálculo una parcela cada vez. Los valores de riqueza observados y estimados en la parcela eliminada del cálculo, se utilizan para la validación empírica del modelo obtenido con los  $n-1$  valores de las restantes parcelas. La comparación de las correlaciones entre los valores observados y estimados ('ICE') y los valores predichos por las funciones 'RESTAR', se realizó mediante el coeficiente de correlación de Spearman ( $r_s$ ).

Para las estimaciones de riqueza máxima de Coleópteros en cada una de las parcelas inventariadas en la Sierra de Baza (Romero Alcaraz, 1999), se utilizó también el programa *EstimateS* (Colwell, 1997), construyendo matrices con tantas columnas como especies, una para cada una y un número de filas equivalente al total de individuos recogidos en cada parcela. En cada fila se anotó la presencia (1) de un solo individuo en la columna de la especie correspondiente y la ausencia (0) en las restantes columnas. Por consiguiente, la abundancia de cada especie viene desglosada en tantas filas como individuos la representan (un individuo por fila) y sólo en esas.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN: ANÁLISIS DE EJEMPLOS

### Relación de Riqueza entre Jerarquías Taxonómicas: Funciones lineales *versus* curvilíneas

La Tabla II muestra la significación de la correlación entre la riqueza de táxones a diferentes niveles de la jerarquía taxonómica, en varios grupos de Artrópodos terrestres y en diferentes regiones. En todos los casos, el valor de la correlación es elevado, de signo positivo y estadísticamente significativo.

Este resultado es esperable sencillamente porque el incremento del número de géneros o familias en cada grupo taxonómico, implica automáticamente un incremento paralelo del número de especies (Andersen, 1995). Se constata, sin embargo, la escasa o nula correlación en comparaciones interregionales, no sólo porque la estructura taxonómica varía geográficamente para el mismo grupo de organismos, sino también porque se trata, en todos los casos, de organismos muy diferentes. Así por ejemplo, el número de géneros o

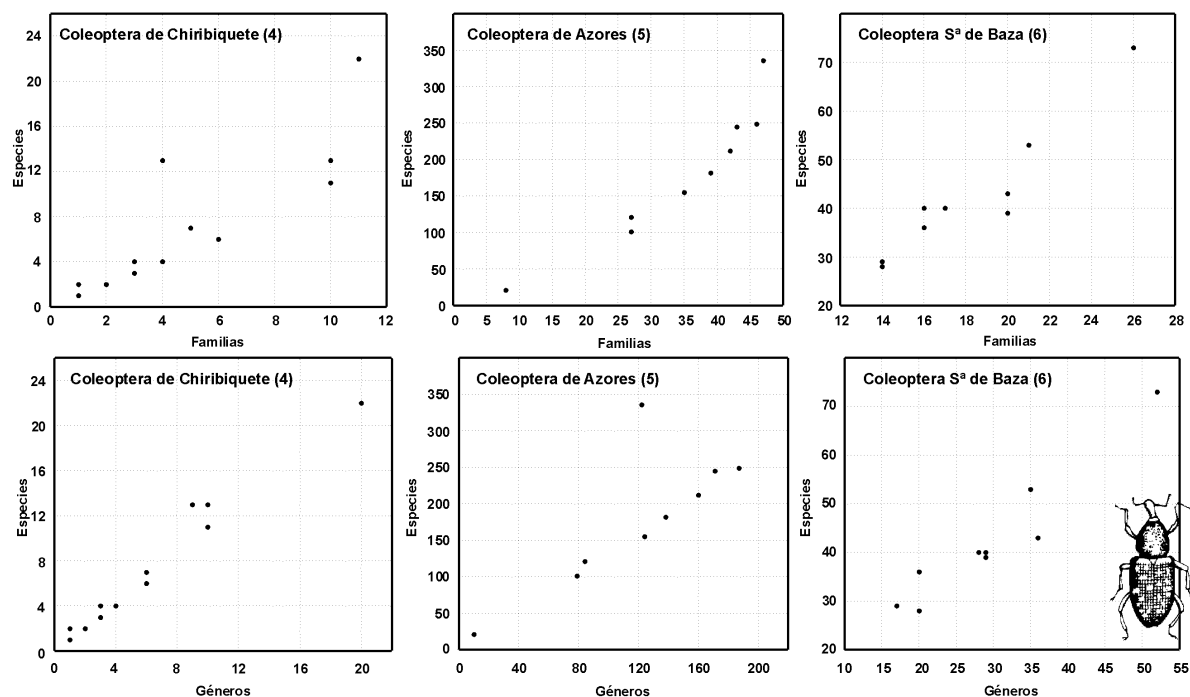


Fig. 4.- Representación gráfica de la relación de riqueza a diferentes niveles taxonómicos. Nótese cómo se acentúa la tendencia exponencial de la nube de puntos, con la distancia taxonómica entre las variables, a medida que se incrementa el valor de la variable independiente (taxon de alto rango). Los números entre paréntesis corresponden a las referencias bibliográficas de la Tabla II.

familias de coleópteros de la Sierra de Baza, no está correlacionado con el número de especies de este mismo Orden en el archipiélago de las Azores, la Serranía de Chiribiquete (Colombia) o Panamá; la ausencia de correlación se mantiene con cualquier otra comparación taxonómica y geográfica. En rangos taxonómicos menos incluyentes, el número de géneros y/o tribus de Scarabaeidae coprófagos del Sistema Central ibérico, tampoco muestra una correlación significativa con el número de especies de este mismo grupo en Níger o Costa de Marfil; como en el ejemplo anterior, tampoco se obtiene ninguna correlación significativa con cualquier otra comparación taxonómica y geográfica.

Aunque estas correlaciones indican que la riqueza de táxones superiores puede ser un buen sustituto en los registros faunísticos de riqueza específica (Williams y Gaston, 1994; Balmford 1996a y 1996b), la mera correlación de riqueza no basta, es la precisión de la predicción lo que cuenta (Andersen, 1995).

Las Figs. 4, 5, 6 y 7 sugieren que, en la mayoría de los casos, la función de regresión entre riqueza específica y riqueza de táxones de mayor rango (géneros y familias) no es lineal. En efecto, generalmente la nube de puntos muestra una tendencia exponencial a medida que crecen los valores de ambas variables. Esta tendencia es tanto más acusada cuanto mayor es la distancia taxonómica entre ellas. Sin embargo, los coeficientes de determinación ( $R^2$ ) de las funciones lineales, log/log y exponenciales en los dos niveles taxonómicos examinados (especies *versus* géneros y especies *vs.* tribus/subfamilias/familias), no difieren significativamente (test de Kruskal-Wallis; especies *vs.* géneros:  $H(2, N = 33) = 2,25; p = 0,32$ ; especies *vs.* Tribus/subfamilias/familias:  $H(2, N = 39) = 1,31; p = 0,52$ ). Por consiguiente, el porcentaje de varianza explicado es similar en las tres funciones (Tabla III).

#### Remuestreo de Variables

En la Tabla IV se muestran tres ejemplos en los que se incluyen los valores de  $R^2$  de las funciones correspondientes a la Tabla III y los que se obtienen remuestreando las variables mediante la aleatorización del orden de las muestras.

Cuando comparamos las dos versiones de las funciones lineales (con datos 'crudos' y valores remuestreados de ambas variables), no encontramos diferencias significativas en los valores del error estandar de la estima ( $S_{y,x}$ ) en ninguno de los dos niveles taxonómicos de regresión (test de Mann Whitney: especies *vs.* géneros  $Z=1,091; n_1 y n_2 = 3; p = 0,275$ ; especies *vs.* familias:  $Z=0,654; n_1 y n_2 = 3; p = 0,512$ ).

Sin embargo, el remuestreo de los datos incrementa notablemente el porcentaje de varianza explicada, tanto en las funciones lineales como en las exponenciales (Fig. 8). Las diferencias están muy próximas al límite de significación estadística en los dos niveles taxonómicos de regresión examinados (test de Kruskal-Wallis; especies *vs.* géneros:  $H(2, N = 15) = 8,73; p = 0,06$ ; especies *vs.* familias:  $H(2, N = 15) = 8,90; p = 0,06$ ). Bastaría con añadir un caso en el rango de valores de cada grupo, para obtener probabilidades muy por debajo de 0,05.

Así pues, aunque el número de ejemplos en los que han aplicado técnicas de remuestreo es reducido, cabe deducir que la aleatorización del orden de las muestras en las funciones lineales y exponenciales, incrementa significativamente la bondad del ajuste.

Ahora bien, como ya se ha indicado, no basta con establecer la correlación de riqueza a diferentes niveles de la jerarquía taxonómica y buscar la función que mejor se ajusta a los valores de ambas variables, es la precisión de la predicción que nos proporciona la función de regresión, lo que realmente cuenta. Se aborda el tema en el siguiente apartado.



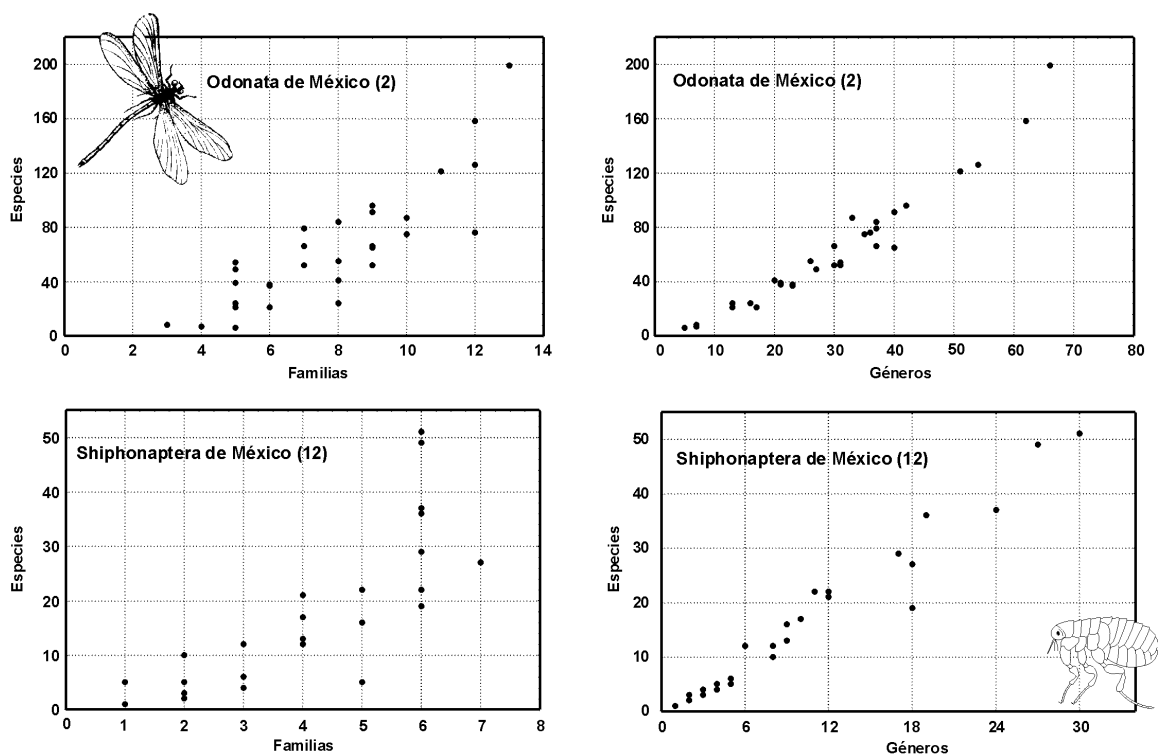


Fig. 5.- Representación gráfica de la relación de riqueza a diferentes niveles taxonómicos. Nótese cómo se acentúa la tendencia exponencial de la nube de puntos, a medida que se completa el inventario. N° de inventarios (estados mexicanos) de odonatos: 31; n° de inventarios (estados mexicanos) de sifonápteros: 25. Los números entre paréntesis corresponden a las referencias bibliográficas de la Tabla II.

