

# ECOLOGÍA GEOGRÁFICA Y MACROECOLOGÍA

Héctor T. Arita y Pilar Rodríguez

Aunque existen muchas definiciones de ecología, el concepto de Andrewartha y Birch (1954) de la ecología como la ciencia dedicada al estudio de la distribución y abundancia de los organismos ha mantenido su validez por más de 45 años. Tradicionalmente los estudios ecológicos se limitaron a escalas espaciales y temporales pequeñas, analizando procesos en 'tiempo ecológico', para distinguirlos de los análisis de patrones a escalas grandes, que suceden en 'tiempo evolutivo' y que por mucho tiempo fueron el territorio exclusivo de la biogeografía. Sin embargo, desde los inicios de la ecología como ciencia aparecieron estudios encaminados a la comprensión de los patrones de distribución y abundancia de los organismos no sólo a la escala local, sino al nivel de regiones o continentes.

En los últimos años se ha demostrado que algunas preguntas ecológicas pueden tener gran relevancia aun a escalas grandes de tiempo y espacio (Fig. 1). De esta manera surgieron líneas de investigación comprendidas dentro de lo que se ha denominado biogeografía ecológica o ecología geográfica (MacArthur y Wilson, 1967; MacArthur, 1972). Dentro de esta disciplina se pueden distinguir dos tipos principales de investigaciones: las encaminadas a dilucidar los factores que determinan la distribución geográfica de especies particulares, análogas a los estudios de ecología de poblaciones (Rapoport, 1975, 1982; Gaston, 1990; Brown *et al.*, 1996) y aquellas dirigidas al análisis de los patrones de ensamblaje de especies a escalas geográficas, análogas a los estudios de ecología de comunidades (Ricklefs y Schluter, 1993; Edwards *et al.*, 1994; Brown, 1995; Rosenzweig, 1995). Más particularmente, un programa de investigación denominado macroecología aplica el concepto de repartición de recursos, surgido de la ecología de comunidades clásica, para explicar patrones de composición y estructura de conjuntos de especies a escalas regional y continental (Brown y Maurer, 1989; Brown, 1995).

Este capítulo es una revisión de los conceptos relacionados con la ecología geográfica y la macroecología. Para poner en contexto estas disciplinas se revisa la historia de los estudios ecológicos a gran escala y se analizan sus relaciones con otras ramas de la ciencia, tales como las biogeografías clásica e histórica, la ecología de poblaciones y la de comunidades, la paleobiología y la biología de la conservación. También se discuten algunas particularidades metodológicas que distinguen a la ecología geográfica y a la macroecología de otros programas de investigación y se exploran las aplicaciones de los estudios ecológicos a gran escala en la conservación de la diversidad biológica. Cabe aclarar que el uso que se da en ecología al concepto de 'escala grande' se refiere a grandes regiones y no a resoluciones finas en mapas, como se usa en geografía (ver por ejemplo Ricklefs y Schluter, 1993; Edwards *et al.*, 1994). Asimismo, es conveniente mencionar que la nomenclatura ecológica para conjuntos de especies no está muy bien definida, pero generalmente se considera que los conjuntos de especies a escalas regionales y continentales no son comunidades auténticas en el sentido ecológico de la palabra (ver discusión en Fauth *et al.*, 1996). En este capítulo usaremos la palabra 'comunidad' para grupos de especies que interactúan ecológicamente al nivel local y llamaremos 'ensambles' a los conjuntos de especies que existen al nivel regional y continental y que son el sujeto de estudio de la ecología geográfica y la macroecología.

quedó bien establecida desde 1972, cuando Robert MacArthur publicó su última obra, *Geographical ecology*. Como introducción al libro, MacArthur resume su filosofía de la ciencia: "Practicar la ciencia consiste en buscar patrones que se repiten y no simplemente en acumular hechos; y practicar la ciencia de la ecología geográfica consiste en buscar patrones de la vida de las plantas y animales que puedan ser dibujados en un mapa."

Como veremos en este capítulo, la historia de la ecología geográfica en el último cuarto de siglo ha sido complicada (Kingsland, 1985; Quammen, 1997), pero la idea central de MacArthur permanece incólume: muchos aspectos de la distribución de las plantas y animales y de los conjuntos de especies pueden entenderse a través del análisis de procesos ecológicos (Brown, 1999). Entre los temas favoritos de MacArthur, plasmados en su libro póstumo, se encuentran: (1) el análisis de los factores que determinan la distribución de especies individuales, (2) la diversidad y composición de ensambles de especies en islas, y (3) la distribución geográfica de la diversidad biológica.

## El área de distribución de las especies

La distribución geográfica de las especies y los factores que la determinan han sido el sujeto de numerosos estudios ecológicos (ver revisión de Brown *et al.*, 1996). Los primeros estudios en este sentido generalmente eran aplicados a comprender la distribución de especies de importancia comercial o a prevenir las invasiones de plagas o especies exóticas (ver ejemplos en Andrewartha y Birch, 1954; Krebs, 1993). Posteriormente aparecieron estudios en los que se analizó la distribución de las especies desde un punto de vista más ecológico, y la primera generalización que se propuso fue que, para el caso del hemisferio norte, los límites septentrionales de la distribución de las especies estaban determinados por factores climáticos, mientras que los límites hacia el sur dependían más de las interacciones ecológicas con otras especies (Dobzhansky, 1950; MacArthur, 1972). Por ejemplo, MacArthur citó el caso del 'saguaro' (*Carnegiea gigantea*), el típico

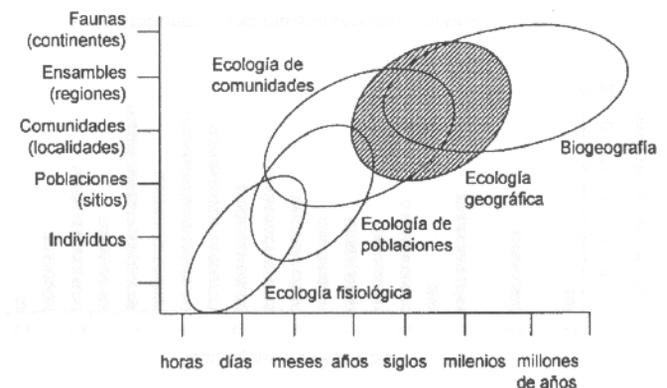


Fig. 1. Ámbito de acción aproximado de algunas disciplinas en las escalas temporales, espaciales y de nivel de organización biológica. Las escalas son aproximadas y corresponden al caso de poblaciones, comunidades y ensambles de vertebrados. Para otros organismos las escalas podrían variar.

## La ecología a escala geográfica

La idea que la teoría ecológica tiene mucho que decir en el estudio de los patrones de distribución de la diversidad biológica a gran escala

cacto columnar de los desiertos de Arizona, en los Estados Unidos. El límite norte y noreste de la distribución del saguaro coincide con los sitios en los que no hay heladas por más de un día. La planta aparentemente es incapaz de resistir condiciones de congelamiento por más de dos días consecutivos. En otro ejemplo de este tipo, McNab (1973) mostró que se podían predecir los límites septentrional (en el norte de México) y austral (en América del Sur) de la distribución del vampiro común (*Desmodus rotundus*) con base en la temperatura mínima anual de los sitios. El razonamiento de McNab era que existía una temperatura mínima por debajo de la cual los vampiros eran incapaces de mantener el equilibrio energético en sus refugios, que en latitudes extremas de su distribución son cuevas templadas o frías.

La idea que las áreas de distribución de las especies pueden predecirse con base en datos climáticos sigue analizándose en estudios ecológicos modernos (Root, 1988; Repaski, 1991). Una variante es asociar la distribución de especies animales con la disponibilidad de ciertos hábitats, considerados adecuados para la especie en cuestión. De esta manera, y aprovechando la tecnología de los sistemas de información geográfica, es posible producir modelos predictivos sobre los patrones de distribución de las especies (Scott *et al.*, 1996). Por ejemplo, usando datos de rastreo y de calidad de hábitat, Mladenoff *et al.* (1995) produjeron un modelo para definir los sitios con hábitats adecuados para el lobo gris (*Canis lupus*) en el norte de los Estados Unidos.

Los estudios citados están enfocados a la comprensión de los factores que determinan la existencia de especies particulares en un sitio dado. En otro tipo de investigaciones, el área de distribución en sí es el sujeto de estudio. Rapoport (1975, 1982) realizó estudios pioneros en este sentido y acuñó el término 'areografía' para definir el estudio de la forma, tamaño, localización y estructura interna de las áreas de distribución de las plantas y los animales. A partir de estudios con este enfoque, han surgido algunas generalizaciones (Lawton *et al.*, 1994; Brown, 1995; Brown *et al.*, 1996), que se describen en los siguientes párrafos.

En primer lugar, se ha mostrado que los histogramas de las áreas de distribución para faunas regionales o continentales muestran una forma de 'curva hueca', con muchas especies con áreas de distribución restringida y muy pocas especies con distribuciones muy amplias (Fig. 2) (Rapoport,

1975, 1982; Anderson, 1985; Brown, 1995; Gaston, 1996). Este patrón implica que, para un conjunto dado de especies, muchas de ellas serán consideradas 'raras' en el sentido de tener un área de distribución restringida (Gaston, 1994). En el caso de México, las especies tienen áreas de distribución particularmente pequeñas, con porcentajes altos de especies endémicas (Ceballos y Brown, 1995; Arita *et al.*, 1997; Ceballos *et al.*, 1998), lo que tiene implicaciones importantes para la conservación.

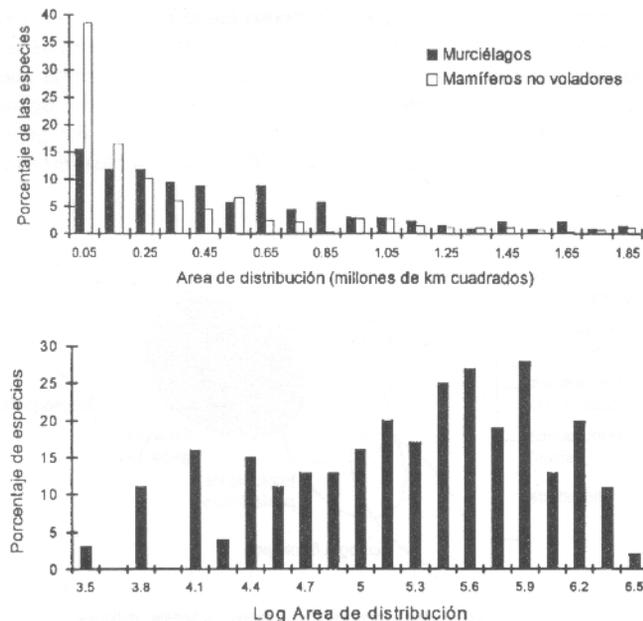
Otro patrón generalizado es la llamada 'regla o efecto de Rapoport', la tendencia de las especies tropicales a tener áreas de distribución más pequeñas que las de zonas templadas (Rapoport, 1975, 1982; Stevens, 1989). El patrón, de ser válido, podría deberse a dos tipos de procesos (Brown *et al.*, 1996): (1) una mayor capacidad de dispersión de las especies de zonas templadas, aunada a una mayor tasa de extinción en las especies de talla mayor en zonas tropicales, y (2) la existencia de nichos ecogeográficos más estrechos en las zonas tropicales. El patrón también podría explicar uno de los enigmas más antiguos en la ecología geográfica y la biogeografía: ¿por qué hay más especies en las zonas tropicales que en las templadas? (Stevens, 1989). Aunque se han encontrado patrones que sugieren la validez de la regla de Rapoport para varios grupos de plantas y animales, también se han encontrado muchas excepciones (ver revisión de Gaston *et al.*, 1998, en que se analizan los resultados de 37 publicaciones sobre el tema). Rhode (1996) concluyó que la regla de Rapoport es un fenómeno aplicable únicamente a ciertas regiones (por ejemplo la Paleártica y la Neártica) y a ciertos taxones (principalmente vertebrados), y que su validez es cuestionable para otros sitios (por ejemplo Australia) y organismos (por ejemplo, animales marinos). Aunque Gaston *et al.* (1998) han sugerido que ya es tiempo de dar por muerta la regla, el debate continúa, y el desarrollo de nuevos modelos nulos (ver más adelante la definición de este término) puede darnos datos valiosos para examinar la validez de este patrón (Colwell y Hurtt, 1994).

Existen otros patrones generalizados relacionados con el área de distribución de las especies, que presentaremos en otra sección de este capítulo. Por ejemplo, un debate actual es la relación que existe entre el área de distribución y la densidad local, y entre la distribución y el tamaño corporal (Brown, 1995). Otro aspecto de interés reciente es el efecto de la historia geológica y filogenética sobre los atributos de las áreas de distribución (Brooks y McLennan, 1991; Fjeldsa, 1994). La areografía y las aplicaciones de la ecología en la descripción y comprensión de los patrones de distribución geográfica de las especies son campos muy activos que están generando debates de gran interés en la biogeografía moderna.

### Los conjuntos de especies a nivel geográfico

Una de las preguntas centrales en ecología de comunidades es ¿cómo se ensamblan los conjuntos de especies que observamos en la naturaleza? Hace más de 65 años, el ecólogo inglés Charles Elton (1932) planteó esta pregunta en términos de su concepto de membresía limitada: de todas las especies de plantas o animales que potencialmente pueden estar presentes en un sitio dado, solo una fracción de ellas realmente lo hace; por lo tanto deben existir mecanismos selectivos que limitan la presencia de ciertas especies en ciertos lugares. A pesar de que la ecología de comunidades ha avanzado mucho en los últimos 60 años y se han desarrollado métodos analíticos muy especializados, la pregunta central sigue siendo la misma que planteó Elton hace tanto tiempo: ¿qué mecanismos determinan la existencia de los patrones de membresía limitada que observamos en las comunidades ecológicas?

En términos más modernos, la idea de Elton de una membresía limitada se puede explicar con el esquema de la figura 3, que muestra la relación teórica que existe entre una fauna regional y una comunidad local (Ricklefs y Schluter, 1993). Obviamente las faunas regionales se construyen con la totalidad de las especies de las respectivas comunidades locales, pero también podemos entender la relación entre las dos escalas suponiendo que las comunidades locales son subconjuntos (aleatorios o no) de los conjuntos regionales de especies. En este con-



**Fig. 2.** Histogramas de las áreas de distribución de los mamíferos en México. La distribución de frecuencias en escala natural (arriba) es una 'curva hueca', mostrando que la mayoría de las especies tienen distribuciones restringidas. En escala logarítmica la curva teórica es una distribución normal, que en este caso está truncada por haber usado un límite superior artificial (el tamaño de México).

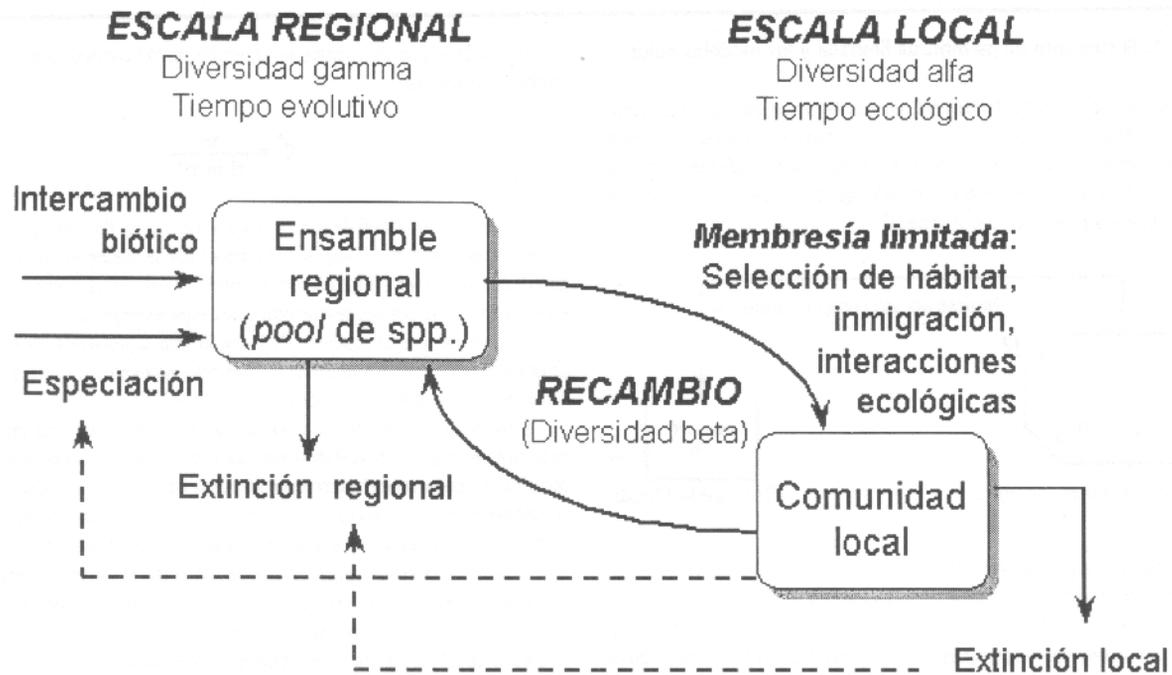


Fig. 3. Relación entre los procesos y patrones regionales y locales que determinan la composición y diversidad de las comunidades y ensambles de especies.

texto, la idea de la membresía limitada implicaría que existen mecanismos reales que determinan cuáles de las especies presentes en una región (el *pool* de especies) forman parte realmente de una comunidad local dada (Recuadro 1).

Las herramientas analíticas que nos permiten decidir si existe un proceso de membresía limitada o no se desarrollaron a través de uno de los debates más acalorados, y al mismo tiempo más fructíferos, de la historia de la ecología. La discusión se centró sobre la idea de que la competencia entre las especies es la fuerza más importante que determina la estructura de las comunidades ecológicas. Este concepto se desarrolló por la llamada escuela macarthuriana, que en realidad tiene sus orígenes en las ideas de George E. Hutchinson, el mentor de Robert MacArthur. A mediados de los años 50s, mientras visitaba el santuario de Santa Rosalía, en Italia, Hutchinson observó que en una pequeña pila de agua se encontraban individuos de dos especies de escarabajos en aparente coexistencia. A raíz de esa observación, Hutchinson, en un ensayo clásico llamado *Homenaje a Santa Rosalía, o ¿porqué existen tantos tipos de animales?* (Hutchinson, 1959) se planteó dos preguntas que determinarían el rumbo de la ecología para las siguientes décadas: ¿cómo pueden coexistir dos o más especies que son muy similares entre sí?, y como consecuencia de la anterior, ¿porqué hay tantas especies de animales (y en general de organismos)?

Para tratar de contestar las preguntas centrales de Hutchinson, Robert MacArthur y otros jóvenes ecólogos de los años 60s construirían toda una corriente conceptual para el estudio de las comunidades ecológicas. Para esta escuela, la competencia interespecífica era la fuerza principal que determina la estructura de las comunidades ecológicas. De acuerdo con la teoría, la *exclusión competitiva* (Gause, 1934) impediría la coexistencia de especies con requerimientos ecológicos similares y el desplazamiento de caracteres (W. L. Brown y Wilson, 1956) tendería a hacer que las especies parecidas divergieran morfológica y funcionalmente al coexistir. Ambos mecanismos determinarían, entonces, tanto la composición de especies como la estructura de las comunidades ecológicas.

Otra característica de la escuela macarthuriana era su énfasis en el desarrollo de modelos matemáticos, su predilección por el estudio de patrones a diferentes escalas espaciales y un fuerte sello estadístico en sus análisis. El método preferido era el de analizar un patrón para unas cuantas comunidades o ensambles de especies, desarrollar un modelo gene-

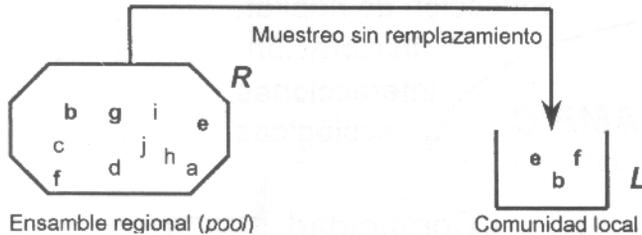
ral, casi siempre basado en la competencia como fuerza estructuradora, y revisar otros conjuntos de especies para verificar si se ajustaban o no a las predicciones del modelo. Esta visión metodológica y conceptual dominó el campo de la ecología hasta mediados de los años 70s.

Uno de los productos más trascendentes de la actividad del grupo macarthuriano en los 60s es la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson, 1963, 1967). La teoría pretende explicar en términos de la dinámica de las comunidades ecológicas el patrón bien conocido de que islas de mayor tamaño tienen faunas con mayor número de especies (Darlington, 1957). La teoría del equilibrio insular, como también se la llama, propone que el número de especies presentes en una isla resulta del equilibrio entre las tasas de inmigración (la llegada de nuevas especies a la isla) y de extinción (la desaparición de algunas de esas especies). Como consecuencia, el número de especies en una isla permanece constante y es función de dos características básicas de la isla: su tamaño, que determina la magnitud de la tasa de extinción (entre más grande es la isla, menor es la tasa de extinción de especies), y su distancia al continente, que fija la tasa de inmigración de nuevas especies (mientras más cerca está la isla del continente, mayor es la tasa de inmigración de especies nuevas). A pesar de que el número de especies permanece relativamente constante, siempre cerca del punto de equilibrio entre las tasas de extinción y de inmigración, la composición de especies se modifica constantemente como consecuencia del recambio de especies producido por la desaparición de algunas especies en la isla y la llegada de otras nuevas. La teoría de biogeografía de islas es un ejemplo de cómo la escuela macarthuriana intentó explicar patrones biogeográficos mediante la aplicación de modelos ecológicos, particularmente aquellos basados en la *dinámica de las comunidades ecológicas*.

Las aplicaciones de la filosofía macarthuriana al estudio de los conjuntos de especies a nivel geográfico quedaron plasmadas en los últimos capítulos de su obra póstuma, *Geographical ecology* (MacArthur, 1972). De acuerdo con MacArthur, el estudio estadístico de los patrones y el modelado ecológico basado en interacciones poblacionales puede dar respuestas concretas a preguntas biogeográficas. Después del fallecimiento de MacArthur, se editó un libro en su honor en que se recopilaron contribuciones de sus principales colaboradores (Cody y Diamond, 1975). El libro, titulado *Ecology and evolution of communities*, se convirtió en un clásico y en la culminación de la edad de oro de la ecología al estilo macarthuriano.

### Rec. 1. El concepto de membresía limitada y los modelos nulos

De todas las especies que potencialmente pueden vivir en un sitio, solo unas cuantas existen realmente ahí. Existe por tanto un proceso de membresía limitada que limita el número de especies que se pueden encontrar en un lugar dado. Podemos imaginar la comunidad local ( $L$ ) como una muestra de especies generada a partir de un *pool* más amplio, que es el ensamble o conjunto regional ( $R$ ):



Supongamos que un investigador descubre que, de las diez especies presentes en un *pool* (ver esquema arriba), cuatro presentan alguna característica particular, digamos que tienen mayor capacidad de dispersión (las especies b, e, f y g). El investigador observa también que las tres especies presentes en la comunidad local pertenecen al grupo de las especies con mayor capacidad de dispersión. Este patrón parece muy claro, pero el investigador desea demostrarlo estadísticamente, por lo que construye el siguiente modelo nulo:

Entre los temas más relevantes relacionados con la ecología geográfica que están incluidos en el libro destaca el concepto de las reglas de ensamblaje de las comunidades ecológicas. Diamond (1975) analizó la composición de especies de las faunas de aves de las islas del archipiélago de Bismarck, al noreste de la isla de Nueva Guinea, y encontró patrones que parecían demostrar un efecto determinante de la competencia sobre la manera en que se estructuraban los ensambles de especies en cada isla. Por ejemplo, Diamond encontró un patrón complementario de distribución (*checkerboard distribution*) para las palomas cucú del género *Macropygia*: en 14 de las 33 islas consideradas en el estudio se encontró exclusivamente la especie *M. mackinlayi*, en seis solo *M. nigrirostris* y en las 13 restantes no se halló ninguna de las dos especies. Ninguna de las islas contuvo poblaciones de las dos especies. Como aparentemente todas las islas presentan ambientes propicios para cualquiera de las dos palomas, los datos de Diamond sugieren que la competencia, a través de un proceso de exclusión, impide su coexistencia, debido a que son especies muy semejantes en morfología y ecología.

Además del patrón complementario, Diamond (1975) describió otros arreglos basados en el tamaño corporal, las preferencias de hábitat, la capacidad de dispersión y la dieta y propuso varias 'reglas de ensamblaje' que aparentemente determinaban arreglos no aleatorios de especies en la composición de las comunidades locales. Estas reglas de ensamblaje estaban basadas en el principio de exclusión competitiva de Gause (1934): las especies con requerimientos ecológicos parecidos no pueden existir al mismo tiempo en el mismo sitio.