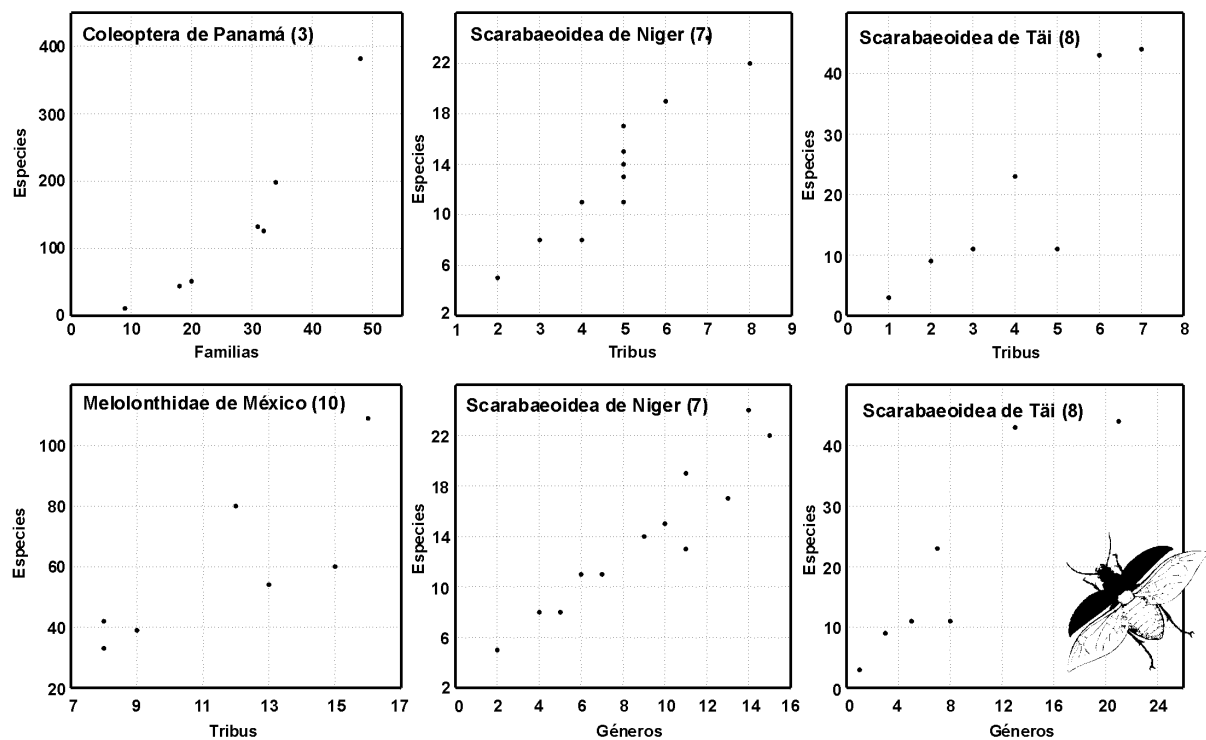


Fig. 6.- Representación gráfica de la relación de riqueza a diferentes niveles taxonómicos. Nótese que la tendencia lineal de la nube de puntos, domina en los inventarios con un reducido número de muestras y variables próximas en la jerarquía taxonómica: especies vs. géneros, especies vs. tribus. Los números entre paréntesis corresponden a las referencias bibliográficas de la Tabla II.

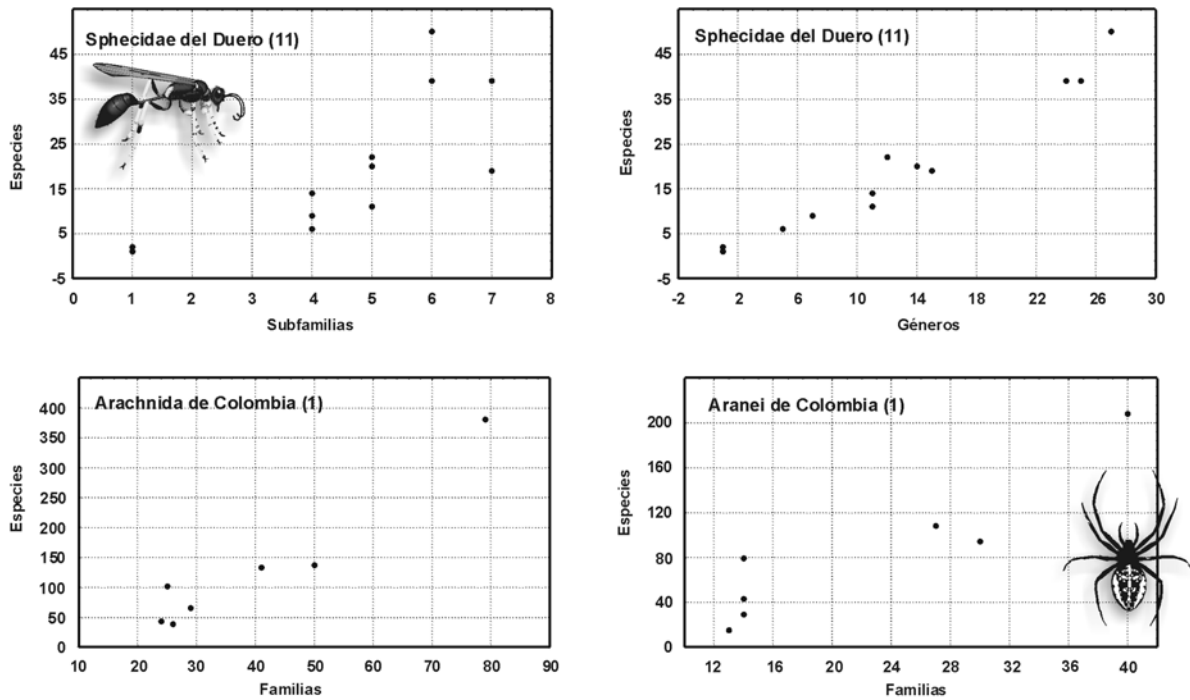


Fig. 7.- Representación gráfica de la relación de riqueza a diferentes niveles taxonómicos. Idénticas consideraciones que en las figuras anteriores. Los números entre paréntesis corresponden a las referencias bibliográficas de la Tabla II.

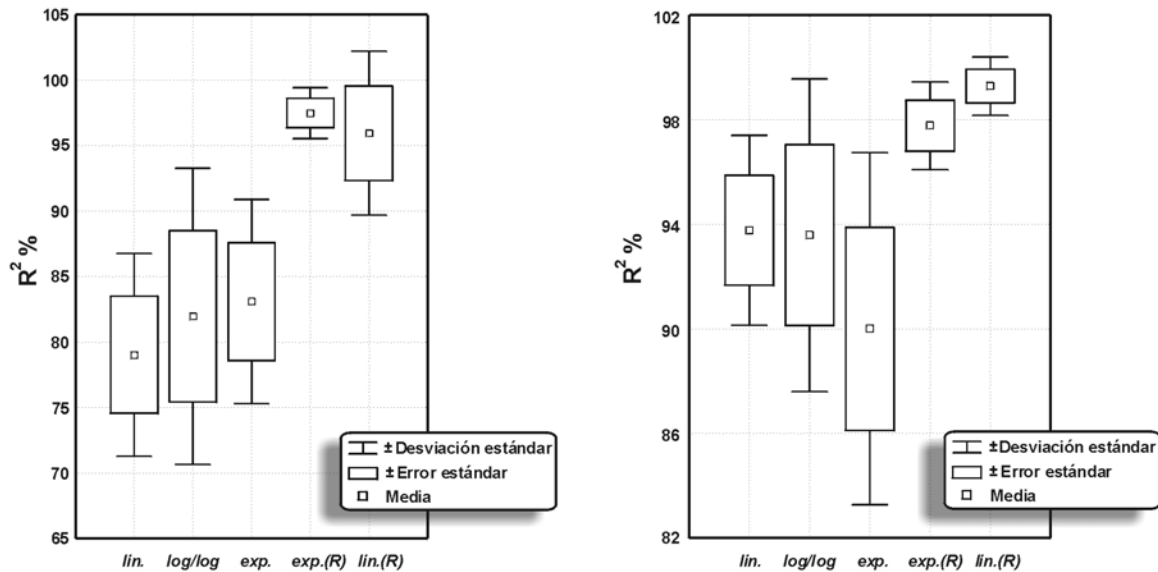


Fig. 8.- Diferencias en el porcentaje de varianza explicada ( $R^2\%$ ) en funciones lineales (*lin.*), logarítmicas (*log/log*) y exponenciales (*exp.*), en dos niveles taxonómicos de regresión: especies vs. géneros y especies vs. familias. Nótese el incremento del porcentaje de varianza explicada, cuando se remuestran los valores de ambas variables (*R*). Datos tomados de la Tabla IV.

**Prediciendo la riqueza de especies: ¿cuál es el mejor predictor de alto rango taxonómico?**

Los valores de  $S_{yx}$  en las funciones lineales (Tabla III), no difieren en los dos niveles taxonómicos de regresión (especies vs. géneros y especies vs. tribus/ subfamilias/ familias) (test de Mann Whitney:  $Z = -1,477$ ;  $n_1 = 11$ ;  $n_2 = 13$ ;  $p = 0,139$ ). En cambio, los valores de  $R^2$  sí difieren significativamente entre las funciones que utilizan géneros o tribus/ subfamilias/ familias (test de Mann Whitney:  $Z = 2,288$ ;  $n_1 = 11$ ;  $n_2 = 13$ ;  $p = 0,022$ ), siendo la media de  $R^2$  más elevada en las funcio-

nes que utilizan el número de géneros ( $R^2 = 86,42$ ), que aquellas en las que la variable independiente es un taxon de mayor rango ( $R^2 = 75,34$ ) (Tabla III).

En las funciones *log/log*, los valores de  $R^2$  tampoco difieren significativamente independientemente de si utilizamos los géneros o las familias como variables predictivas (test de Mann Whitney:  $Z = 1,303$ ;  $n_1 = 11$ ;  $n_2 = 13$ ;  $p = 0,192$ ). Las diferencias en el porcentaje de varianza explicado ( $R^2$ ), son aún menores cuando ajustamos los datos a una función exponencial (test de Mann Whitney:  $Z = 0,608$ ;  $n_1 = 11$ ;  $n_2 = 13$ ;  $p = 0,542$ ).

**Tabla III**

Valores del error estándar de la estima ( $S_{yx}$ ) y porcentaje de varianza explicado ( $R^2\% aj$ ; valor ajustado) en tres tipos de funciones: lineales ( $y = a + bx$ ), logarítmicas ( $\log y = a + b \log x$ ) y exponenciales ( $y = A \cdot e^{cx}$ ), a dos niveles taxonómicos de regresión: riqueza de especies vs. riqueza de géneros; riqueza de tribus/ subfamilias/ familias. Los números entre paréntesis corresponden a las referencias de la Tabla II.

Funciones	Arachnida Colombia (1)			Aranei Colombia (1)			Odonata Mexico (2)			Coleoptera Panamá (3)			Coleoptera Chiribiquete (4)			
	spp vs. Gén	spp vs. Fam	$S_{yx}$	$R^2\% aj$	S	$R^2\% aj$	spp vs. Gén	spp vs. Fam	$S_{yx}$	$R^2\% aj$	S	$R^2\% aj$	spp vs. Gén	spp vs. Trib	$S_{yx}$	$R^2\% aj$
$y = a + bx$	11,67	36,24	99,02	90,57	12,18	96,51	11,12	93,58	23,33	71,78	43,69	88,04	0,850	97,49	2,510	78,12
$\log y = a + b \log x$	0,054	0,156	97,48	79,45	0,076	96,09	0,059	97,38	0,205	69,02	0,529	98,91	0,076	96,67	0,133	89,89
$y = A \cdot e^{cx}$	-----	-----	96,98	96,09	-----	94,76	-----	94,29	-----	77,81	-----	97,31	-----	82,25	-----	79,43
	Coleoptera Azores (5)			Coleoptera S <sup>a</sup> Baza (6)			Scarabaeoidea Niger (7)			Scarabaeoidea Taii (8)			Scarabaeoidea S. Cent. (9)			
	spp vs. Gén	spp vs. Fam	$S_{yx}$	$R^2\% aj$	S	$R^2\% aj$	spp vs. Gén	spp vs. Trib	$S_{yx}$	$R^2\% aj$	S	$R^2\% aj$	spp vs. Gén	spp vs. Trib	$S_{yx}$	$R^2\% aj$
$y = a + bx$	61,70	34,53	56,47	86,36	4,279	90,23	1,940	88,83	2,147	86,33	7,494	79,98	8,727	72,85	3,837	45,66
$\log y = a + b \log x$	0,113	0,054	89,80	97,62	0,046	86,69	0,545	92,45	0,022	98,71	0,146	87,50	0,181	80,89	0,134	40,96
$y = A \cdot e^{cx}$	-----	-----	54,19	94,93	-----	93,47	-----	89,49	-----	82,73	-----	72,38	-----	81,56	-----	49,46
	Melolonthidae Mexico (10)			Sphecidae Duero (11)			Siphonaptera Mexico (12)									
	spp vs. Tribu	$S_{yx}$	$R^2\% aj$	spp vs. Gén	spp vs. Sbfm	$S_{yx}$	$R^2\% aj$	spp vs. Gén	spp vs. Fam	$S_{yx}$	$R^2\% aj$	spp vs. Gén	spp vs. Fam	$S_{yx}$	$R^2\% aj$	
$y = a + bx$	17,28	58,60	-----	96,28	9,165	66,38	2,951	95,63	8,283	65,61	-----	-----	-----	-----	-----	
$\log y = a + b \log x$	0,105	66,89	-----	97,94	0,177	92,71	0,083	96,74	0,247	71,43	-----	-----	-----	-----	-----	
$y = A \cdot e^{cx}$	-----	67,17	-----	94,63	-----	66,19	-----	87,98	-----	66,55	-----	-----	-----	-----	-----	

Tabla IV

Valores del error estándar de la estima ( $S_{yx}$ ) y porcentaje de varianza explicado ( $R^2\%$  aj; *valor ajustado*) en tres tipos de funciones: lineales ( $y = a + bx$ ), logarítmicas ( $\log y = a + b \log x$ ) y exponenciales ( $y = A \cdot e^{c \cdot x}$ ), a dos niveles taxonómicos de regresión: riqueza de especies vs. riqueza de géneros; riqueza de especies vs. riqueza de familias. Se incluyen los valores de los parámetros  $S_{yx}$  y  $R^2\%$  correspondientes a las funciones lineales y exponenciales obtenidas mediante remuestreo de ambas variables (*rem.*), cuyos valores representan el promedio de 100 aleatorizaciones para tamaños crecientes del número de muestras, calculadas con el programa *EstimateS* (Colwell, 1997). Los números entre paréntesis, corresponden a las referencias de la Tabla II.

Funciones	Coleoptera Chiribiquete(4)				Coleoptera S <sup>a</sup> Baza (6)				Odonata(2)			
	spp vs. Gén		spp vs. Fam		spp vs. Gén		spp vs. Fam		spp vs. Gén		spp vs. Fam	
	$S_{yx}$	$R^2\%$ aj	$S_{yx}$	$R^2\%$ aj	$S_{yx}$	$R^2\%$ aj	$S_{yx}$	$R^2\%$ aj	$S_{yx}$	$R^2\%$ aj	$S_{yx}$	$R^2\%$ aj
$y = a + bx$	0,850	97,49	2,510	78,12	4,279	90,23	4,903	87,17	11,12	93,58	23,33	71,78
$\log y = a + b \log x$	0,076	96,67	0,133	89,89	0,046	86,69	0,045	86,98	0,059	97,38	0,205	69,02
$y = A \cdot e^{c \cdot x}$	----	82,25	----	79,43	----	93,47	----	92,03	----	94,29	----	77,81
$y = a + bx$ (rem.)	0,834	99,86	4,318	99,34	0,538	99,98	2,124	99,75	9,336	97,99	22,148	88,72
$y = A \cdot e^{c \cdot x}$ (rem.)	----	96,41	----	99,35	----	97,24	----	97,60	----	99,64	----	95,47

Así pues, solamente utilizando las funciones lineales cabría recomendar la utilización de predictores taxonómicamente poco distanciados de la variable dependiente: riqueza de especies. En nuestro caso, el número de géneros explica un porcentaje de la varianza mayor que el número de familias. Sin embargo, parece posible utilizar predictores de mayor rango taxonómico (tribus/ subfamilias/ familias), si ajustamos los datos a funciones log/log o exponenciales. Esto es importante, ya que cuanto mayor sea el rango taxonómico de la variable predictiva, mayor es la facilidad de identificación taxonómica. Así, el esfuerzo de inversión en tiempo y recursos se reduce a magnitudes razonables.

El remuestreo de las variables (Tabla IV), permite aún mayor libertad en la utilización de predictores de distinto rango taxonómico en diferentes funciones. En efecto, si aplicamos esta técnica a las funciones lineales, no encontramos diferencias significativas ni en los valores de  $S_{yx}$  ni en los de  $R^2$ , cualquiera que sea la variable predictiva utilizada: riqueza de géneros o riqueza de familias. Tampoco encontramos diferencias significativas en los valores de  $R^2$ , cuando se aplican funciones exponenciales.

#### El valor predictivo de las funciones: Exactitud de la predicción

##### 1. Comparación con otros estimadores (CA, 'ACE', 'ICE'):

Hemos visto que el remuestreo de los valores de ambas variables mediante la aleatorización del orden de las muestras, incrementa notablemente el porcentaje de varianza explicada. Por ello, en este apartado se contrasta exclusivamente, la capacidad de predicción de las funciones linealizadas mediante transformación logarítmica de las variables, log/log, y las funciones exponenciales que se obtienen mediante el remuestreo de los valores iniciales de ambas variables. Este análisis se realizó en los tres inventarios seleccionados que reflejan diferencias en la intensidad de muestreo, en la estructura taxonómica y en la escala espacial del censo faunístico: local (Chiribiquete), regional (S<sup>a</sup> de Baza) y geográfica (México) (Tabla IV); véase Metodología.

La comparación de las predicciones que nos proporcionan ambas funciones, con las de otros estimadores tales como 'ACE', (*Abundance-based Coverage Estimator*) e 'ICE' (*Incidence-based Coverage Estimator*) (Colwell, 1997) y CA (curvas de acumulación; Soberón y Llorente, 1992), permite constatar, a escala regional y con un esfuerzo de muestreo

razonablemente intenso (Coleópteros de la S<sup>a</sup> de Baza; Romero Alcaraz, 1999), que las predicciones de riqueza específica de las funciones exponenciales en ambos niveles taxonómicos de regresión (especies vs. géneros; especies vs. familias), se sitúan en el rango de los valores de riqueza observados y los estimados mediante CA, 'ACE' e 'ICE' (Tabla V). A escala local y baja intensidad de muestreo (Coleópteros de Chiribiquete; Martín-Piera y Fernández Torres, 1996), la predicción de la función exponencial tan sólo es congruente con la estimación de la CA, cuando se utiliza como predictor el número de familias estimadas por 'ICE' (Tabla V). Por último, en inventarios exhaustivos de ámbito geográfico (Odonatos de México; González Soriano y Novelo Gutiérrez, 1996) apenas existe concordancia (Tabla V).

Las estimaciones de riqueza son, en general, aún más discrepantes entre las estimas CA, 'ACE' e 'ICE' y las funciones log/log en ambos rangos taxonómicos de regresión. Tan sólo en el inventario de la Sierra de Baza parece posible predecir la riqueza específica observada, a partir de la estima 'ICE' del número de géneros como variable independiente y en el de Odonatos de México, el número de géneros se revela como mejor predictor de riqueza que el número de familias; la predicción se sitúa en el rango de especies estimadas por CA e 'ICE' (Tabla VI).

Aunque no se recogen en las tablas, se compararon también las predicciones con las funciones exponenciales calculadas con los valores no transformados de las variables, en los tres ejemplos seleccionados. Los resultados indicaron una absoluta discrepancia con las otras estimas.