En el mismo volumen dedicado a MacArthur, Brown (1975) presentó una síntesis de los resultados de sus investigaciones sobre la composición de varias comunidades de roedores de los desiertos del *Great Basin* y de Sonora. Brown propuso que en estas comunidades el desplazamiento de caracteres (la tendencia de especies competidoras a divergir morfológicamente, W. L. Brown y Wilson, 1956) había forjado grupos de especies diferentes respecto a forma y función, y en cuanto a tamaño. En una comunidad del *Great Basin*, por ejemplo, existen dos especies cuadrúpedas, una pequeña (el ratón espinoso *Perognathus longimembris*, 7.1 g) y una de tamaño intermedio (el ratón *Peromyscus maniculatus*, 18.1 g) y tres especies bípedas, una pequeña (el ratón sal-

A partir de un *pool* de  $n$  objetos, el número de posibles combinaciones o arreglos en grupos de  $r$  objetos es:

$$C^r = \frac{n!}{r!(n-r)!}$$

Donde  $n!$  es el factorial de  $n$ ,  $n! = 1 \times 2 \times 3 \times \dots \times n$ . Por tanto, para calcular el número de posibles comunidades de tres especies que se pueden formar a partir de un *pool* de diez,  $n = 10$  y  $r = 3$  y el número de arreglos es 120. De igual forma, para calcular el número de formas posibles de acomodar cuatro especies en grupos de tres,  $n = 4$  y  $r = 3$ , y el número de arreglos posibles es de 4. Por lo tanto, la probabilidad de que todas las especies de una comunidad de tres provengan del subconjunto de cuatro especies que tienen mayor capacidad de dispersión es  $P = 4/120 = 1/30 = 0.033$ .

El investigador puede concluir que sólo uno de cada treinta arreglos aleatorios presentaría tantas especies con alta capacidad de dispersión como la comunidad observada. La probabilidad (0.033) es demasiado baja como aceptar que se trata de un proceso al azar, por lo que se concluye que existe un proceso de membresía limitada: las especies con mayor capacidad de dispersión tienen mayor probabilidad de pertenecer a la comunidad local.

Nótese que es posible llegar al mismo resultado con el siguiente razonamiento: la probabilidad de escoger una especie con alta capacidad de dispersión a partir del *pool* es de  $4/10$ . Una vez hecho esto, la probabilidad de escoger una segunda especie con esta característica es de  $3/9$ . Para una tercera especie, la probabilidad es de  $2/8$ . Por tanto, la probabilidad de que al escoger tres especies al azar (sin remplazamiento) las tres tengan alta capacidad de dispersión es  $P = 4/10 \times 3/9 \times 2/8 = 2/5 \times 1/3 \times 1/4 = 1/30$ , que es el mismo resultado obtenido usando combinaciones.

tador *Microdipodops pallidus*, 12.5 g), una de tamaño intermedio (la rata canguro *Dipodomys merriami*, 37.6 g) y una grande (la rata canguro *Dipodomys deserti*, 101 g). Implícitamente, Brown (1975) invocaba un proceso de membresía limitada *sensu* Elton (1932): de todas las especies de roedores de los desiertos de América del Norte, sólo estas cinco especies, diferentes en hábitos y tamaños, podían coexistir en la comunidad del *Great-Basin*.

El volumen dedicado a MacArthur también incluyó un capítulo en el que se analizaban algunas aplicaciones de la teoría de biogeografía de islas al diseño de áreas protegidas para la conservación de las especies (Wilson y Willis, 1975). Este capítulo, junto con un ensayo publicado casi al mismo tiempo por Diamond y May (1976), mostraba un horizonte amplísimo de recomendaciones específicas en cuanto al número, tamaño, forma, localización y estructura de las reservas ecológicas. Una de las recomendaciones era, por ejemplo, que dada un área fija disponible para protección ecológica, es preferible establecer una reserva grande que dos o más de tamaño más pequeño, pero cuya área total fuera equivalente a la reserva grande. El razonamiento implícito en este precepto de conservación era que las reservas ecológicas funcionarían en la práctica como islas: porciones de hábitat adecuado para las especies rodeadas por un 'mar' de ambientes inhóspitos. De acuerdo con el modelo de equilibrio insular, una reserva de tamaño grande podría contener más especies que varias de tamaño pequeño (Willis y Wilson, 1975).

Los tres temas mencionados aquí que fueron incluidos en el volumen en honor de MacArthur, es decir las reglas de ensamblaje de Diamond, los patrones observados por Brown para los roedores del desierto y las aplicaciones de la biogeografía de islas, parecían demostrar sin sombra de duda la validez de la filosofía macarthuriana. Estos ejemplos, junto con muchos otros presentados en el mismo volumen, mostraban que el mundo real parecía estar organizado, después de todo, por procesos locales ecológicos que determinaban la composición y estructura de los conjuntos de especies a varias escalas.

A finales de la década de los 70s surgió, sin embargo, una corriente crítica que puso en tela de juicio muchas de las ideas propuestas por la escuela macarthuriana (Strong *et al.*, 1984). Esta corriente estuvo liderada por Daniel Simberloff, ex estudiante de Edward O. Wilson, uno de los

inventores de la teoría de biogeografía de islas. De hecho, la tesis doctoral de Simberloff había sido un estudio experimental en el que se demostraba la validez de algunas de las predicciones de la teoría en el caso de comunidades de artrópodos en islas de mangle de la Florida (Simberloff, 1974, 1976). En una rápida sucesión de artículos de revisión, Simberloff y sus asociados reanalizaron los datos originales de varios miembros de la escuela de MacArthur y cuestionaron, entre otros asuntos, la validez de algunas predicciones de la biogeografía de islas, en particular de aquellas relacionadas con el diseño de reservas ecológicas (Simberloff y Abele, 1976), de las reglas de ensamblaje de Diamond (Connor y Simberloff, 1979), de la existencia del desplazamiento de caracteres al nivel de la comunidad (Strong *et al.*, 1979) y de las conclusiones del trabajo de Brown con los roedores del desierto (Simberloff y Boecklen, 1981).

La crítica fundamental de Simberloff y sus colegas a los estudios anteriores era que los patrones habían sido examinados sin un adecuado análisis estadístico. La escuela crítica proponía que sólo a través de poner a prueba hipótesis nulas claramente establecidas, y de utilizar las herramientas matemáticas adecuadas era posible demostrar la validez de las afirmaciones que se habían hecho sobre la composición y estructura de las comunidades. Surgió entonces la idea explícita de usar modelos 'nulos' o 'neutrales' en la ecología de comunidades y en la ecología geográfica (ver revisiones en Harvey *et al.*, 1983; Gottelli y Graves, 1996). Un modelo nulo consiste en comparar una o varias comunidades o ensambles de especies contra el conjunto de todas las posibles combinaciones de especies que se pueden formar a partir de un *pool*. Si al usar algún criterio de composición o de estructura es posible mostrar una desviación estadísticamente significativa de la comunidad en estudio del patrón general, entonces (y sólo entonces) se puede especular sobre los posibles mecanismos que dieron origen a ese patrón definido (Recuadro 1).

Connor y Simberloff (1979), por ejemplo, mostraron que el patrón complementario de las palomas *Macropygia* de Diamond (1975) realmente se desviaba de los patrones esperados al azar, pero remarcaron el hecho de que ese par de especies es sólo uno de los miles de posibles pares de especies. El hecho de que un par en particular de entre miles muestre un patrón complementario no es sorprendente, estadísticamente hablando. Diamond, de acuerdo con Connor y Simberloff (1979), no podía haber afirmado que la competencia era un factor importante en la estructuración de las faunas de las islas Bismarck a partir de un solo caso de distribución complementaria. En forma similar, Simberloff y Boecklen (1981) usaron un estadístico particular; la prueba de Barton y David, para analizar críticamente los datos que según Hutchinson (1959) y Brown (1975) mostraban evidencias del efecto del desplazamiento de caracteres en la estructuración morfológica de las comunidades locales y los ensambles de especies continentales. En el caso de los datos de los roedores del desierto, se demostró que en varias comunidades no era posible sustentar en términos estadísticos las afirmaciones de Brown, pero en algunos de ellos (como la comunidad del desierto de Sonora), sí existía un patrón en el que el espaciamiento morfológico observado difería significativamente de lo que se esperaría al azar.

De igual manera, Simberloff y Abele (1976) criticaron algunas de las recomendaciones derivadas de la biogeografía de islas para el diseño de reservas ecológicas, argumentando que las predicciones de la teoría no eran suficientes como para proporcionar recomendaciones tan específicas como las planteadas por Willis y Wilson (1975). En contra de la recomendación de favorecer una sola reserva grande en vez de varias pequeñas, Simberloff y Abele demostraron que bajo ciertas condiciones era preferible contar con varias reservas pequeñas, ya que el conjunto de ellas podría contener más especies que la reserva grande (Recuadro 2). Además, el hecho de contar con dos reservas disminuiría el efecto de desastres naturales, como incendios e inundaciones y evitaría la propagación de plagas que pudieran amenazar la subsistencia de algunas de las especies. Estas críticas dieron origen a la llamada controversia SLOSS (*Single Large Or Several Small*), que generó gran cantidad de publicaciones en pro de una postura o de la otra (ver revisión de Soulé y Simberloff, 1986). Además de esta controversia se

produjeron otras relacionadas con las aplicaciones de la biogeografía de islas en la conservación biológica. Finalmente, dos de los representantes más notables de las posturas opuestas accedieron a reunirse para discutir los puntos de desacuerdo y produjeron un artículo (Soulé y Simberloff, 1986) que dio por terminada la controversia SLOSS, ya que concluyó que la teoría de biogeografía de islas es neutral respecto a este problema y que para llegar a una recomendación específica es necesario contar con datos adicionales que la teoría no puede proporcionar (ver también Higgs y Usher, 1980).

La irrupción de Simberloff y sus colaboradores generó un debate que en ocasiones cayó en lo irracional, con ataques personales difícilmente entendibles en un ambiente académico. Sin embargo, generó también una abundante y profunda discusión académica que sentó las bases de la ecología geográfica actual. Otro aspecto positivo de la controversia fue la incorporación de métodos estadísticos más rigurosos en la ecología de comunidades. Por ejemplo, como respuesta a Connor y Simberloff (1979), Diamond y Michael Gilpin desarrollaron modelos nulos especializados que mostraron que sus datos de las aves del archipiélago Bismarck sí mostraban el efecto de la competencia, aunque efectivamente no en todos los casos (Diamond y Gilpin, 1982; Gilpin y Diamond, 1982). Igualmente, Bowers y Brown (1982) analizaron los datos de Brown de los roedores del desierto usando modelos nulos y encontraron patrones que mostraron una tendencia estadísticamente significativa de especies de tamaños semejantes de no existir en los mismos sitios.

Las contribuciones de Simberloff también ayudaron a mostrar una actitud más cautelosa respecto a la aplicación de la ecología geográfica a problemas concretos. Por ejemplo, a raíz de la crítica de Simberloff y Abele (1976) a las propuestas de diseño de reservas ecológicas basadas en la teoría de biogeografía de islas, se generó una serie de artículos en los que se esgrimieron argumentos cada vez más elaborados en pro o en contra de tales aplicaciones (ver sección final de este capítulo y la revisión de Soulé y Simberloff, 1986).

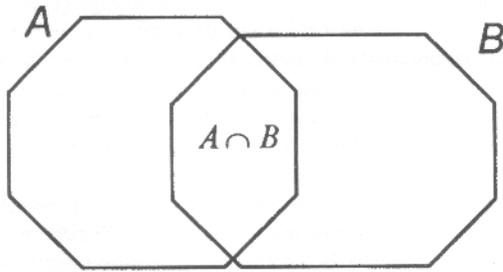
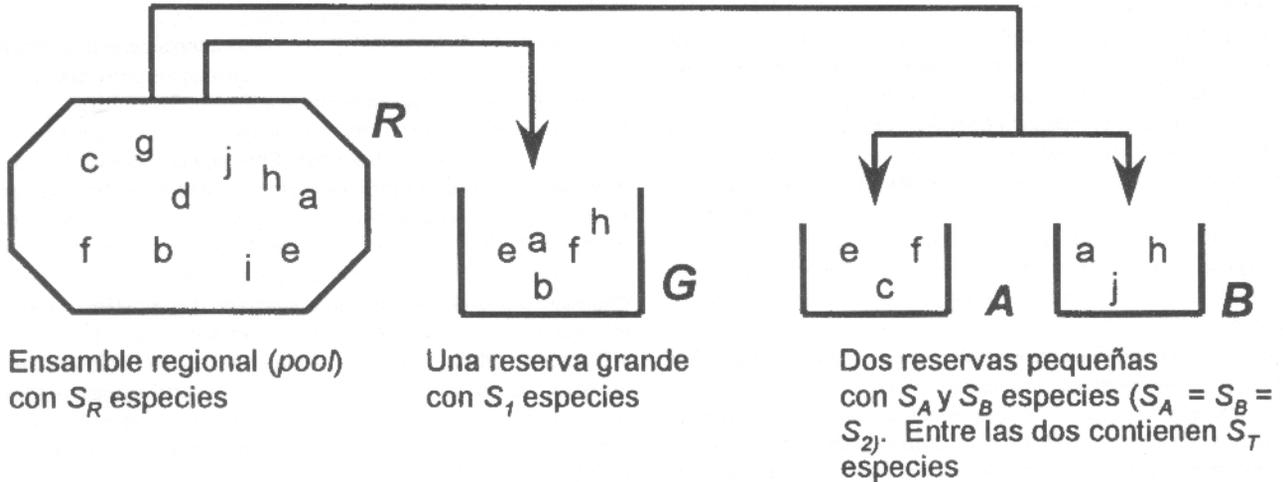
Otro resultado de las controversias propiciadas por las críticas de Simberloff fue la demostración de que, si bien en muchas publicaciones se había exagerado el efecto de la competencia, existían casos concretos en los que tal efecto resultaba inobjetable, ya que los datos superaban una batería de pruebas estadísticas rigurosas. De hecho, recientemente el propio Simberloff y sus colaboradores han publicado una serie de artículos en los que se muestra estadísticamente la importancia de la competencia en la estructuración de las faunas y las comunidades (ver revisión de Dayan y Simberloff, 1998 y otros artículos citados ahí).