Así pues, los datos indican que a escala regional y con intensidades razonables de muestreo, las funciones exponenciales obtenidas con valores promediados mediante aleatorización de ambas variables, en los dos niveles taxonómicos de regresión (especies vs. géneros y especies vs. familias), proporcionan predicciones de riqueza específica más congruentes con los valores observados y los de otras estimas (CA, 'ACE' e 'ICE'), que las funciones log/log. Éstas, únicamente dan estimaciones congruentes con algunos estimadores ('CA' e 'ICE') en la regresión de nivel genérico, a escala geográfica, con esfuerzos de muestreo intensos. Las Figs. 9 y 10 ilustran estas funciones

La regresión exponencial en el nivel de especies vs. familias, es una función más ajustada a los datos del inventario de la Sierra de Chiribiquete (Martín Piera y Fernández Torres, 1996) que la correspondiente a especies vs. géneros (Fig. 9). El modelo de función exponencial también se ajusta

Tabla V

Predicción de la riqueza en tres niveles taxonómicos (familias, géneros, especies) mediante curvas de acumulación (CA) (Soberón y Llorente, 1992), estimadores de abundancia (ACE), presencia/ausencia (ICE) (Colwell, 1997) y funciones 'RESTAR' exponenciales ( $y=A \cdot e^{b \cdot x}$ ). Los resultados de la predicción del número de especies (en negrita y cursiva), se han obtenido aplicando la función (1ª fila) en cada nivel taxonómico, con los valores de la variable independiente (número de géneros y familias (Fam/Gen) calculados mediante otros estimadores (Fam/Gen<sub>CA/ACE/ICE</sub>). Las predicciones en el rango de los valores observados y los estimados por CA, ACE, e ICE, se señalan con (\*\*). Las predicciones por exceso muy alejadas de este rango, se indican como >>>>. Los valores de ambas variables representan el promedio de 100 aleatorizaciones para tamaños crecientes del número de muestras, calculados con el programa *EstimateS* (Colwell, 1997). Coleópteros de Chiribiquete (Martín Piera y Fernández Torres, 1996); Coleópteros de la S<sup>a</sup> de Baza (Romero Alcaraz, 1999); Odonatos de México (González Soriano y Novelo Gutiérrez, 1996).

	<b>Coleópteros S<sup>a</sup> Chiribiquete (Caquetá, COLOMBIA)</b> ( <i>Spp<sub>Ch</sub></i> = 7,725216 e <sup>0,075328 Fam</sup> ) ( <i>Spp<sub>Ch</sub></i> = 13,62982 e <sup>0,029665 Gen</sup> )	<b>Coleópteros S<sup>a</sup> Baza (Granada, ESPAÑA)</b> ( <i>Spp<sub>Bz</sub></i> = 24,66736 e <sup>0,043801 Fam</sup> ) ( <i>Spp<sub>Bz</sub></i> = 36,22156 e <sup>0,014946 Gen</sup> )	<b>Odonatos de MÉXICO</b> ( <i>Spp<sub>Mx</sub></i> = 7,119417 e <sup>0,2658246 Fam</sup> ) ( <i>Spp<sub>Mx</sub></i> = 33,8463 e <sup>0,0278495 Gen</sup> )
Familias observadas	31	45	14
Familias estimadas			
* CA	33,83	43,94	13,26
* ACE	37,81	54,04	-----
* ICE	40,64	62,27	14
Géneros observados	61	106	81
Géneros estimadas			
* CA	100,38	116,31	76,63
* ACE	101,89	129,84	-----
* ICE	129,51	166,79	86,58
Especies observadas	78	169	319
Especies estimadas			
* CA	162,49	193,86	305,84
* ACE	151,23	212,35	-----
* ICE	214,03	259,79	368,69

Predicción de especies  
mediante funciones  
'RESTAR':

Fam <sub>CA</sub> = 33,83	<b><i>Spp<sub>Ch</sub></i> = 99</b>
Fam <sub>ACE</sub> = 37,81	<b><i>Spp<sub>Ch</sub></i> = 133</b>
Fam <sub>ICE</sub> = 40,64	<b><i>Spp<sub>Ch</sub></i> = 165(**)</b>
Gen <sub>CA</sub> = 100,38	<b><i>Spp<sub>Ch</sub></i> = &gt;&gt;&gt;&gt;</b>
Gen <sub>ACE</sub> = 101,89	<b><i>Spp<sub>Ch</sub></i> = &gt;&gt;&gt;&gt;</b>
Gen <sub>ICE</sub> = 129,51	<b><i>Spp<sub>Ch</sub></i> = &gt;&gt;&gt;&gt;</b>

Fam <sub>Obs</sub> = 45,00	<b><i>Spp<sub>Bz</sub></i> = 177(**)</b>
Fam <sub>CA</sub> = 43,94	<b><i>Spp<sub>Bz</sub></i> = 169(**)</b>
Fam <sub>ACE</sub> = 54,04	<b><i>Spp<sub>Bz</sub></i> = &gt;&gt;&gt;&gt;</b>
Gen <sub>Obs</sub> = 106,00	<b><i>Spp<sub>Bz</sub></i> = 177(**)</b>
Gen <sub>CA</sub> = 116,31	<b><i>Spp<sub>Bz</sub></i> = 206(**)</b>
Gen <sub>ACE</sub> = 129,84	<b><i>Spp<sub>Bz</sub></i> = 252(**)</b>
Gen <sub>ICE</sub> = 166,79	<b><i>Spp<sub>Bz</sub></i> = &gt;&gt;&gt;&gt;</b>

Fam <sub>Obs/ICE</sub> = 14,00	<b><i>Spp<sub>Mx</sub></i> = 294</b>
Fam <sub>CA</sub> = 13,26	<b><i>Spp<sub>Mx</sub></i> = 242</b>
Gen <sub>Obs</sub> = 81,00	<b><i>Spp<sub>Mx</sub></i> = 323(**)</b>
Gen <sub>CA</sub> = 76,63	<b><i>Spp<sub>Mx</sub></i> = 286</b>
Gen <sub>ICE</sub> = 86,58	<b><i>Spp<sub>Mx</sub></i> = 377</b>

bastante bien a los datos del inventario de la Sierra de Baza (Romero Alcaraz, 1999), en los dos niveles taxonómicos de regresión especies vs. géneros/familias. En este caso, la transformación logarítmica de los datos, permite también predicciones concordantes con el estimador 'ICE' en el nivel

taxonómico de regresión especies vs. géneros (Tabla VI; Fig. 9). Esta coincidencia en la capacidad de predicción de ambos modelos, log/log y exponencial, en la regresión especies vs. géneros, se debe a que con un número de parcelas limitadas (nueve en este caso), la tendencia exponencial de la función

Tabla VI

Predicción de la riqueza en tres niveles taxonómicos (familias, géneros, especies) mediante curvas de acumulación (CA) (Soberón y Llorente, 1992), estimadores de abundancia (ACE), presencia/ausencia (ICE) (Colwell, 1997) y funciones 'RESTAR' logarítmicos ( $\log y = a + b \log x$ ). Los resultados de la predicción del número de especies (en negrita y cursiva), se han obtenido aplicando la función (1ª fila) en cada nivel taxonómico, con los valores de la variable independiente (número de géneros y familias (Fam/Gen) calculados mediante otros estimadores (Fam/Gen<sub>CA/ACE/ICE</sub>). Las predicciones en el rango de los valores observados y los estimados por CA, ACE, e ICE, se señalan con (\*\*). Las predicciones por defecto muy alejadas de este rango, se indican como <<<<<. Coleópteros de Chiribiquete (Martín Piera y Fernández Torres, 1996); Coleópteros de la S<sup>a</sup> de Baza (Romero Alcaraz, 1999); Odonatos de México (González Soriano y Novelo Gutiérrez, 1996).