Un ejemplo concreto del efecto positivo de la controversia generada por los modelos nulos es el planteamiento moderno y más riguroso de la idea original de Diamond (1975) sobre las reglas de ensamblaje (Belyea y Lancaster, 1999). Por ejemplo, la regla de ensamblaje de Fox (1989), que predice estructuras particulares en la distribución de especies entre grupos funcionales dentro de las comunidades locales o ensambles regionales, está basada en un modelo nulo explícito que permite el análisis estadístico de datos reales. Aunque existen críticas válidas al método de Fox (Stone *et al.*, 1996), su regla de ensamblaje ha sido exitosamente aplicada para explicar los patrones presentes en las comunidades de pequeños marsupiales de Australia (Fox, 1989), musarañas de América del Norte (Fox y Kirkland, 1992) y roedores del desierto de Norteamérica (Fox y Brown, 1993).

Otra consecuencia de las propuestas macarthurianas y de la controversia generada por los modelos nulos fue la corroboración de la idea de que la composición y estructura de las comunidades locales no puede ser completamente entendida si no se toma en cuenta la relación con los ensambles regionales y, por tanto, con la historia evolutiva de los grupos de especies (Brooks, 1985; Ricklefs, 1987; Brooks y McLennan, 1991; Ricklefs y Schluter, 1993). También se ha entendido que las interacciones ecológicas locales en algunos casos determinan las características de los ensambles regionales de especies, los cuales por mucho tiempo se consideraron un producto único de procesos macroevolutivos. Una disciplina

## Rec. 2. ¿Cómo dos reservas pequeñas pueden tener más especies que una grande?

La controversia SLOSS (*Single Large Or Several Small*) se puede plantear así: Dada una cantidad de terreno destinado a la conservación, ¿conviene más establecer una reserva grande o dos de la mitad del área cada una? Uno de los argumentos que se manejaron fue el número de especies que potencialmente podían tener los dos arreglos, de acuerdo con la teoría de biogeografía de islas. Ambos casos se pueden representar usando un diagrama como el del Recuadro 1. Los conjuntos de especies en una reserva grande o en dos pequeñas se derivan de un *pool* regional de especies:



A partir de la biogeografía de islas sabemos que

$$S = k A^z$$

donde  $S$  es el número de especies en una isla,  $A$  es el área y  $k$  y  $z$  son constantes cuyo valor depende del archipiélago en el que se realiza el estudio. Como

$$S_1 = k A_1^z$$

$$S_2 = k A_2^z$$

$$A_1 = 2 A_2$$

y ya que el valor teórico de  $z$  es de 0.263, se puede mostrar que la reserva grande (con el doble de área), contendrá 1.2 veces más especies que cada una de las reservas chicas:

$$S_2 = S_1 / 1.2$$

Por teoría de conjuntos se puede mostrar que:

$$\begin{aligned} S_T &= S_{A \cup B} = S_A + S_B - S_{A \cap B} \\ &= 2 S_2 - S_{A \cap B} \\ &= 2 S_2 - S_2^2 / S_p \end{aligned}$$

Para que la reserva grande tenga igual número de especies que el conjunto de las dos pequeñas, se debe cumplir que:

$$S_1 = S_T = 2 S_2 - (S_2^2 / S_p)$$

y, substituyendo valores:

$$S_1 / S_p = 0.96$$

lo que significa que si la reserva grande contiene 96% o menos de las especies del *pool* regional, las dos reservas pequeñas en conjunto contendrán más especies, todo esto suponiendo una distribución aleatoria de las especies entre los sitios.

En conclusión, en la mayoría de los casos, dos reservas pequeñas podrán contener más especies que una reserva grande de tamaño equivalente. Esto por supuesto es un modelo nulo que no toma en cuenta las interacciones ecológicas y otros factores bióticos y abióticos. Esta deducción fue presentada originalmente por Simberloff y Abele (1976).

surgida de la discusión sobre la relación entre los procesos locales y los regionales es la macroecología (Brown, 1995), que se discute en la siguiente sección y que se puede definir en términos muy generales como una ecología de comunidades extendida a escalas espaciales grandes.

Se puede concluir, después de revisar la historia de la ecología geográfica, que esta disciplina, después de pasar por un periodo de crisis y de revisión crítica de sus conceptos y metodologías, ha entrado en una

fase moderna en la que, con renovados bríos, se están planteando preguntas interesantes que tienen la bondad de que pueden someterse a pruebas estadísticas rigurosas. El interés actual por el estudio y la conservación de la biodiversidad ha estimulado el desarrollo de estudios ecológicos a gran escala, y la adición de preguntas con tinte histórico y filogenético seguramente contribuirá a una mayor rigurosidad y al planteamiento de cuestiones aún más profundas.

## La macroecología

El término macroecología fue acuñado por Brown y Maurer (1989) para referirse a un programa de investigación sobre los patrones de organización de los ensambles de especies a los niveles regional y continental. Recientemente, Brown (1995) sintetizó los preceptos teóricos y los principales resultados de esta línea de investigación emergente. En unos pocos años la macroecología se ha convertido en una disciplina con estructura y objetivos propios y con un número cada vez mayor de ecólogos que se identifican con sus líneas de trabajo y sus propuestas metodológicas (Blackburn y Gaston, 1998; Ruggiero y Lawton, 1998; Marquet y Cofré, 1999).

La macroecología es el estudio de la repartición del alimento y el espacio entre las especies a grandes escalas espaciales (Brown y Maurer, 1989; Brown, 1995). Su objeto de estudio son los ensambles de especies a diferentes escalas, desde la local hasta la mundial, pasando por la regional y la continental. Las unidades de estudio generalmente son las especies, y las variables son atributos de éstas, tales como área de distribución, densidad poblacional y masa corporal. Con las herramientas macroecológicas también se pueden analizar atributos de los ensambles de especies, tales como riqueza de especies (número de especies presentes en un sitio dado), diversidad de especies y diversidad ecológica. Asimismo, es posible analizar los cambios en la composición y estructura de estos ensambles a diferentes escalas y diferentes sitios, permitiendo el análisis de patrones tales como la diversidad beta, los patrones de anidamiento de especies y la similitud entre sitios.

La macroecología en esencia es una disciplina observacional y no experimental (Brown, 1995; Blackburn y Gaston, 1998, ver discusión más adelante). El método más usado para contestar preguntas macroecológicas es el análisis de patrones repetitivos relacionados con algún atributo de las especies o de los ensambles de especies. Entre estos patrones se encuentran, por ejemplo, la distribución log-normal de las masas corporales de las especies en ensambles continentales, la distribución log-normal de las áreas de distribución de las especies, la correlación positiva (en la mayoría de los casos) entre la densidad local y el área de distribución y la correlación negativa entre la densidad local y el tamaño de los organismos.

**Un ejemplo: La distribución del tamaño corporal.** El estudio de los patrones de distribución de la masa corporal entre los organismos a diferentes escalas es un buen ejemplo para definir el ámbito de acción de la macroecología e ilustrar los métodos que se usan en el análisis de los patrones a gran escala. La masa corporal de los animales y el tamaño en las plantas han recibido mucha atención en estudios ecológicos y evolutivos porque se han demostrado correlaciones entre el tamaño y varios atributos morfológicos, fisiológicos, ecológicos y de historia de vida de los organismos (Eisenberg, 1981; Peters, 1983; Schmidt-Nielsen, 1984; Zeveloff y Boyce, 1988; LaBarbera, 1989; West *et al.*, 1997; Enquist *et al.*, 1998). Al nivel macroecológico, la masa corporal promedio de las especies se correlaciona con el área de distribución y con la densidad local (ver siguiente sección).

Hutchinson y MacArthur (1959) recabaron datos de tamaño para dos conjuntos de especies: los mamíferos de Michigan y los mamíferos de Europa. Al elaborar histogramas que mostraban la distribución de frecuencias de los tamaños, encontraron un patrón muy claro: la distribución está claramente sesgada a la derecha, de manera que existen muchas especies de tamaño pequeño y muy pocas especies de tamaño grande. En el caso de los mamíferos, esto significa que existen muchas más especies de musarañas y ratones que de carnívoros grandes y de ungulados (venados, bisontes, etc.). Hutchinson y MacArthur explicaron el patrón suponiendo que las especies de tamaño pequeño podían dividir en forma más fina el espectro de recursos disponibles, de manera que habría un número mayor de nichos disponibles para las especies chicas que para las grandes. Posteriormente Morse *et al.* (1985) demostraron mediante geometría fractal que el número de unidades de espacio disponible para espe-

cies de artrópodos pequeños es mucho mayor que para especies mayores, con lo que aparentemente se daba apoyo a la hipótesis de Hutchinson y MacArthur (ver revisión de Sugihara y May, 1990).

La forma aparente de la distribución (bastante sesgada a la derecha y monótonicamente descendente) poseía un interés teórico particular, porque parecía ajustarse correctamente a una distribución log-normal o 'curva hueca', semejante a la descrita años atrás por Preston (1962a, b) para la distribución de abundancias locales entre especies dentro de comunidades ecológicas. La distribución canónica de Preston había sido una de los sustentos teóricos más importantes para la teoría de biogeografía de islas de MacArthur y Wilson (1963, 1967). El término log-normal se refiere a que si la variable en estudio es transformada usando logaritmos la distribución de frecuencias adquiere una forma normal, en el sentido estadístico de la palabra. May (1975) analizó diferentes ejemplos de distribuciones log-normales en ecología y propuso que este patrón no era sino una consecuencia del teorema estadístico del límite central, que predice una distribución normal para las medias de los promedios de muestras tomadas de una población, sin importar la distribución original en esta población. La distribución log-normal de masas corporales sería, de acuerdo con May (1975), simplemente consecuencia del efecto aleatorio de varios factores.

Sin embargo, con posterioridad al trabajo de Hutchinson y MacArthur (1959), varios ecólogos han analizado la distribución de frecuencias de tamaños entre organismos de diferentes taxones (VanValen, 1973; Dial y Marzluff, 1988; May, 1988; Morse *et al.*, 1988; Brown y Nicoletto, 1991; Holling, 1992; Maurer *et al.*, 1992; Brown *et al.*, 1993; Blackburn y Gaston, 1994a; Arita y Figueroa, 1999), y se han encontrado algunos patrones generalizados que indican que el patrón de distribución de masas corporales es mucho más interesante que un simple efecto estadístico (Blackburn y Gaston, 1994b; Brown, 1995):

1. La distribución de frecuencias de masas al nivel continental para varios taxones difiere de manera significativa de una distribución normal, aun usando una transformación logarítmica. La distribución es claramente unimodal, con una categoría intermedia de tamaño que contiene la mayoría de las especies. Por ejemplo, para los mamíferos de América del Norte, la categoría modal corresponde a las especies de alrededor de 100 a 120 g (Brown y Nicoletto, 1991).

2. La distribución está sesgada a la derecha, lo que implica que cada vez existen menos especies de tamaños cada vez mayores. De las categorías de mayor talla hay una sola o muy pocas especies. Por ejemplo, entre los murciélagos neotropicales, el falso vampiro (*Vampyrum spectrum*), con un peso de aproximadamente 170 g es mucho más grande que la siguiente especie en orden de tamaño, el murciélago nariz de lanza (*Phyllostomus hastatus*), que pesa alrededor de 85 g.

3. De la categoría modal hacia la izquierda existe una disminución comparativamente rápida en el número de especies, por lo que también hay en términos relativos menos especies de las tallas más pequeñas. Entre los mamíferos terrestres, por ejemplo, las especies más pequeñas (< 100 g), como las musarañas y algunos roedores, son comparativamente menos comunes en términos de número de especies que los taxones del tamaño modal.

4. Existe un claro efecto del número de especies considerado y de la escala espacial con la que se trabaja. A escalas más pequeñas (localidades) la distribución de frecuencias es más equitativa que a escalas regionales o continentales, habiendo una distribución más homogénea de las especies entre las categorías de tamaño (Brown y Nicoletto, 1991; Blackburn y Gaston, 1994b; Arita y Figueroa, 1999).

El hecho que las distribuciones de frecuencia difieran de la distribución normal y que existe una categoría modal que no corresponde con el tamaño de organismos más pequeños va en contra de las hipótesis de nicho de Hutchinson y MacArthur (1959) y de la estadística de May (1975). Esto, aunado al claro efecto de la escala, indica que los patrones observados no son aleatorios, que debe existir algún elemento que determina la existencia de un tamaño óptimo (coincidente con la categoría modal) y que diferentes mecanismos actúan a diferentes escalas espaciales y temporales.

Brown *et al.* (1993, ver también Brown, 1995) propusieron un modelo energético que aparentemente explica la existencia de un tamaño óptimo para un mamífero terrestre. El modelo está basado en algunas relaciones fisiológicas entre el tamaño y diversas funciones, pero, en breve, propone una relación entre el tamaño de un mamífero y dos atributos fisiológicos: (1) su capacidad para tomar energía del ambiente para subsistir y crecer, y (2) su capacidad para reproducirse. Según los datos de Brown *et al.* (1993), los mamíferos muy pequeños (< 100 g) serían muy eficientes para adquirir energía del ambiente, pero poco eficientes para transformar esa energía en crías. Por el contrario, los mamíferos más grandes serían más eficientes para la reproducción, pero su capacidad de adquisición de energía les impediría aprovechar al máximo esa capacidad reproductora. Según el modelo, el mamífero ideal que aprovecharía al máximo la capacidad de adquisición de energía y su transformación en descendientes debe pesar alrededor de 100 g, cifra que coincide con la categoría modal en la distribución de frecuencias de masas corporales para la fauna de mamíferos de América del Norte (Brown y Nicoletto, 1991).

De acuerdo con la teoría de Brown *et al.* (1993), las faunas de mamíferos al nivel continental tenderían a contener muchas especies de aproximadamente 100 g. De las categorías de menor talla habría comparativamente menos especies, además de que la distribución estaría truncada por la existencia de un tamaño inferior absoluto para un vertebrado endotérmico, que está determinado por cuestiones metabólicas, y que es de aproximadamente 2 a 3 g, coincidente con el tamaño de las musarañas y murciélago más diminutos (Schmidt-Nielsen, 1984). Hacia el otro lado de la distribución, cada vez habría menos especies de tamaños cada vez más grandes, con lo que se produciría la distribución sesgada que se ha encontrado en forma empírica en diferentes estudios.

Más recientemente, Kozłowski y Weiner (1997) presentaron una teoría diferente, en la que el tamaño óptimo varía de especie en especie dependiendo de la forma en la que las tasas de asimilación, respiración y mortalidad cambian con el tamaño corporal. El modelo teórico de Kozłowski y Weiner, sin embargo, también se ajusta a las distribuciones de frecuencia de masas corporales que se han observado para diferentes grupos animales. Dado que no existe manera de realizar experimentos controlados y que las herramientas de la macroecología son observacionales (ver discusión sobre los métodos más adelante), es muy difícil dilucidar cuál de los dos modelos propuestos para explicar la distribución de masas corporales se ajusta más adecuadamente a la realidad. Es posible que modelos más elaborados, que tomen en cuenta la historia evolutiva de las especies, arrojen más luz sobre este interesante patrón. De hecho, se ha encontrado que el patrón de distribución de las masas corporales entre los mamíferos de América del Sur se vio afectada con la invasión de las especies norteamericanas durante el gran intercambio biótico que se produjo cuando se unieron los dos subcontinentes hace cinco millones de años (Marquet y Cofré, 1999). La distribución de frecuencias es diferente para los mamíferos nativos que para aquellos que invadieron América del Sur como resultado del gran intercambio.

Otro aspecto que requiere ser explicado es el hecho de que la distribución de frecuencias a escalas locales es más homogénea que la correspondiente a las escalas regional o continental (Brown y Nicoletto, 1991; Blackburn y Gaston, 1994b; Brown, 1995; Arita y Figueroa, 1999). El punto interesante de este patrón es que las comunidades locales no son muestras aleatorias de los ensamblajes regionales o continentales, lo que indica que existe algún proceso ecológico o evolutivo que tiende a hacer que la categoría modal a escala regional esté subrepresentada en las comunidades locales y que los extremos de la distribución (especies muy pequeñas o muy grandes) estén sobrerrepresentados. Brown (Brown y Nicoletto, 1991; Brown, 1995) ha aducido que la competencia es el mecanismo que produce el cambio en el patrón de distribución de masas corporales a diferentes escalas. Según su punto de vista, al nivel continental y en un tiempo evolutivo las especies tenderían a distribuirse por tamaños de acuerdo con la distribución unimodal sesgada ya descrita arriba. Al nivel local y en un tiempo ecológico, la competencia tendería a

evitar la co-existencia de especies de talla similar, debido a la acción de la exclusión competitiva. De esta manera, aunque exista un *pool* numeroso de especies de mamíferos con un peso aproximado de 100 g, solo unas pocas de esas especies podrían existir en los mismos sitios. Este proceso selectivo de tamaños eventualmente produciría que las distribuciones de frecuencias locales fuesen más homogéneas que las existentes para faunas continentales.

**Otras preguntas actuales en macroecología.** Como nos muestran los ejemplos presentados en la sección anterior, el estudio de los patrones de composición de los ensamblajes de especies en cuanto a su masa corporal nos puede proporcionar información útil para la comprensión de algunas preguntas biogeográficas. En particular, los patrones parecen mostrar que en los niveles locales las interacciones ecológicas tienen una influencia más fuerte, mientras que en las escalas regional y continental los factores históricos podrían tener pesos mayores. Otros patrones estudiados por la macroecología parecen dar apoyo a estas conclusiones. A continuación se discuten brevemente dos de ellos: la relación entre la densidad local y el área de distribución y la correlación entre el tamaño corporal y aquellas dos variables. Para más detalles sobre estos patrones, sugerimos revisar Brown (1995).

La relación que existe entre el tamaño del área de distribución de las especies y su densidad local tiene una añeja historia en ecología. En *El Origen de las especies*, Darwin (1859) se percató que dentro de un grupo dado de especies emparentadas (por ejemplo, del mismo género) se podían reconocer dos tipos: unas que se encontraban en un gran número de sitios y que tendían a ser abundantes en todos esos lugares y otras que aparecían en pocos sitios y que en todos ellos lo hacían en abundancias muy bajas. En términos macroecológicos, el patrón descrito por Darwin indicaba una correlación positiva entre el tamaño del área de distribución y la densidad local. Por más de un siglo, a pesar de que la abundancia y la distribución de los organismos fueron los ingredientes principales de la investigación en ecología (Andrewartha y Birch, 1954), la relación entre las dos variables fue prácticamente olvidada.

A partir de los años 80s, sin embargo, la correlación entre abundancia y distribución comenzó a analizarse cuantitativamente con las herramientas de la ecología de metapoblaciones (Hanski, 1982) y de la macroecología (Brown, 1984), además de examinarse desde el punto de vista de la conservación, ya que distribución y abundancia son dos de las variables que miden la rareza (y la vulnerabilidad a la extinción) de las especies (Rabinowitz, 1981; Rabinowitz *et al.*, 1986). Desde entonces, numerosos estudios han abordado el problema, y ya existen algunas generalizaciones (Gaston y Lawton, 1990; Gaston, 1994; Brown, 1995): (1) para grupos filogenéticamente cercanos, existe una correlación positiva entre la distribución y la abundancia, tal como la describió Darwin (1859); (2) la relación se hace más débil si se incluyen especies menos emparentadas; (3) a pesar de la correlación positiva, existen especies que no siguen el patrón general; por ejemplo, hay casos de especies con áreas de distribución muy amplias pero que son poco abundantes al nivel local (Rabinowitz *et al.*, 1986); (4) el valor de la correlación entre las variables cambia con la escala de estudio (Gaston y Lawton, 1990); (5) para escalas continentales y grupos de especies relativamente poco emparentadas, la correlación puede ser nula e incluso negativa (por ejemplo para los mamíferos neotropicales, Arita *et al.*, 1990).

Se han propuesto varias teorías para explicar la relación entre distribución y abundancia, pero dos de ellas son particularmente relevantes para nuestra discusión. La hipótesis de las especies núcleo y satélite (Hanski, 1982; Hanski *et al.*, 1993) está basada en la teoría de las metapoblaciones (Hanski y Gilpin, 1997) y, en breve, predice que las tasas de extinción y de inmigración en poblaciones locales producen un patrón regional en el que existen especies abundantes que aparecen en varios sitios (especies 'núcleo') y otras que son raras y que se encuentran en pocos sitios (especies 'satélite'). La hipótesis de nicho de Brown (1984) establece que la abundancia local de los organismos debe ser

máxima cerca del centro del área de distribución y disminuir paulatinamente hacia las orillas. Si este patrón se cumple para todas las especies, debe haber una correlación positiva entre el área total y la densidad promedio. Aunque las dos hipótesis predicen correctamente los patrones observados, incluyendo algunas de las excepciones (Hanski *et al.*, 1993), existe todavía mucho trabajo por realizar para establecer los mecanismos ecológicos y evolutivos últimos que determinan los patrones generales.

Otro tipo de patrón generalizado en macroecología es la relación del tamaño de los organismos con su densidad local y con el tamaño de su área de distribución. En general existe una correlación negativa entre la masa corporal y la densidad local: los ratones son más abundantes que los venados y hay más gorriones que águilas (Damuth, 1981; Robinson y Redford, 1986; Gaston, 1994; Brown, 1995; Gaston y Blackburn, 1996a), aunque existen excepciones, sobre todo en el caso de comparaciones entre especies emparentadas (Nee *et al.*, 1991). En cambio, hay una correlación positiva entre la masa corporal y el área de distribución: los pequeños roedores generalmente tienen áreas de distribución restringida, mientras que las especies grandes, como el puma (*Puma concolor*), tienden a tener áreas de distribución amplias (Brown, 1984; Arita *et al.*, 1990; Gaston y Blackburn, 1996b).

Para los propósitos de este capítulo, no entraremos en los detalles sobre las relaciones entre distribución, abundancia y masa corporal. Sugerimos la revisión de Brown (1995) para una discusión profunda sobre estos temas. En cambio, analizaremos uno de los patrones, la relación entre el área de distribución y la masa corporal para mostrar su relevancia en estudios biogeográficos y para ilustrar una de las particularidades metodológicas de la macroecología.

Si para un conjunto de muchas especies se hace una gráfica del logaritmo del tamaño del área de distribución contra el logaritmo de la masa corporal, se obtiene una serie de puntos como la de la figura 4. Un análisis de correlación simple mostraría una relación significativamente positiva entre las variables: las especies pequeñas tienden a estar más restringidas geográficamente que las de mayor talla. Incluso se puede ajustar una regresión a los puntos, demostrando una relación aparentemente lineal entre los logaritmos de las variables.

Sin embargo, un análisis más detallado, enfocado más a la definición de los límites del polígono que circunscribe los puntos que a la tendencia general, mostraría patrones más interesantes desde el punto de vista macroecológico (Fig. 4; Brown y Maurer, 1987, 1989). En el caso que nos ocupa, el límite superior del polígono representa el tamaño máximo del área de distribución, que corresponde simplemente con el tamaño del continente o región de estudio. El límite izquierdo del polígono es igualmente simple: corresponde con el tamaño mínimo que puede tener un vertebrado endotérmico y que está definido por restricciones fisiológicas para mantener la temperatura corporal (Schmidt-Nielsen, 1984). Los límites más interesantes desde el punto de vista macroecológico son los inferiores en la figura 4, que representan el tamaño mínimo del área de distribución para organismos de diferentes tamaños corporales. El patrón particular para mamíferos muestra que para especies de pequeñas a medianas hay un tamaño mínimo constante, pero que las especies de tamaños más grandes tienen áreas mínimas cada vez más grandes. Esto corresponde con la noción derivada de la biología de la conservación de que las especies grandes requieren de áreas más grandes para mantener poblaciones viables en el largo plazo (Soulé, 1987).

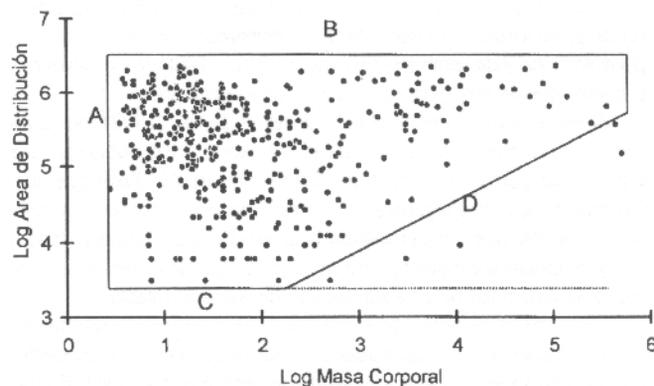
Las lecciones principales de este ejercicio analítico son dos: primero, que la macroecología requiere de análisis estadísticos particulares (ver discusión más adelante), y segundo, que en los patrones macroecológicos podemos observar el efecto de procesos que tienen lugar al nivel de individuos (como el tamaño mínimo de los organismos, determinado por procesos fisiológicos), de poblaciones (como el área mínima de distribución, determinada por procesos estocásticos de la dinámica de poblaciones), y de ensamblajes a gran escala (como la determinación del tamaño máximo del área de distribución, fijada por el tamaño del continente).