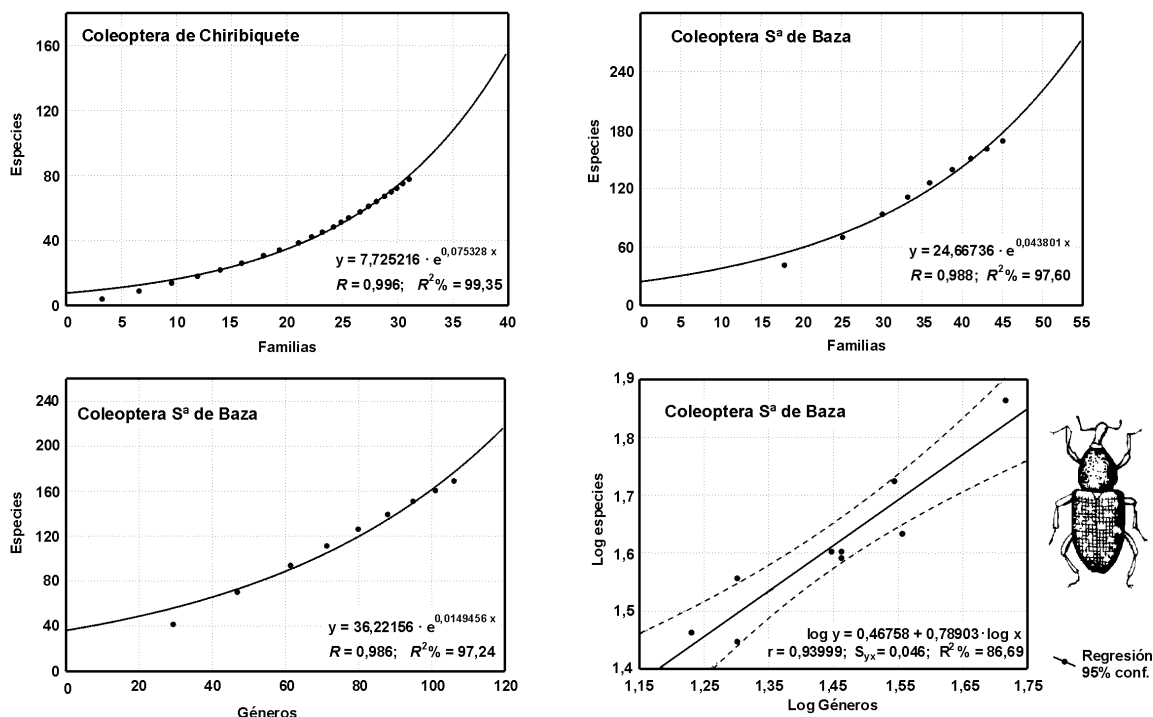
	<b>Coleópteros S<sup>a</sup> Chiribiquete</b> (Caquetá, COLOMBIA) ( $\log spp_{ch} = ,02587+1,10428 \log Fam$ ) ( $\log spp_{ch} = ,02701+0,44536 \log Gen$ )	<b>Coleópteros S<sup>a</sup> Baza</b> (Granada, ESPAÑA) ( $\log spp_{Bz} = -,0704+1,3412 \log Fam$ ) ( $\log spp_{Bz} = ,46758+ ,78903 \log Gen$ )	<b>Odonatos de MÉXICO</b> ( $\log spp_{Mx} = -,0253+1,9790 \log Fam$ ) ( $\log spp_{Mx} = -,02149+1,3433 \log Gen$ )																																		
Familias observadas	31	45	14																																		
Familias estimadas																																					
* CA	33,83	43,94	13,26																																		
* ACE	37,81	54,04	-----																																		
* ICE	40,64	62,27	14																																		
Géneros observados	61	106	81																																		
Géneros estimadas																																					
* CA	100,38	116,31	76,63																																		
* ACE	101,89	129,84	-----																																		
* ICE	129,51	166,79	86,58																																		
Especies	78	169	319																																		
Especies estimadas																																					
* CA	162,49	193,86	305,84																																		
* ACE	151,23	212,35	-----																																		
* ICE	214,03	259,79	368,69																																		
Predicción de especies mediante funciones 'RESTAR':	<table border="1"> <tbody> <tr> <td>Fam<sub>CA</sub> = 33,83</td> <td><b>Spp<sub>ch</sub> = &lt;&lt;&lt;&lt;&lt;</b></td> </tr> <tr> <td>Fam<sub>ACE</sub> = 37,81</td> <td><b>Spp<sub>ch</sub> = &lt;&lt;&lt;&lt;&lt;</b></td> </tr> <tr> <td>Fam<sub>ICE</sub> = 40,64</td> <td><b>Spp<sub>ch</sub> = &lt;&lt;&lt;&lt;&lt;</b></td> </tr> <tr> <td>Gen<sub>CA</sub> = 100,38</td> <td><b>Spp<sub>ch</sub> = &lt;&lt;&lt;&lt;&lt;</b></td> </tr> <tr> <td>Gen<sub>ACE</sub> = 101,89</td> <td><b>Spp<sub>ch</sub> = &lt;&lt;&lt;&lt;&lt;</b></td> </tr> <tr> <td>Gen<sub>ICE</sub> = 129,51</td> <td><b>Spp<sub>ch</sub> = &lt;&lt;&lt;&lt;&lt;</b></td> </tr> </tbody> </table> <table border="1"> <tbody> <tr> <td>Fam<sub>Obs</sub> = 45,00</td> <td><b>Spp<sub>Bz</sub> = 140</b></td> </tr> <tr> <td>Fam<sub>CA</sub> = 44,00</td> <td><b>Spp<sub>Bz</sub> = 136</b></td> </tr> <tr> <td>Gen<sub>Obs</sub> = 106,00</td> <td><b>Spp<sub>Bz</sub> = 116</b></td> </tr> <tr> <td>Gen<sub>CA</sub> = 116,31</td> <td><b>Spp<sub>Bz</sub> = 125</b></td> </tr> <tr> <td>Gen<sub>ACE</sub> = 129,84</td> <td><b>Spp<sub>Bz</sub> = 136</b></td> </tr> <tr> <td>Gen<sub>ICE</sub> = 166,79</td> <td><b>Spp<sub>Bz</sub> = 166(**)</b></td> </tr> </tbody> </table> <table border="1"> <tbody> <tr> <td>Fam<sub>Obs/ICE</sub> = 14,00</td> <td><b>Spp<sub>Mx</sub> = &lt;&lt;&lt;&lt;&lt;</b></td> </tr> <tr> <td>Fam<sub>CA</sub> = 13,26</td> <td><b>Spp<sub>Mx</sub> = &lt;&lt;&lt;&lt;&lt;</b></td> </tr> <tr> <td>Gen<sub>Obs</sub> = 81,00</td> <td><b>Spp<sub>Mx</sub> = 348(**)</b></td> </tr> <tr> <td>Gen<sub>CA</sub> = 76,63</td> <td><b>Spp<sub>Mx</sub> = 323(**)</b></td> </tr> <tr> <td>Gen<sub>ICE</sub> = 86,58</td> <td><b>Spp<sub>Mx</sub> = 381</b></td> </tr> </tbody> </table>			Fam <sub>CA</sub> = 33,83	<b>Spp<sub>ch</sub> = &lt;&lt;&lt;&lt;&lt;</b>	Fam <sub>ACE</sub> = 37,81	<b>Spp<sub>ch</sub> = &lt;&lt;&lt;&lt;&lt;</b>	Fam <sub>ICE</sub> = 40,64	<b>Spp<sub>ch</sub> = &lt;&lt;&lt;&lt;&lt;</b>	Gen <sub>CA</sub> = 100,38	<b>Spp<sub>ch</sub> = &lt;&lt;&lt;&lt;&lt;</b>	Gen <sub>ACE</sub> = 101,89	<b>Spp<sub>ch</sub> = &lt;&lt;&lt;&lt;&lt;</b>	Gen <sub>ICE</sub> = 129,51	<b>Spp<sub>ch</sub> = &lt;&lt;&lt;&lt;&lt;</b>	Fam <sub>Obs</sub> = 45,00	<b>Spp<sub>Bz</sub> = 140</b>	Fam <sub>CA</sub> = 44,00	<b>Spp<sub>Bz</sub> = 136</b>	Gen <sub>Obs</sub> = 106,00	<b>Spp<sub>Bz</sub> = 116</b>	Gen <sub>CA</sub> = 116,31	<b>Spp<sub>Bz</sub> = 125</b>	Gen <sub>ACE</sub> = 129,84	<b>Spp<sub>Bz</sub> = 136</b>	Gen <sub>ICE</sub> = 166,79	<b>Spp<sub>Bz</sub> = 166(**)</b>	Fam <sub>Obs/ICE</sub> = 14,00	<b>Spp<sub>Mx</sub> = &lt;&lt;&lt;&lt;&lt;</b>	Fam <sub>CA</sub> = 13,26	<b>Spp<sub>Mx</sub> = &lt;&lt;&lt;&lt;&lt;</b>	Gen <sub>Obs</sub> = 81,00	<b>Spp<sub>Mx</sub> = 348(**)</b>	Gen <sub>CA</sub> = 76,63	<b>Spp<sub>Mx</sub> = 323(**)</b>	Gen <sub>ICE</sub> = 86,58	<b>Spp<sub>Mx</sub> = 381</b>
Fam <sub>CA</sub> = 33,83	<b>Spp<sub>ch</sub> = &lt;&lt;&lt;&lt;&lt;</b>																																				
Fam <sub>ACE</sub> = 37,81	<b>Spp<sub>ch</sub> = &lt;&lt;&lt;&lt;&lt;</b>																																				
Fam <sub>ICE</sub> = 40,64	<b>Spp<sub>ch</sub> = &lt;&lt;&lt;&lt;&lt;</b>																																				
Gen <sub>CA</sub> = 100,38	<b>Spp<sub>ch</sub> = &lt;&lt;&lt;&lt;&lt;</b>																																				
Gen <sub>ACE</sub> = 101,89	<b>Spp<sub>ch</sub> = &lt;&lt;&lt;&lt;&lt;</b>																																				
Gen <sub>ICE</sub> = 129,51	<b>Spp<sub>ch</sub> = &lt;&lt;&lt;&lt;&lt;</b>																																				
Fam <sub>Obs</sub> = 45,00	<b>Spp<sub>Bz</sub> = 140</b>																																				
Fam <sub>CA</sub> = 44,00	<b>Spp<sub>Bz</sub> = 136</b>																																				
Gen <sub>Obs</sub> = 106,00	<b>Spp<sub>Bz</sub> = 116</b>																																				
Gen <sub>CA</sub> = 116,31	<b>Spp<sub>Bz</sub> = 125</b>																																				
Gen <sub>ACE</sub> = 129,84	<b>Spp<sub>Bz</sub> = 136</b>																																				
Gen <sub>ICE</sub> = 166,79	<b>Spp<sub>Bz</sub> = 166(**)</b>																																				
Fam <sub>Obs/ICE</sub> = 14,00	<b>Spp<sub>Mx</sub> = &lt;&lt;&lt;&lt;&lt;</b>																																				
Fam <sub>CA</sub> = 13,26	<b>Spp<sub>Mx</sub> = &lt;&lt;&lt;&lt;&lt;</b>																																				
Gen <sub>Obs</sub> = 81,00	<b>Spp<sub>Mx</sub> = 348(**)</b>																																				
Gen <sub>CA</sub> = 76,63	<b>Spp<sub>Mx</sub> = 323(**)</b>																																				
Gen <sub>ICE</sub> = 86,58	<b>Spp<sub>Mx</sub> = 381</b>																																				

no se manifiesta claramente, cuando estamos en el tramo 'inicial' correspondiente a incrementos proporcionales en los valores de ambas variables. Además, el tramo 'final' de tendencia exponencial, es teóricamente más corto cuando, como en este caso, las dos variables están próximas en la jerarquía taxonómica. El remuestreo de las variables, genera además una cierta linealización de los datos. Por último, es claro que el modelo exponencial en el inventario de Odonatos de México (González Soriano y Novelo Gutiérrez, 1996) no es el mejor ajuste, especialmente en la regresión especies vs. familias, de tendencia claramente asintótica en su tramo final.

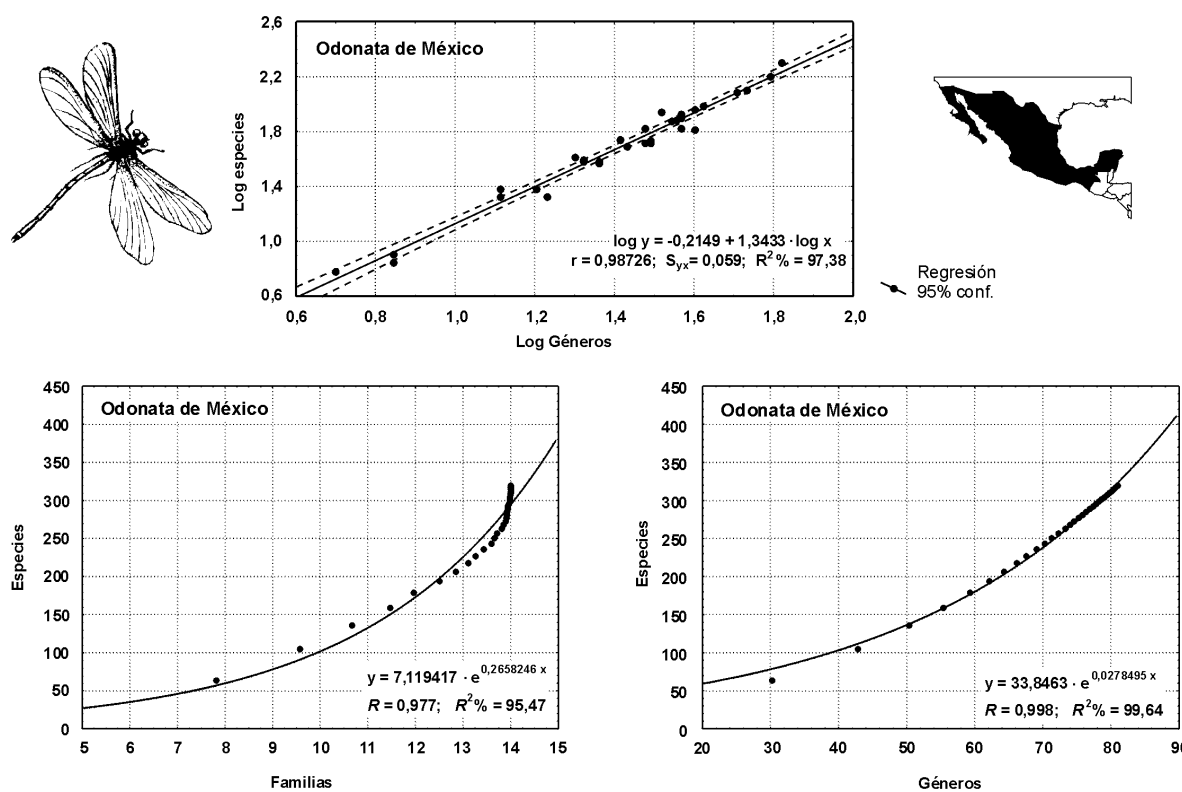
Por ello, en este caso, la función log/log proporciona el mejor ajuste y la mayor concordancia con otros estimadores (Fig. 10).