En años recientes la cuestión de las escalas espaciales y temporales en los estudios ecológicos teóricos y aplicados ha cobrado gran interés (Wiens *et al.*, 1986; Wiens, 1989; Holling, 1992; Levin, 1992; Scott *et al.*, 1999). La importancia de definir con precisión la escala de trabajo se reconocía desde hace mucho tiempo, pero en general se hablaba del 'problema de las escalas'. Actualmente las propias escalas se han convertido en sujeto de estudio en varios trabajos ecológicos, y se ha aceptado la necesidad de incorporar un punto de vista jerárquico en los estudios modernos (Allen y Starr, 1982; O'Neill *et al.*, 1986).

Particularmente relevantes para la ecología geográfica son los estudios que pretenden relacionar la estructura y composición de las comunidades locales con la de los ensamblajes regionales y continentales (Ricklefs, 1987; Cornell y Lawton, 1992; Ricklefs y Schluter, 1993). Con esta visión jerárquica que trasciende los límites entre diferentes escalas, es posible dilucidar las interacciones entre los procesos ecológicos locales y los evolutivos que actúan a las escalas regional y continental. La ecología de comunidades clásica y la biogeografía se funden en un sólo tipo de estudios que hacen realidad la visión de MacArthur (1972) de la ecología geográfica como una ciencia observacional pero predictiva.

**Escalas y diversidades alfa, beta y gamma.** Un ejemplo ilustrativo de la aplicación de la teoría de escalas a la ecología geográfica es el análisis de los patrones de diversidad alfa, beta y gamma. Whittaker (1960) acuñó estos términos en el contexto de sus estudios sobre gradientes altitudinales de diversidad vegetal en las montañas Siskiyou, en Oregon y California. Whittaker propuso que la riqueza de especies de un paisaje, que él denominó diversidad gamma, resulta de la combinación de dos tipos de diversidad. Por un lado, la diversidad alfa fue definida como el número de especies al nivel local, y por el otro la diversidad beta consistía en una medida de la diferencia en la composición de especies entre las localidades.

En los gradientes que constituían el sistema de estudio de Whittaker (1960), la diversidad gamma era el total de especies a lo largo del gradiente altitudinal, la diversidad alfa era el número de especies en cada parcela de 0.1 hectáreas situadas en diferentes puntos del gradiente y la diversidad beta era el cociente que resultaba de dividir la diversidad gamma entre la diversidad alfa ( $b = g/a$ ).



**Fig. 4.** Relación entre el tamaño del área de distribución y la masa corporal para las 425 especies de mamíferos mexicanos terrestres no insulares, en escala logarítmica. Se señalan los límites teóricos (modificados de Brown y Maurer, 1987): A, tamaño mínimo de un vertebrado endotérmico; B, tamaño máximo del área de distribución, en este caso equivalente al tamaño de México; C y D, límites mínimos de tamaño del área de distribución para especies de diferentes tamaños. La línea que demarca a la derecha el polígono no tiene un significado biológico particular y corresponde con el tamaño máximo que presentan los mamíferos mexicanos. Datos de Arita *et al.* (1997).

Si bien los estudios de Whittaker (1972, 1977) se circunscribieron a una escala que sería considerada local por la ecología geográfica, dejaron claramente establecido que el concepto era lo suficientemente general como para ser aplicado a otras escalas. De hecho, propuso el término 'diversidad de diferenciación' para la diversidad beta a una escala biogeográfica. Sin embargo, en la práctica se ha optado por denominar diversidad beta o recambio de especies al patrón de diferenciación independientemente de la escala de análisis (Wilson y Shmida, 1984).

Casi de manera simultánea a los estudios de Whittaker, MacArthur (1965) analizó la diversidad y composición de ensambles de especies en islas y llegó a un concepto similar al de Whittaker. A la diversidad alfa la denominó diversidad dentro del hábitat (*within-habitat diversity*), mientras que a la diversidad beta la llamó diversidad entre hábitats (*between-habitat diversity*), aludiendo claramente a su escala de trabajo. La diversidad total de un archipiélago era, entonces, resultado de la combinación de la diversidad alfa de cada una de las islas y del grado de diferenciación que existía entre los conjuntos de faunas de cada isla. Aunque la contribución de MacArthur fue valiosa, sus trabajos en este tema no tuvieron un impacto comparable a los de Whittaker.

De los niveles de diversidad, el más estudiado ha sido indudablemente la diversidad alfa. De hecho, la mayoría de los textos de ecología dedican buena parte de sus secciones de ecología de comunidades al análisis de la diversidad de especies al nivel local. Asimismo, los patrones de diversidad más conocidos en ecología geográfica y biogeografía, tales como los gradientes latitudinal y altitudinal de riqueza de especies (Brown y Gibson, 1983; Rosenzweig, 1995), se refieren a la diversidad alfa en el sentido amplio del término. Sin embargo, dada su importancia en el estudio de las comunidades, y por su aplicación en la conservación de la biodiversidad, el estudio de la diversidad beta ha ido ganando espacios de manera gradual, hasta llegar a convertirse hoy en un enfoque ampliamente utilizado (Magurran, 1988; Ricklefs y Schluter, 1993; Caley y Schluter, 1997). Así, en la actualidad se cuenta con varios análisis para diferentes partes del planeta y para grupos muy variados (*v. gr.*, murciélagos del continente americano, Willig y Sandlin, 1991; aves del continente americano, Blackburn y Gaston, 1996; cactáceas de Argentina, Mourelle y Ezcurra, 1997; mamíferos de México, Rodríguez, 1999).

Una de las ventajas de dividir la diversidad en escalas o niveles ha sido la posibilidad de explorar algunos factores o variables relacionados con la diversidad de una región (Shmida y Wilson, 1985, Recuadro 3). El razonamiento es relativamente sencillo: si podemos cuantificar la diversidad alfa y la diversidad beta de una región, y descubrimos los factores o variables a los que está asociado cada uno, entonces podremos aproximarnos a conocer mejor los procesos que explican los patrones de diversidad de la región en su totalidad. Es decir, diseccionar la diversidad regional en sus componentes local y de recambio permite un análisis detallado de patrones y procesos que de otra manera sería imposible comprender.

Al seguir este procedimiento, Cornell y Lawton (1992) formalizaron la idea de que la diversidad beta es el enlace entre la diversidad local y la regional, permitiendo integrar los conceptos de Whittaker a las nuevas ideas de la ecología geográfica. De esta manera se comenzó a revelar el potencial que tenía el analizar la diversidad a diferentes escalas, y desde entonces la cantidad de estudios en los que se incorpora el concepto de diversidad beta ha aumentado de manera notable.

Los trabajos pioneros de Whittaker (1972) hicieron evidente que las variables ambientales asociadas a la diversidad alfa no corresponden en todo con aquellas ligadas a la diversidad beta. Mientras que la diversidad alfa se asocia con factores ambientales locales y con las interacciones poblacionales (en particular la competencia interespecífica), la diversidad beta está determinada por factores tales como la distancia entre las localidades de muestreo y la heterogeneidad ambiental a lo largo del gradiente. Esta misma observación resultó cierta a la escala biogeográfica para varios grupos taxonómicos en Gran Bretaña (Harrison *et al.*, 1992). En este estudio se encontró que el gradiente latitudinal de diversidad regional observado para grupos de especies tan disímiles como abejas y árboles era resultado del gradiente de diversidad alfa, asociado a su vez

con factores climáticos. En contraste, la diversidad beta no contribuía al gradiente de diversidad regional y más bien se asociaba a la heterogeneidad ambiental.

En México se empezó a hablar de diversidad beta a la escala biogeográfica en el contexto del interés por la conservación de la biodiversidad (Arita, 1993; Toledo, 1994; Sarukhán *et al.*, 1996). México es considerado un país de megadiversidad por ser miembro de la docena de naciones en las que se concentra la mayor parte de la diversidad biológica del planeta (Mittermeier y G. de Mittermeier, 1992). Sin embargo, al nivel local, México no es particularmente rico en especies. Por ejemplo, aun la localidad más rica en especies de mamíferos en México, la selva Lacandona contiene un número de especies de mamíferos no voladores equivalente al de otros sitios comparables de la región Neotropical (Medellín, 1994). Asimismo, la fauna de murciélagos de la selva Lacandona, que consiste de 64 especies, es menos diversa que la de otros sitios, tales como algunas de la Guyana Británica, en las que coexisten hasta 78 especies (Simmons y Voss, 1998). Por otro lado, las entidades políticas de México no son particularmente ricas en especies cuando se les compara con unidades políticas de otras partes de América (Arita, 1993, 1997). ¿Cómo puede México ser un país de megadiversidad si ni sus localidades ni sus estados son particularmente ricos en especies?

La respuesta está en la diversidad beta. México, en comparación con otros sitios del continente americano, es un país de diversidad alfa intermedia y diversidad beta alta, lo que determina que la diversidad gamma también sea alta (Arita, 1997; Scott *et al.*, 1999). El hecho que

### Rec. 3. Relación entre la diversidad beta y otros parámetros de los conjuntos de especies

Imaginemos tres regiones con diferentes patrones de diversidad local. Cada región contiene cuatro localidades con el número de especies que se muestra a continuación (cada letra representa una especie). La región I tiene una alta diversidad alfa (6 especies en cada localidad), una diversidad beta nula (las mismas especies están en los cuatro sitios) y una diversidad gamma de 6 (el total para la región). La región II tiene una diversidad alfa baja, una diversidad beta alta y una diversidad gamma igual a la de la región I. La región III tiene diversidades alfa, beta y gamma bajas. En la tabla se muestran los valores que tendrían otros atributos de estos ensambles regionales de especies.

a	b	a	b
c	d	c	d
e	f	e	f
a	b	a	b
c	d	c	d
e	f	e	f

Región I

a	d	e	f
e	d	e	f
b		b	
c			

Región II

a	b	a	b
c		b	c
a	b	a	b
		b	

Región III

	Región I	Región II	Región III
Alfa promedio	6.00	2.00	2.50
Gamma	6.00	6.00	3.00
Beta	nula	alta	baja
Área de distribución promedio	4.00	1.33	3.33
Especies endémicas	0.00	4.00	0.00
Anidamiento	perfecto	bajo	perfecto
Similitud	alta	baja	alta
Complementariedad	baja	alta	baja
Número mínimo de áreas	1.00	3.00	1.00

encontremos floras y faunas muy diferentes en distintos sitios del país determina que el conjunto total de especies sea muy rico.

El Recuadro 3 muestra una comparación entre tres regiones hipotéticas, cada una con tres conjuntos de especies locales. La región I tiene una alta diversidad alfa (hay seis especies en cada uno de los sitios), mientras que las regiones II y III presentan una baja diversidad local (un promedio de dos y tres especies por localidad, respectivamente). Al nivel regional, tanto la región I como la II tienen la misma riqueza de especies gamma (seis) debido a que la región II tiene un mayor recambio de especies, es decir una diversidad beta mayor, porque la composición de especies es diferente de una localidad a otra. En cambio, la región III tiene una baja diversidad gamma (tres especies), porque las mismas especies se encuentran en los cuatro sitios. México es semejante a la región II (Arita, 1993; Scott *et al.*, 1999): las localidades no son particularmente ricas en especies, pero el recambio es alto, dando como consecuencia una alta diversidad gamma al nivel de todo el país.

La implicación para la conservación es una extensión del problema SLOSS: En México, debido al alto recambio de especies, es mucho más conveniente establecer un sistema de muchas áreas protegidas de tamaño pequeño a mediano, que un sistema de pocas áreas grandes (Arita, 1997; Scott *et al.*, 1999). En contraste, en un país como la región I o la región III del Recuadro 3, bastaría proteger una de las localidades para garantizar la conservación de la totalidad de la riqueza específica del país.

Los patrones de diversidad beta son diferentes para distintos grupos de especies. Siguiendo el método clásico de análisis por transectos utilizado en la mayoría de los estudios de diversidad beta (Willig y Sandlin, 1991; Harrison *et al.*, 1992; Blackburn y Gaston, 1996). Rodríguez (1999) analizó la variación latitudinal de la diversidad beta del conjunto de mamíferos y de los diferentes órdenes presentes en México. Los órdenes con mayor número de especies en el país, es decir los roedores y los murciélagos (que en conjunto constituyen cerca del 80% de las especies presentes en México), mostraron un alto recambio de especies. Este patrón fue especialmente claro en el caso de los roedores, el grupo con el área de distribución promedio más pequeña (Pagel *et al.*, 1991; Arita *et al.*, 1997) y con poco solapamiento en sus distribuciones.