## 2. Jackknife

Como la mera coincidencia con otros estimadores no dice nada de la precisión, se llevó a cabo una validación empírica del valor predictivo de las funciones log/log y dos versiones de las funciones exponenciales, una con los valores 'crudos' de ambas variables y otra con los que se obtienen mediante el remuestreo de los valores iniciales. A tal fin, se realizó un test



**Fig. 9.-** Funciones 'RESTAR' en dos inventarios de Coleópteros: Sierra de Chiribiquete; Caquetá, Colombia (Martín Piera & Fernández Torres, 1996) y Sierra de Baza; Granada, España (Romero Alcaraz, 1999). En Chiribiquete únicamente la función exponencial con remuestreo de variables arroja valores coincidentes con otros estimadores, cuando se utiliza el número de familias como variable predictiva. En S<sup>o</sup> de Baza tanto la función log/log como la función exponencial con remuestreo de variables, dan predicciones coincidentes con otros estimadores (ver Tablas V y VI), si se utiliza como variable predictiva el número de géneros. La exponencial con remuestreo de variables también da predicciones coincidentes con otros estimadores, si la variable independiente es el número de familias. Los valores de ambas variables en las funciones exponenciales, representan el promedio de 100 aleatorizaciones, para tamaños crecientes del número de muestras.



**Fig. 10.-** Funciones 'RESTAR' obtenidas a partir del inventario de Odonatos de México (González Soriano y Gutiérrez Novelo, 1996). Las funciones exponenciales, no proporcionan valores congruentes con otros estimadores. Únicamente la función log/log proporciona predicciones coincidentes con otros estimadores (ver Tabla VI), cuando se utiliza como variable predictiva el número de géneros. Los valores de ambas variables en las funciones exponenciales, representan el promedio de 100 aleatorizaciones, para tamaños crecientes del número de muestras.

Tabla VII

Predicción del número de especies de Coleópteros mediante funciones 'RESTAR', en nueve parcelas de la S<sup>a</sup> de Baza (Granada, España): SB1, SB2... SB9. La función con la que se realizó la predicción de especies en cada parcela, se calculó con los valores de riqueza específica y riqueza del taxon superior (familias/géneros), de las ocho parcelas restantes (test Jackknife). En cada parcela se obtuvo además, el estimador 'ICE' (*Incidence-based Coverage Estimator*) calculado como el programa *EstimateS* (Colwell, 1997). Los valores predichos por la función 'RESTAR', se compararon por separado, con los valores de riqueza observados y con los de riqueza máxima estimada por 'ICE' (ver texto). *R* es el coeficiente de correlación; *R*<sup>2</sup>% el porcentaje de varianza explicado (coeficiente de determinación); (*Rem*) indica que los valores de ambas variables, representan el promedio de 100 aleatorizaciones para tamaños crecientes del número de parcelas, calculados con el programa *EstimateS* (Colwell, 1997). Datos de Romero Alcaraz (1999).

FAMILIAS $Spp = A \cdot e^{c \cdot Fam} (Rem.)$							Especies PREDICCIÓN	
Jackknife	A	c	R	R <sup>2</sup> %	Fam. Observadas	Spp. Observadas	'Restar'	ICE'
SB1	21,80859	0,046983	99,43	98,87	15	36	44,13	47,77
SB2	21,30715	0,047171	99,47	98,94	17	40	47,51	53,93
SB3	25,73645	0,041898	98,74	97,50	20	39	59,58	82,09
SB4	22,94655	0,045686	99,17	98,34	14	29	43,50	49,86
SB5	23,27653	0,045550	99,11	98,24	14	28	44,04	49,49
SB6	37,36764	0,009089	98,68	97,38	20	44	44,82	54,96
SB7	22,96136	0,044577	99,24	98,49	16	40	46,85	58,62
SB8	18,80150	0,052958	99,30	99,60	27	73	78,56	107,40
SB9	23,80063	0,045247	99,11	98,23	20	53	58,83	80,47

GÉNEROS $Spp = A \cdot e^{c \cdot Gen} (Rem.)$							Especies PREDICCIÓN	
Jackknife	A	c	R	R <sup>2</sup> %	Gén. Observadas	Spp. Observadas	'Restar'	ICE'
SB1	34,79918	0,014504	98,85	97,71	22	36	47,88	47,77
SB2	34,64109	0,014681	98,68	97,39	31	40	54,61	53,93
SB3	35,47870	0,014427	98,64	97,31	32	39	56,29	82,09
SB4	35,10043	0,014547	98,77	97,55	19	29	46,28	49,86
SB5	34,91590	0,014641	98,83	97,67	22	28	48,18	49,49
SB6	35,02258	0,014759	98,71	97,44	37	44	60,47	54,96
SB7	35,29667	0,014363	98,77	97,56	32	40	55,89	58,62
SB8	31,59657	0,016386	98,70	97,42	55	73	77,81	107,40
SB9	32,85262	0,015614	98,55	97,13	37	53	58,54	80,47

Jackknife en el inventario de los Coleópteros de la Sierra de Baza (Romero Alcaraz, 1999), en el que, como hemos visto, se obtuvieron mayores concordancias entre las diferentes estimas.

Las tablas VII, VIII y IX resumen los valores de los parámetros de las dos funciones, así como la predicción de la riqueza específica que nos proporcionan los diferentes modelos de regresión 'RESTAR' y el estimador 'ICE', en cada parcela inventariada.

Cuando se comparan las predicciones de las funciones log/log y las de las dos versiones de las funciones exponenciales (las calculadas con y sin valores transformados de las variables), con los valores de riqueza obtenidos en el inventario de cada parcela, comprobamos que el número de géneros es mejor predictor aún que el número de familias. En ambos casos la correlación entre valores predichos y observados es estadísticamente significativa, pero el valor del coeficiente de correlación de Spearman es ligeramente superior cuando se utiliza como variable independiente el número de géneros

(especies vs. géneros:  $r_s = 0,878$ ;  $p = 0,001$ , en las tres funciones; especies vs. familias:  $r_s = 0,761$ ;  $p = 0,01$ , en funciones exponenciales remuestreadas;  $r_s = 0,794$ ;  $p = 0,01$ , en funciones exponenciales sin remuestreo;  $r_s = 0,711$ ;  $p = 0,03$ , en funciones log/log).

Ahora bien, se ha de pensar que los valores de riqueza específica observados en un muestreo intensivo, aunque pueden dar una imagen ajustada del número de especies del área investigada, normalmente no constituyen la totalidad de las especies que habitan dicha área. Por ello, vale la pena comparar las predicciones de las funciones 'RESTAR', con estimaciones de riqueza máxima. Con este argumento en mente, se procedieron a contrastar las predicciones de las diferentes funciones, no con los valores de riqueza obtenidos en el inventario de cada parcela, sino con los valores de riqueza máxima que proporciona el estimador de presencia/ausencia 'ICE'.

Los resultados mostraron que, cuando se toma el valor de riqueza máxima estimada por 'ICE' como medida de



Tabla VIII

Predicción del número de especies de Coleópteros mediante funciones 'RESTAR', en nueve parcelas de la S<sup>a</sup> de Baza (Granada, España): SB1, SB2... SB9. La función con la que se realizó la predicción de especies en cada parcela, se calculó con los valores de riqueza específica y riqueza del taxon superior (familias/géneros), de las ocho parcelas restantes (test Jackknife). En cada parcela se obtuvo además, el estimador 'ICE' (*Incidence-based Coverage Estimator*) calculado como el programa *EstimateS* (Colwell, 1997). Los valores predichos por la función 'RESTAR', se compararon por separado, con los valores de riqueza observados y con los de riqueza máxima estimada por 'ICE' (ver texto). *R* es el coeficiente de correlación; *R*<sup>2</sup>% el porcentaje de varianza explicado (coeficiente de determinación). Datos de Romero Alcaraz (1999).

FAMILIAS $Spp = A \cdot e^{c \cdot Fam}$							Especies PREDICCIÓN	
Jackknife	A	c	R	R <sup>2</sup> %	Fam. Observadas	Spp. Observadas	'Restar'	ICE'
SB1	10,60231	0,073580	0,9588	91,93	15	36	31,97	47,77
SB2	10,43731	0,074167	0,9622	96,11	17	40	36,83	53,93
SB3	11,20775	0,072097	0,9804	96,11	20	39	47,40	82,09
SB4	11,01466	0,071970	0,9534	90,89	14	29	30,17	49,86
SB5	11,22664	0,071141	0,9537	90,94	14	28	30,39	49,49
SB6	10,99598	0,072447	0,9638	92,88	20	44	46,83	54,96
SB7	9,971147	0,076111	0,9709	94,25	16	40	33,70	58,62
SB8	12,66345	0,063681	0,866	74,94	27	73	70,68	107,40
SB9	10,77569	0,072429	0,9599	92,13	20	53	45,87	80,47

GÉNEROS $Spp = A \cdot e^{c \cdot Gen}$							Especies PREDICCIÓN	
Jackknife	A	c	R	R <sup>2</sup> %	Gén. Observadas	Spp. Observadas	'Restar'	ICE'
SB1	18,12420	0,026931	0,9730	94,68	22	36	32,78	47,77
SB2	19,00379	0,025882	0,9667	93,45	31	40	42,39	53,93
SB3	19,14417	0,025750	0,9671	93,53	32	39	43,64	82,09
SB4	19,08327	0,025776	0,9671	92,49	19	29	31,14	49,86
SB5	19,79816	0,024957	0,9679	93,68	22	28	34,28	49,49
SB6	19,28498	0,025914	0,9776	95,56	37	44	50,31	54,96
SB7	18,85368	0,026028	0,9670	93,49	32	40	43,36	58,62
SB8	18,99072	0,025877	0,8824	77,85	55	73	78,82	107,40
SB9	18,53806	0,026037	0,9792	95,88	37	53	48,58	80,47

comparación, la riqueza de familias es aún mejor predictor del número de especies, que la riqueza de géneros (especies vs. familias:  $r_s = 0,883$ ;  $p = 0,001$ , en funciones exponenciales remuestreadas;  $r_s = 0,850$ ;  $p = 0,003$ , en funciones exponenciales sin remuestreo;  $r_s = 0,866$ ;  $p = 0,002$ , en funciones log/log; especies vs. géneros:  $r_s = 0,833$ ;  $p = 0,005$ , en las tres funciones). Vale la pena señalar, además, que a pesar de las escasas diferencias entre las tres funciones, el mayor valor de  $r_s$  corresponde a las funciones exponenciales con variables remuestreadas y el menor, a la misma función con valores no transformados. Las funciones log/log, arrojan un valor intermedio de  $r_s$ . Nótese por último que no hay diferencias entre funciones cuando se utiliza el número de géneros como variable predictiva, tanto si la medida de comparación es el número de especies observadas, como si es la estimación 'ICE' de riqueza máxima.

Así pues, la precisión de la predicción no depende tanto del tipo de función a la que ajustamos los datos, sino de la medida de riqueza tomada como referencia de exactitud (especies observadas vs. riqueza máxima estimada) y del

predictor de alto rango taxonómico utilizado como variable independiente: géneros vs. familias.

## CONCLUSIONES

De los datos analizados en este artículo, se pueden extraer las siguientes conclusiones:

- Teórica y empíricamente las funciones curvilíneas, en la mayoría de los casos, se ajustan mejor que las lineales a la relación de riqueza a diferentes niveles de la jerarquía taxonómica: especies vs. géneros y especies vs. tribus/subfamilias/ familias. Cabe esperar, por tanto, que las regresiones curvilíneas sean capaces de predecir la riqueza de especies con mayor exactitud. No obstante, dependiendo de la escala de análisis y de la intensidad de muestreo, ha de investigarse en cada caso, cuál es la función que mejor se ajusta a los datos. Es previsible que a bajas intensidades de muestreo, no haya diferencias significativas entre funciones lineales y curvilíneas.

Tabla IX

Predicción del número de especies de Coleópteros mediante funciones 'RESTAR', en nueve parcelas de la S<sup>a</sup> de Baza (Granada, España): SB1, SB2... ..SB9. La función con la que se realizó la predicción de especies en cada parcela, se calculó con los valores de riqueza específica y riqueza del taxon superior (familias/géneros), de las ocho parcelas restantes (test Jackknife). En cada parcela se obtuvo además, el estimador 'ICE' (*Incidence-based Coverage Estimator*) calculado como el programa *EstimateS* (Colwell, 1997). Los valores predichos por la función 'RESTAR', se compararon por separado, con los valores de riqueza observados y con los de riqueza máxima estimada por 'ICE' (ver texto). *Beta* es la pendiente de la recta; *R* es el coeficiente de correlación; *R*<sup>2</sup>% el porcentaje de varianza explicado (coeficiente de determinación). Datos de Romero Alcaraz (1999).

FAMILIAS $\log spp = a + b \log Fam$									Especies PREDICCIÓN	
Jackknife	<i>beta</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>r</i>	<i>R</i> <sup>2</sup> %	<i>S</i> <sub>yx</sub>	Fam. Observadas	Spp. Observadas	'Restar'	ICE'
SB1	0,941	-0,084923	1,351588	0,94051	86,53	0,04930	15	36	31,96	47,77
SB2	0,944	-0,083959	1,349807	0,94359	82,72	0,04862	17	40	37,75	53,93
SB3	0,974	-0,015344	1,416222	0,97426	94,07	0,03306	20	39	67,17	82,09
SB4	0,927	-0,056836	1,330927	0,92744	83,68	0,04952	14	29	29,42	49,86
SB5	0,926	-0,009871	1,295322	0,92622	83,42	0,04865	14	28	29,84	49,49
SB6	0,949	-0,011126	1,378124	0,94916	88,43	0,04612	20	44	60,51	54,96
SB7	0,957	-0,014161	1,392093	0,95708	90,2	0,04256	16	40	45,93	58,62
SB8	0,888	0,163714	1,147521	0,88786	75,3	0,04475	27	73	64,01	107,40
SB9	0,936	-0,037269	1,312426	0,9360	85,55	0,04862	20	53	46,80	80,47

GÉNEROS $\log spp = a + b \log Gen$									Especies PREDICCIÓN	
Jackknife	<i>beta</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>r</i>	<i>R</i> <sup>2</sup> %	<i>S</i> <sub>yx</sub>	Gén. Observadas	Spp. Observadas	'Restar'	ICE'
SB1	0,959	0,366391	0,852802	0,95929	90,69	0,04098	22	36	32,45	47,77
SB2	0,942	0,467318	0,790895	0,9417	86,79	0,04941	31	40	44,34	53,93
SB3	0,944	0,467168	0,791949	0,94409	87,31	0,04836	32	39	45,62	82,09
SB4	0,930	0,399052	0,833501	0,93025	94,29	0,04859	19	29	29,17	49,86
SB5	0,937	0,544053	0,740842	0,93688	85,73	0,04512	22	28	34,56	49,49
SB6	0,959	0,410923	0,833926	0,9588	90,58	0,04161	37	44	52,32	54,96
SB7	0,940	0,468477	0,789052	0,94021	86,46	0,05002	32	40	45,30	58,62
SB8	0,893	0,637313	0,665227	0,89252	76,26	0,04386	55	73	62,38	107,40
SB9	0,940	0,497606	0,764761	0,94008	86,43	0,04710	37	53	49,76	80,47

- Utilizando funciones lineales cabría recomendar la utilización de predictores taxonómicamente poco distanciados de la variable dependiente (número de especies): el número de géneros explica un porcentaje de la varianza mayor que el número de familias. Sin embargo, parece posible utilizar predictores de mayor rango taxonómico (familias), si ajustamos los datos a funciones log/log o exponenciales. El remuestreo de las variables permite aún mayor libertad en la utilización de predictores de distinto rango taxonómico y, también, de diferentes funciones.
- Las funciones 'RESTAR' proporcionan predicciones congruentes con otras estimaciones de riqueza máxima (curvas de acumulación, 'ACE', 'ICE'), dependiendo de la intensidad del muestreo, de la escala espacial a la que se realiza el inventario y de la 'distancia' taxonómica entre variables.
- La precisión de la predicción no depende tanto del tipo de función a la que ajustamos los datos, sino de la medida de riqueza tomada como referencia de exactitud (especies observadas vs. riqueza máxima estimada) y del predictor de alto rango taxonómico utilizado como variable independiente: géneros o familias. Si se utiliza el número de especies observadas, el número de géneros es mejor predictor que el número de familias. En cambio, si se utiliza la riqueza máxima estimada, el número de familias es aún mejor predictor que el número de géneros.
- Se necesita una mayor base empírica a fin de lograr una validación de las funciones 'RESTAR', a todos los niveles de la jerarquía taxonómica. Subsisten aún numerosos problemas y los datos no son concluyentes. Así, en grupos hiperdiversos exhaustivamente inventariados, cabe esperar que el valor predictivo de las funciones 'RESTAR' sea limitado, especialmente si las variables están taxonómicamente distanciadas. En estos casos, habría de establecerse el punto a partir del cual, la función pierde valor predictivo al hacerse asintótica al eje que representa el valor de la variable independiente, la de mayor rango taxonómico. No obstante, muy pocos grupos de insectos, casi ninguno, están exhaustivamente inventariados en ninguna región del Planeta. Por ello, las funciones 'RESTAR' constituyen una aproximación metodológica que puede resultar útil en estimaciones urgentes de la biodiversidad, o cuando menos, una hipótesis de trabajo merecedora de una exploración más exhaustiva que la que hasta ahora se ha efectuado, particularmente en grupos de Insectos en los que la proporción de morfoespecies de tamaño reducido que no pueden ser asignadas a especies nominadas

conocidas, aumenta hasta niveles casi dramáticos el esfuerzo (horas/científico) necesario para realizar un inventario taxonómico con arreglo a los métodos conven-

cionales de la sistemática biológica: muestreo, ordenación, identificación y, eventualmente, descripción de nuevos taxones (Lawton *et al.*, 1998).

### AGRADECIMIENTO

Una versión preliminar de este trabajo fue presentada en el Iº Taller Iberoamericano de Entomología Sistemática celebrado en Villa de Leyva (Colombia) del 28 de Junio al 5 de Julio de 1999, con el patrocinio y apoyo económico de CYTED (Ciencia y Tecnología para el Desarrollo en Iberoamérica), el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y el Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia. Algunos de los estudiantes que participaron en el Taller, me hicieron sugerencias extremadamente valiosas y me descubrieron problemas que me habían pasado desapercibidos.

Las extensas discusiones con Jorge Miguel Lobo, clarificaron enormemente los planteamientos iniciales del problema. Él es el 'culpable' de que numerosos borradores, terminaran finalmente en el cesto de los papeles.

Sin la exigencia de Juan J. Morrone, participante en el Taller de Villa de Leyva, autor y coeditor del presente volumen, este trabajo probablemente, nunca hubiera tenido una versión escrita definitiva.

El Dr. Halffter apoyó incondicionalmente la idea inicial, cuando todavía no era más que una propuesta de trabajo.

Manuel Sánchez (MNCN), me prestó su ayuda en la ingrata tarea de la extracción de datos bibliográficos.

Este trabajo, ha sido parcialmente financiado con con el Proyecto PB97-1149 de la D.G.I.C.Y.T.

### BIBLIOGRAFÍA

- ANDERSEN, A. N. 1995. Measuring more biodiversity: genus richness as a surrogate for species richness in Australian and faunas. *Biological Conservation*, **73**: 39-43.
- BALMFORD, A., GREEN, M. J. B. Y MURRAY, M. G. 1996a., Using higher-taxon richness as a surrogate for species richness: I. Regional tests. *Proceedings of the Royal Society of London*. B, **263**: 1267-1274.
- BALMFORD, A., JAYASURIYA, A. H. M. Y GREEN, M. J. B. 1996b., Using higher-taxon richness as a surrogate for species richness II. Local applications. *Proceedings of the Royal Society of London*. B, **263**: 1571-1575.
- BAMBACH, R. K. Y SEPKOSKI, J. J. 1992.- The fossil record and marine diversity at different taxonomic levels. *Paleont. Soc. Spec. Publ.*, **6**: 16-36
- BORGES, P. A. V. 1990. A checklist of the Coleoptera from the Azores with some systematic and biogeographic comments. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, **42** (220): 87-136.
- CAMBEFORT, Y. Y WALTER, PH. 1991. Dung beetles in Tropical Forests in Africa. En: *Dung Beetles Ecology* (eds. I. HANSKI Y Y CAMBEFORT), pp.: 198-210. Princeton University Press, New Jersey, 481 pp.
- COLWELL, R. K. 1997. *EstimateS*: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 5. User's Guide and application published at: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- DOBSON A. P., RODRÍGUEZ J. P., ROBERTS W. M. Y WILCOVE D. S. 1997. Geographic distribution of endangered species in the United States. *Science*, **275** (5299): 550-553.
- EHRlich, P. R. 1992. Population biology of checkerspot butterflies and the preservation of global biodiversity. *Oikos*, **63**: 6-12.
- ERWIN, T. L. Y SCOTT, J. C. 1980. Seasonal and size patterns, trophic structure, and richness of Coleoptera in the tropical arboreal ecosystem: The fauna of the tree *Luehea seemannii* Triana and Planch in the Canal of Panamá. *Coleopterists Bulletin*, **34** (3): 305-322.
- FLÓREZ-D. E. Y HERNÁNDEZ SÁNCHEZ, C. 1995. La diversidad de los arácnidos de Colombia. Aproximación inicial. En: *Colombia, Diversidad Biótica I.* (ed. J. ORLANDO RANGEL CH.), pp.: 327-372. Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá D.C. 442 pp.
- GASTON, K. J. 1995. Spatial covariance in the species richness of higher taxa. En: *The Genetics and Maintenance of Biological Diversity* (eds. M. HOCHBERG, M. E. CLOBERT Y R. BARBAULT). Oxford University Press.
- GASTON, K. J. 1996. Species richness: measure and measurements. En: *Biodiversity. A Biology of Numbers and Difference*. GASTON, K. J. (ed.), pp.: 77-113. Blackweell Science Ltd. Oxford. 395 pp.
- GASTON, K. J., 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405** (6783): 220-227.
- GASTON, K. J. Y WILLIAMS, P. H. 1993. Mapping the world's species - the higher taxon approach. *Biodiversity Letters*, **1** (1): 2-8.
- GONZÁLEZ, J. A., GAYUBO, S. F. Y TORRES, F. 1998. Estudio comparativo de la biodiversidad de esfécidos colectados mediante trampa Malaise en un sector arenoso de la cuenca del Duero (España) (Hymenoptera, Sphecidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie*, **15** (4): 351-370.
- GONZÁLEZ SORIANO, E. Y NOVELO GUTIÉRREZ, R. 1996. Odonata. En: *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de Artrópodos en México. Hacia una síntesis de su conocimiento* (eds. LLORENTE BOUSQUET, J., GARCÍA ALDRETE, A. N. Y GONZÁLEZ SORIANO, E.), pp.: 147-168. UNAM. México D.F., 660 pp.
- GOTELLI, N. J. Y ABELE, L. G. 1982. Statistical distributions of West Indian land bird families. *Journal of Biogeography*, **9**: 421-435.
- HALFFTER, G. 1998. A strategy for measuring landscape biodiversity. *Biology International*, **36**: 3-17.
- JABLONSKI, D. Y FLESSA, K. W. 1986. The taxonomic structure of shallow-water marine faunas: Implications for Phanerozoic extinctions. *Malacologia*, **27**: 43-66.
- JONES, A. R. 1993. Horses for courses: pragmatic measures of marine benthic invertebrate biodiversity in response to capacity and need. En: *Rapid Biodiversity Assessment* (ed. A. J. BEATTIE), pp. 69-74. Research Unit for Biodiversity Resources, Macquarie University.
- KREMEN, C., COLWELL, R. K., ERWIN, T. L., MURPHY, D. D., NOSS, R. F. Y SANJAYAN, M. A., 1993. Terrestrial arthropods assemblages: their use in conervation planning. *Conservation Biology*, **7**: 796-806.
- LANDRES, P. B., VERNER, J. Y THOMAS, J. W. 1988. Ecological uses of vertebrate indicator species: a critique. *Conservation Biology*, **2**: 316-328.
- LATHAM, R. E. Y RICKLEFS, R. E. 1993. Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity. En: *Species Diversity in Ecological Communities: historical and geographical perspectives* (eds. R. E. RICKLEFS Y D. SCHLUTER), pp. 178-184. University of Chicago Press.
- LAWTON, J. H., BIGNELL, D. E., BOLTON, B., BLOEMERS, G. F., EGGLETON, P., HAMMOND, P. M., HODDA, M., HOLT, R. D., LARSEN, T. B., MAWDSLEY, N. A., STORK, SRIVASTAVA, D. S. Y WATT, A. D., 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature*, **391**: 72-75.
- LEGENDRE, P. Y LEGENDRE, L. 1998. *Numerical Ecology*. 2ª Ed. Elsevier. Amsterdam.