La diversidad beta es un concepto que está íntimamente relacionado con otras propiedades de los ensambles de especies, como son el patrón de anidamiento, la similitud biogeográfica entre los sitios y la complementariedad para el diseño de sistemas eficientes de áreas para la conservación. Si bien la relación entre estos parámetros no ha sido totalmente explorada analíticamente, es posible entenderla de manera intuitiva (Arita, 1993; Scott *et al.*, 1999). En las siguientes secciones usaremos ejemplos sencillos para explicar estos conceptos y para demostrar la relación entre ellos. Por otro lado, algunos avances recientes en las técnicas matemáticas analíticas (Ricklefs y Schluter, 1993; Mourelle y Ezcurra, 1997; Soberón y Rodríguez, datos no publicados) permiten augurar que la demostración matemática de estas relaciones podrá obtenerse en un futuro no muy lejano.

**Anidamiento.** El concepto de anidamiento surgió a principios de los años 80s a partir de los estudios de datos de presencia-ausencia en comunidades de archipiélagos y hábitats insulares (Diamond y Gilpin, 1982; Patterson, 1984; Patterson y Atmar, 1986). Inicialmente se observó que las faunas de mamíferos y aves de islas con pocas especies tendían a ser subconjuntos de los ensamblajes de especies que existían en regiones de mayor riqueza. En otras palabras, las comunidades menos ricas en especies estaban anidadas dentro del conjunto de las más ricas, de tal manera que existía un alto grado de solapamiento en la composición de especies entre los sitios: las biotas grandes contenían las mismas especies que las pequeñas, pero incluían especies adicionales que no se encontraban en todos los ensambles pequeños. Este patrón anidado también se ha encontrado en ensambles de especies de plantas, insectos, anfibios y reptiles insulares, así como en comunidades de roedores granívoros del desierto (Patterson y Brown, 1991).

El grado de anidamiento se relaciona inversamente con la diversidad beta: mientras mayor es el anidamiento menor es la diversidad beta, y viceversa. De hecho, una de las maneras de cuantificar el recambio de especies simplemente al calcular el inverso del anidamiento (Wright y Reeves, 1992; Cook, 1995). En el Recuadro 3, la región III presenta un anidamiento perfecto: las dos especies (a y b) que se encuentran en las dos localidades con menor riqueza (las de la parte inferior) también están presentes en las localidades más ricas en especies (las dos de la hilera superior). Formalmente, la región I también presenta un patrón anidado perfecto, ya que las mismas especies están en los cuatro sitios. En cambio, la región II (que es la de alta diversidad beta) presenta un patrón no anidado, ya que existen especies (b, c, f) que están presentes en los sitios más pobres en especies y que no se encuentran en el más rico en especies. Este ejemplo sencillo ilustra cómo las localidades de las regiones de diversidad beta más alta generalmente no presentan un patrón anidado.

Un ejemplo que muestra la interconexión entre diversidad beta y el anidamiento es el de los murciélagos de México (Rodríguez, 1999). Dado que las áreas de distribución tienden a ser menores al sur del país que en el norte, se esperaba que la diversidad beta fuera mayor en el sur. Sin embargo, se encontraron valores semejantes en las diferentes partes del país. Una posible explicación para esta aparente contradicción es que, aunque en efecto el promedio de área de distribución es menor en el sur, es probable que las áreas de distribución también estén anidadas, como en la región III del Recuadro 3.

Al igual que en el caso de la diversidad beta, el potencial que tiene el estudio de los patrones de anidamiento ha cobrado fuerza en los últimos años. Worthen (1996), en una revisión reciente, concluyó que el análisis de los patrones de anidamiento constituye una valiosa herramienta descriptiva para revelar patrones no aleatorios en la composición de especies. Asimismo, reconoció que este tipo de estudios es útil para sugerir mecanismos que pueden estructurar una comunidad en particular. En este sentido, el análisis que Wright y Reeves (1992) realizaron sobre una serie de islas mostró que las islas donde se presentó un nivel de anidamiento alto correspondían con sitios donde dominaban procesos de colonización y extinción determinísticas. Por el contrario, en islas de estructura no anidada las fuentes de colonización y de extinción eran variables. Finalmente, Worthen (1996) también concluyó que conociendo el anidamiento es posible predecir la composición final de una comunidad, una vez que el hábitat haya sido sujeto a fragmentación o reducción natural o por causas humanas.

El anidamiento y la diversidad beta son conceptos que van de la mano cuando se persiguen objetivos de conservación. Los sistemas de bajo anidamiento (y por lo tanto de alta diversidad beta) requieren de una estrategia diferente a los de alto anidamiento y baja diversidad beta. Por ejemplo, para el caso de los murciélagos del sur de México, es claro que una o unas pocas reservas podrían incluir la totalidad de las especies, debido justamente al patrón anidado casi perfecto que muestra este conjunto de especies. Esta relación entre anidamiento, diversidad beta y el número de reservas necesarias para proteger un conjunto de especies se explica mejor invocando el concepto de complementariedad, que se discute en la siguiente sección.

**Complementariedad.** Un sistema eficiente de reservas naturales es aquel que logra proteger el mayor número posible de especies con el menor número de sitios (Pressey *et al.*, 1993). Un algoritmo útil para encontrar un sistema eficiente es el que utiliza la complementariedad de especies entre los sitios (Vane-Wright *et al.*, 1991). Dos sitios son complementarios entre ellos si las especies que se encuentran en uno de los sitios tienden a no encontrarse en el otro, de tal manera que para completar una fauna o flora regional sea necesario tomar en cuenta los dos sitios. El algoritmo original para el diseño de un sistema eficiente de reservas es iterativo y sigue las siguientes reglas: (1) de una región se elige el sitio con la máxima riqueza de especies, (2) de la base de datos se eliminan todas las especies presentes en el primer sitio y se escoge el sitio con el mayor número de especies de este conjunto complementa-

rio, (3) se eliminan las especies presentes en el segundo sitio y se continúa el proceso hasta que dentro del sistema de sitios estén comprendidas todas las especies de la región.

En la región I del Recuadro 3, si se protegiera cualquiera de las cuatro localidades se estaría conservando la totalidad de especies de la región, ya que las mismas seis especies se encuentran en los cuatro sitios. En contraste, para la región II se necesitan al menos tres localidades para completar el total de especies. Finalmente, para la región III bastaría con proteger cualquiera de los sitios de la parte superior del esquema para conservar la totalidad de especies. Es clara la relación entre complementariedad, diversidad beta y anidamiento: En un conjunto perfectamente anidado, como la región III, basta la región de más alta diversidad de especies para incluir la totalidad de la fauna o flora. Igualmente, en regiones de baja diversidad beta, como la región I, una o unas pocas reservas son suficientes para incluir la totalidad de especies. En el caso de regiones de alta diversidad beta y bajo anidamiento, como la región II, se necesitan varias reservas para incluir la totalidad de especies, ya que existe alta complementariedad entre los sitios.

El concepto original de complementariedad, aplicado a sistemas de sitios dentro de una región geográfica, fue extendido por Colwell y Coddington (1994) a un amplio espectro de escalas ambientales. Estos autores, por ejemplo, analizaron diferencias ecológicas, como las diferencias entre las faunas de un tronco vs las de las hojas de una misma especie de árbol. También examinaron las diferencias a lo largo de gradientes ambientales entre hábitats y entre paisajes, en forma análoga al método de Whittaker para medir diversidad beta. Finalmente, Colwell y Coddington cuantificaron diferencias entre sitios distantes en el mismo reino biogeográfico y entre sitios climáticamente análogos, pero en diferentes continentes.

**El área de distribución como variable fundamental.** De la integración de temas que se han examinado en esta sección (diversidad beta, anidamiento y complementariedad) podrían surgir resultados interesantes acerca de los patrones y procesos de diversidad local y regional, así como nuevos elementos para su conservación. Los temas tienen como punto en común o 'dato base' el área de distribución de las especies. En el Recuadro 3, por ejemplo, la región II, que tiene una alta diversidad beta y un bajo nivel de anidamiento, contiene especies con áreas de distribución restringidas (con un promedio de 1.33 localidades). En cambio, tanto la región I como la III (ambas con baja diversidad beta y alto anidamiento) contienen especies con áreas de distribución comparativamente extensas (4 y 3.33 localidades en promedio, respectivamente).

Dada la relación entre el área de distribución promedio y las variables de diversidad local y regional, el estudio de las áreas de distribución ha recibido mucha atención en años recientes (Ruggiero, 1994; Brown *et al.*, 1996; Ruggiero y Lawton, 1998), y, tal como se mencionó en otra sección de este capítulo, es un tema clave en la ecología geográfica y la macroecología. Bajo el esquema unificador de considerar el área de distribución como la unidad fundamental, quedan algunas hipótesis por resolver:

1. La diversidad beta debe ser mayor en zonas tropicales. Si la diversidad beta es inversamente proporcional al área de distribución promedio, entonces la diversidad beta debería ser mayor en zonas tropicales, suponiendo la validez de la regla de Rapoport (Stevens, 1989).

2. La diversidad beta debe ser mayor en áreas más extensas. Rosenzweig (1995) argumenta que áreas de mayor tamaño tienen probabilidades mayores de contener más tipos de hábitats y con ello más especies asociadas a ellas. Esta 'aparición' de nuevos hábitats y especies promovería una diversidad beta mayor.

3. La diversidad beta a nivel regional debe estar asociada a la heterogeneidad ambiental. Existe una amplia evidencia empírica de esta relación a nivel local y en escalas regionales pequeñas (Cody, 1975, 1993), y resulta lógico extrapolar la idea a la escala regional.

4. Los patrones de diversidad beta deben ser distintos a diferentes escalas del análisis. Al cambiar la escala de análisis se examinan factores diferentes que determinan la distribución de las especies. Dada la rela-

ción directa entre área de distribución y diversidad beta, sería lógico esperar un efecto de escala sobre los patrones de diversidad beta.

Estas hipótesis, planteadas en términos de diversidad beta, igualmente pueden aplicarse a los conceptos de anidamiento y de complementariedad. La posible unificación de estos conceptos en el contexto del concepto del área de distribución de las especies como unidad fundamental de los estudios locales y regionales, es un tema que seguramente será muy fructífero en los próximos años. Asimismo, dentro de este esquema unificador se abre la posibilidad de incorporar las variables históricas en el análisis de los patrones de diversidad.

### Particularidades metodológicas de la ecología geográfica y la macroecología

La ecología geográfica y la macroecología son disciplinas básicamente observacionales y no experimentales. Debido a las escalas temporales y espaciales que se analizan, sería muy difícil imaginarse una ecología geográfica completamente experimental en el sentido estricto de la palabra, en la que el investigador manipula ciertas condiciones del sistema para medir variables de respuesta. En cambio, el ecólogo geográfico debe valerse de observaciones cuidadosas, del análisis de patrones y del uso de la inferencia científica para plantear hipótesis que expliquen los patrones observados. Estas hipótesis generalmente son procesos ecológicos o evolutivos que pueden producir explicaciones plausibles para los patrones observados en la naturaleza. Las herramientas estadísticas con las que cuenta el ecólogo geográfico generalmente no corresponden con las pruebas diseñadas para la investigación experimental (*vs gr.*, análisis de varianza, Underwood, 1997), sino que frecuentemente son modelos nulos creados *ex-profeso* para analizar la probabilidad de que las comunidades o ensambles observados hayan resultado de procesos aleatorios de ensamblaje o que realmente muestren el efecto de un fenómeno de membresía limitada, *sensu* Elton (1932).

Una de las críticas que se han hecho al programa de estudio de la ecología geográfica es su supuesta dependencia de simples inferencias empíricas que nunca son puestas a prueba. Sin embargo, los estudios modernos incluyen tanto la parte inductiva (generalizar patrones a partir de observaciones empíricas) como deductiva (plantear hipótesis con base en la teoría y en las observaciones y ponerlas a prueba estadísticamente). Por supuesto, el ecólogo geográfico rara vez es capaz de realizar experimentos manipulativos para poner a prueba sus hipótesis, por lo que tiene que basarse en observaciones de los patrones naturales. En esto, la ecología geográfica es más afín a ciencias como la astronomía y la geología, que generalmente basan sus preceptos en observaciones y no en experimentos, sin que ello disminuya su importancia y rigor. Como alguna vez dijo Robert MacArthur (citado por Brown, 1995): "la astronomía fue una ciencia respetada y rigurosa mucho antes que la ecología, pero Copérnico y Galileo nunca movieron una estrella."

La dicotomía que ha surgido entre los métodos empleados en la ecología geográfica y en otras ramas de la ecología surgió desde finales de los años 50s. En 1957, mientras George E. Hutchinson proponía los puntos de vista que finalmente dieron origen a la escuela macarthuriana y a la ecología geográfica (Hutchinson, 1957), G. C. Varley, en un discurso plenario ante la Sociedad Británica de Ecología, exponía su ponencia titulada *La ecología como una ciencia experimental* (Hairston, 1989).

Después del discurso de Varley, pasaron varios años antes de que el uso de la experimentación en ecología cobrara auge. Sin embargo, actualmente un porcentaje muy alto de estudios ecológicos de campo incluye manipulaciones experimentales (Hairston, 1989). En forma paralela, a partir de las ideas de Hutchinson, se dio el desarrollo de la escuela macarthuriana, con su fuerte énfasis estadístico de análisis de patrones y el surgimiento de los modelos nulos como herramienta básica en los estudios ecológicos a gran escala.