- MARTÍN PIERA, F. 1997. Apuntes sobre Biodiversidad y Conservación de Insectos: Dilemas, Ficciones y ¿Soluciones?. *Boletín de la Sociedad entomológica aragonesa*, **20**: 25-55.
- MARTÍN PIERA, F. Y FERNÁNDEZ TORRES, A. 1996. Coleópteros de la Sierra de Chiribiquete (Dpto. de Caquetá, Colombia). *ELYTRON*, **10**: 23-50.
- MARTÍN PIERA, F., VEIGA, C. M. Y LOBO, J. M. 1992. Ecology and Biogeography of dung beetles communities (Coleoptera, Scarabaeoidea) in an Iberian mountain range. *Journal of Biogeography*, **19**: 677-691.
- MCALLISTER, D. E., SCHUELER, F. W., ROBERTS, C. M. Y HAWKINS, J. P. 1994. Mapping and GIS analysis of the global distribution of coral reef fishes on an equal-area grid. En: *Mapping the Diversity of Nature* (ed. R. Y. MILLER), pp. 155-175. Chapman y Hall London.
- MAY, R. M. 1990. Taxonomy as destiny. *Nature*, **347**: 129-130.
- MORÓN, M. A. 1979. Fauna de Coleópteros Lamelicornios de la Estación de Biología Tropical de "Los Tuxtlas", Veracruz, UNAM, Mexico. *Anales del Instituto de Biología de la UNAM* (ser. Zool.), **50** (1): 375-454.
- MORÓN, M. A. 1981. Fauna de Coleópteros Melolonthidae de la Reserva de la Biosfera de la "Michilía", Durango, Mexico. *Folia Entomologica Mexicana*, **50**: 3-71.
- MORÓN, M. A. Y ZARAGOZA, S. 1976. Coleópteros Melolonthidae y Scarabaeidae de Villa de Allende, Mexico. *Anales del Instituto de Biología de la UNAM* (ser. Zool.), **47** (2): 83-118.
- MORÓN, M. A., F. J. VILLALOBOS Y C. DELOYA. 1985. Fauna de Coleópteros Lamelicornios de Boca del Chajul, Chiapas, Mexico. *Folia Entomologica Mexicana*, **66**: 57-118.
- MORÓN, M. A., C. DELOYA Y L. DELGADO, 1988. Fauna de Coleópteros Melolonthidae, Scarabaeidae y Trogidae de la Región de Chamela, Jalisco, Mexico. *Folia Entomologica Mexicana*, **77**: 313-378.
- NOSS, R. F. 1990. Indicators for measuring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology*, **4**: 355-364.
- OLIVIER, I. O. Y BEATTIE, A. J. 1996. Designing a cost-effective invertebrate survey: a test of methods for rapid assessment of biodiversity. *Ecological Applications*, **6** (2): 594-607.
- PONCE ULLOA, H. E. Y LLORENTE B, J. 1996. Siphonaptera. En: *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos en México. Hacia una síntesis de su conocimiento* (eds. LLORENTE BOUSQUET, J., GARCÍA ALDRETE, A. N. Y GONZÁLEZ SORIANO, E.), pp.: 553-566. Universidad Autónoma Nacional de México. México D.F., 660 pp.
- PRANCE, G. T. 1994. A comparison of the efficacy of higher taxa and species numbers in the assessment of biodiversity in the neotropics. *Philadelphia Transactions Royal Society, London B*, **345**: 89-99.
- PRENDERGAST, J. R. Y EVERS AHM, B. C. 1997. Species richness covariance in higher taxa: empirical tests of the biodiversity indicator concept. *Ecography*, **20**: 210-216.
- PRENDERGAST, J. R., QUINN, R. M., LAWTON, J. H., EVERS AHM, B. C. Y GIBBONS, D. W. 1993. Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies. *Nature*, **365**: 335-337.
- PURVIS, A. Y HECTOR, A. 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature*, **405** (6783): 212-219.
- REID, W. V., MCNEELY, J. A., TUNSTALL, D. B. BRYANT, D. A., WINOGRAD, M. 1993. *Biodiversity Indicators for Policy-makers* WRI and IUCN, Washington DC.
- REYERS, B. VAN JAARVELD, A. S. Y KRÜGER, M. 2000. Complementarity as biodiversity indicator strategy. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, **267**: 505-513.
- RICKLEFS, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, **235**: 167-171.
- RICKLEFS, R. E. 1989. Speciation and diversity: the integration of local and regional processes. En *Speciation and its Consequences* (eds. D. OTTE Y J. A. ENDLER) pp. 599-622. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- ROMERO ALCARAZ, E. 1999. *Biodiversidad de Coleópteros (Insecta) en la Sierra de Baza (Granada, Sureste Ibérico): Composición y variabilidad de sus comunidades*. Universidad de Granada, Facultad de Ciencias. Tesis Doctoral. Inédita. 264 pp.
- ROUGON, D. Y ROUGON, Ch. 1991. Dung beetles of the Sahel Region. En: *Dung Beetles Ecology* (eds. I. HANSKI Y Y CAMBEFORT), pp.: 230-241. Princeton University Press, New Jersey, 481 pp.
- SEPKOSKI, J. J. Jr. 1991. Diversity in Phanerozoic oceans: a partisan review. En: *The Unity of Evolutionary Biology: Proceedings of the Fourth International Congress of Systematic and Evolutionary Biology* (2 vols.) (ed. E. C. DUDLEY), pp. 210-236. Dioscorides Press, Portland, Oregon.
- SEPKOSKI, J. J. Jr. 1992. Phylogenetic and ecologic patterns in the Phanerozoic history of marine biodiversity. En: *Systematics, Ecology and Biodiversity Crisis* (de. N. ELDRIDGE), pp. 77-100. Columbia University Press, New York.
- SMITH, P. G. R. Y TEBERGE, J. B. 1986. Evaluating biotic diversity in environmentally significant areas in the Northwest Territories of Canada. *Biological Conservation*, **36**: 1-18.
- SNEDECOR, G. W. Y COCHRAN, W. G. 1967. *Statistical Methods*. Iowa State University Press. Iowa.
- SOBERÓN, M. J. Y LLORENTE, B. J. 1992. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, **7** (3): 480-488.
- SOLBRIG, O. T. 1994. The complex structure of the taxonomic system. En: *Biodiversity and Terrestrial Ecosystems* (C.-PENG Y C. H. CHOU eds.). Institute of Botany, Academia Sinica, Monographs Series No 14, pp. 7-24. Taipei.
- STATSOFT, 1995. *STATISTICA* for Windows. Computer program manual. Tulsa, OK, Inc.
- SUGIHARA, G. 1981.  $S = c A^z$ ;  $z = 1/4$  a reply to Connor & MacCoy. *American Naturalist*, **117**: 790-793.
- VIROLAINEN, K. M., AHLROTH, P., HYVÄRINEN, E., KORKEAMÄKI, E., MATTILA, J., PAIVINEN, J., RINTALA, T., SKOMI, T. Y SUHONEN, J., 2000. Hotspots, indicator taxa, complementary and optimal networks of taiga. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, **267**: 1143-1147.
- WILLIAMS, P. H. 1993. Measuring mord diversity for choosing conservation areas, using taxonomic relatedness. En *International Symposium on Biodiversity and Conservation* (de. T-Y MOON), pp. 194-227. Manus. Col. ISBC KEI. Korean Entomological Institute, Seoul
- WILLIAMS, P. H. Y GASTON, K. J. 1994. Measuring more of biodiversity: can higher taxon richness predict wholesale species richness?. *Biological Conservation*, **67**: 211-217.
- WILLIAMS, P. H. Y HUMPHRIES, C. J. 1996. Comparing character diversity among biotas. En: *Biodiversity. A Biology of Numbers and Difference*. GASTON, K. J. (ed.), pp.: 54-76. Blackwell Science Ltd. Oxford. 395 pp.
- WILLIAMS, P. H., GASTON, K. J. Y HUMPHRIES, C. J. 1994a. Do conservationists and molecular biologists value differences between organisms in the same way? *Biodiversity Letters*, **2**: 67-78.
- WILLIAMS, P. H., HUMPHRIES, C. J. Y VANE-WRIGHT, R.I. 1994b. Centres of seed-plant diversity: the family way. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, **256**: 67-70.