Diamond (1986) presentó una visión unificadora respecto a los métodos de la ecología geográfica. Diamond llamó 'experimento' a todo tipo de observaciones científicas en ecología, pero distinguió entre ex-

perimentos de laboratorio, experimentos de campo y experimentos naturales. Los experimentos de laboratorio son aquellos en los que es posible una total manipulación de las condiciones para medir los efectos de ciertas variables, aun cuando no sean realizados literalmente en un laboratorio. Así, en esta categoría caen desde los experimentos sobre comunidades de moscas *Drosophila* en frascos de laboratorio (Gilpin *et al.*, 1986) hasta los experimentos en los que se usan grandes pozas artificiales a la intemperie para determinar los factores que influyen sobre la composición de las comunidades de peces o anfibios (ver por ejemplo, Wilbur, 1987). Los experimentos de campo son aquellos en los que el investigador manipula alguna variable ambiental en parcelas escogidas dentro de ambientes naturales. En esta categoría están comprendidos todos los experimentos de exclusión, en los que se usan cercas, bardas, redes u otros obstáculos para impedir el paso a ciertos organismos dentro de las parcelas experimentales. De esta manera, por supuesto contando con parcelas control, es posible documentar el efecto de las especies excluidas sobre las comunidades de estudio. Brown *et al.* (1986) reseñan los resultados de varios años de manipulaciones de este tipo en el estudio de las comunidades de roedores del desierto.

Los experimentos naturales, según la definición de Diamond (1986) consisten en comparar varios sitios control con otros sitios que han sido modificados por la acción de algún agente natural. Éste es, en esencia, el método observacional que se sigue en la gran mayoría de los estudios de ecología geográfica y de macroecología. Más aún, en algunos estudios ecológicos de gran escala el investigador debe basar sus análisis en datos que no han sido recolectados directamente por él mismo. En muchos casos, estos datos fueron generados por investigaciones que nada tienen que ver con las preguntas ecológicas. Por ejemplo, el ecólogo geográfico debe echar mano de datos de ejemplares de museo recolectados para estudios taxonómicos, de bases de datos de distribución, de información ambiental compilada por algún geógrafo y otros más.

Diamond (1986) discute algunas de las ventajas y desventajas de cada tipo de experimento. Entre los problemas, los experimentos naturales *sensu* Diamond carecen de control sobre las variables examinadas, tienen poca probabilidad de contar con réplicas genuinas y generalmente no pueden seguir trayectorias en el tiempo. En cambio, tienen la ventaja de comprender grandes escalas de tiempo y espacio y de poseer alto realismo y generalidad, lo que permite que sus resultados sean extrapolados a otros sitios y otros tiempos.

Por supuesto, la ecología geográfica se puede valer de los tres tipos de experimentos para cumplir con sus objetivos. Por ejemplo, para determinar el área de distribución de una especie de planta se pueden realizar experimentos de laboratorio o de invernadero para determinar los requerimientos fisiológicos de la especie en términos de temperatura, humedad, concentración de ciertos nutrientes u otros factores. Asimismo, para documentar el efecto de la competencia con otras plantas o de la depredación por animales, se podrían desarrollar experimentos de exclusión en el campo. Finalmente, el análisis de patrones a gran escala podría determinar la historia geológica de los sitios en los que la especie se encuentra actualmente. La combinación de los resultados de los tres tipos de experimento, aunado a una comprensión sobre la filogenia y la historia geográfica del grupo al que pertenece la especie de planta, proporcionaría una visión completa de la ecología geográfica de la especie.

Cabe mencionar que si bien el término 'experimento natural' se ha usado en la literatura científica, generalmente se acepta que la ecología geográfica, en su forma fundamental se basa mucho más en el análisis estadístico de patrones que en experimentos en el sentido estricto de la palabra (MacArthur, 1972; Brown, 1995). Dada esa naturaleza observacional, la ecología geográfica y la macroecología presentan particularidades metodológicas que deben entenderse para interpretar correctamente los resultados de sus investigaciones. Recapitulando, algunas de estas particularidades son (Brown, 1995; Blackburn y Gaston, 1998):

1. Las unidades de estudio generalmente son especies. Las variables que se analizan son propiedades de las especies, tales como el área de distribución, la densidad local o el tamaño corporal promedio. También

se analizan propiedades de las comunidades o ensamblajes, tales como la riqueza de especies o la diversidad ecológica.

2. Generalmente se estudian patrones de distribución estadística de estas variables.

3. La mayoría de los estudios se enfocan a escalas espaciales y temporales grandes.

4. Se trata de disciplinas que usan tanto las observaciones empíricas como la teoría. Se aplican tanto los métodos inferenciales como los deductivos.

5. La aplicación del método experimental es limitada, casi todas las investigaciones se basan en observaciones y análisis de patrones en la naturaleza ('experimentos naturales' *sensu* Diamond, 1986).

6. Como consecuencia de lo anterior, los métodos estadísticos más empleados son modelos nulos y no los métodos tradicionalmente usados en la ciencia experimental, como el análisis de varianzas.

7. El tipo de datos analizados requiere lidiar con problemas estadísticos particulares (ver revisión de Blackburn y Gaston, 1998). Algunos ejemplos: (1) las distribuciones de frecuencia son sesgadas, (2) las relaciones entre las variables son exponenciales o de potencia y rara vez son lineales, (3) la regresión típica por mínimos cuadrados es inadecuada en la mayoría de los casos, y (4) las relaciones de correlación entre las variables no son lineales, por lo que se tienen que usar análisis de relaciones poligonales (Blackburn *et al.*, 1992; Scharf *et al.*, 1998).

### Aplicaciones de la ecología geográfica y la macroecología

A lo largo de este capítulo se han mencionado algunas aplicaciones de la teoría o de las predicciones basadas en la ecología geográfica y la macroecología. En esta última sección revisaremos brevemente algunas de los usos de estas disciplinas, con énfasis en su aplicación al conocimiento y conservación de la biodiversidad. En tiempos recientes, se ha dado importancia a la idea que una estrategia realmente efectiva para la conservación de la naturaleza, y en particular de las especies que por lo común son de interés para la preservación, debe tener un enfoque de gran escala, considerando los patrones y procesos a las escalas regionales y continentales (Soulé y Terborgh, 1999). Esta escala de análisis corresponde justamente con el ámbito de acción de la ecología geográfica y la macroecología, y con seguridad veremos cada vez más aplicaciones de estas disciplinas durante los próximos años.

**Áreas de distribución de especies particulares.** Los estudios enfocados al entendimiento de las áreas de distribución de especies individuales se han aplicado principalmente en las siguientes áreas: para comprender el patrón de distribución natural de especies de importancia comercial, para predecir posibles áreas de influencia de especies invasoras y para prever las modificaciones en el área de distribución que podrían provocar los cambios climáticos globales.

Entre los estudios clásicos en ecología están los que intentaron comprender y predecir las áreas de distribución de especies de importancia comercial o de especies introducidas con base en el clima o la distribución del hábitat (ver ejemplos en Andrewartha y Birch, 1954; Krebs, 1993). Entre éstos se encuentra, por ejemplo, el estudio de Michener (1975) sobre el patrón de expansión de la abeja africanizada a partir del sitio en Brasil donde originalmente fue introducida al Nuevo Mundo. Otro estudio de este tipo es el que analizó la expansión del estornino europeo en América del Norte a partir de su introducción al continente en 1903 (ver discusión en Brown, 1995).

En otro tipo de estudios, se han usado modelos basados en la relación entre el clima, el hábitat y la distribución de los organismos para predecir los efectos de cambios climáticos globales sobre la diversidad de especies en sitios particulares (McDonald y Brown, 1992; Cameron y Scheel, 1993; Scheel *et al.*, 1996). Con los datos de Brown sobre la distribución de mamíferos en las partes altas de las montañas del desierto del *Great Basin*, en los Estados Unidos, y con predicciones sencillas

sobre cambios en las condiciones ambientales y en el hábitat en caso de producirse un cambio climático mundial, McDonald y Brown (1992) pudieron predecir reducciones en el número de especies de entre 9% y 62% para diferentes montañas, además de la desaparición de tres de las especies para todo el sistema y la reducción en el área de distribución para nueve de las especies. De acuerdo con estas predicciones, sólo dos de las catorce especies no sufrirían una reducción en su área de distribución. Para Texas, en otro ejemplo, Scheel *et al.* (1996) predicen que, si los efectos del cambio climático global se producen, existirán bosques 'tropicales' en el estado, lo que promovería la invasión por algunas especies de murciélagos, particularmente las cavernícolas. Por el contrario, las especies típicas de áreas templadas que se refugian entre la vegetación serían las más afectadas por los cambios climáticos.

### Identificación de especies vulnerables a la extinción.

La manera ideal de estimar la vulnerabilidad de una especie a la extinción es realizar estudios para establecer el tamaño mínimo que debe tener una población de esa especie para garantizar su viabilidad en el mediano y largo plazos. Estos análisis de poblaciones mínimas viables (MVP por sus siglas en inglés, Soulé, 1987) tienen la desventaja de requerir información detallada sobre la estructura y dinámica de las poblaciones. Al considerar que el número de especies que potencialmente podrían estar amenazadas se calcula en el orden de los miles, es claro que realizar estudios poblacionales para todas ellas será prohibitivamente caro en términos de tiempo y dinero. En vez de ello, una estrategia más eficiente es la de realizar análisis MVP para especies en situaciones críticas que realmente lo requieran y utilizar otros criterios más accesibles para identificar las especies en posible riesgo de extinción.

La ecología geográfica y la macroecología pueden proveer de este tipo de información en muy poco tiempo y con una inversión mínima de recursos financieros. El método simplemente consiste en aplicar las relaciones conocidas entre parámetros relacionados con la probabilidad de extinción (densidad poblacional natural pequeña, área de distribución restringida, especialización, tamaño corporal grande, posición alta en las cadenas tróficas u otros), con variables más fáciles de conocer. Por supuesto, este procedimiento sólo nos da una idea muy general sobre las especies que requerirían protección, pero se puede considerar como un primer paso para identificar aquellos taxones para los que sería conveniente realizar estudios poblacionales más detallados.

Una de las aplicaciones directas de la ecología geográfica en la conservación de especies particulares es en la identificación y clasificación de especies raras. Una especie puede ser rara de varias maneras (Rabinowitz, 1981; Rabinowitz *et al.*, 1986): (1) puede tener densidades poblacionales bajas, lo que aumenta la probabilidad de extinción estocástica; (2) puede tener un área de distribución restringida, lo que también aumenta la probabilidad de extinción y además limita el número de sitios en los que se puede proteger la especie; (3) puede ser un taxón especializado en uno o unos pocos tipos de hábitat, o (4) puede tener una combinación de dos o tres de las características anteriores.

El caso más complicado es cuando una especie presenta los tres tipos de rareza. La tuza michoacana (*Zygogeomys trichopus*), por ejemplo, subsiste en poblaciones muy pequeñas restringidas a las zonas boscosas de unos cuantos sitios de montaña en los alrededores de Pátzcuaro, Michoacán, México. La rápida pérdida de hábitats naturales en esta zona hace que la tuza seguramente se encuentre en un proceso acelerado hacia la extinción. Para identificar casos semejantes a éste, es posible usar las herramientas de la macroecología, por ejemplo las correlaciones de algunos atributos de las especies con su densidad local y área de distribución, para establecer categorías de rareza (Arita *et al.*, 1990; Gaston, 1994; Brown, 1995). Arita *et al.* (1990), por ejemplo, encontraron una correlación negativa entre la densidad local y el área de distribución para 100 especies de mamíferos neotropicales. Debido a esa correlación, existen más especies en algunas categorías de rareza que en otras. Además, la distribución de tamaños corporales de las especies mostró que las especies más grandes tienden a tener áreas de

distribución amplias pero a existir en densidades locales bajas, mientras que los más pequeños mostraron el patrón inverso. Por ejemplo, el puma (un mamífero grande) tiene una de las distribuciones más amplias entre los mamíferos neotropicales, pero siempre existe en densidades poblacionales bajas, mientras que varias especies de roedores (mamíferos pequeños) tienen distribuciones muy restringidas pero sus poblaciones siempre tienen densidades comparativamente altas (Arita *et al.*, 1990; Brown, 1995).

Trabajando en forma similar, es posible la catalogación de las especies que posiblemente requieren de mayor protección aún sin contar con datos exactos sobre su biología. Así, Ceballos y Navarro (1991) propusieron la primera lista completa de mamíferos mexicanos considerados en riesgo de extinción usando criterios indirectos de tipo macroecológico. Asimismo, al usar el área de distribución como medida de la rareza, y dar especial peso a las especies endémicas, es posible jerarquizar taxones o sitios de acuerdo con su prioridad de conservación, al nivel de un país o en comparaciones entre naciones (Ceballos y Brown, 1995; Arita *et al.*, 1997; Ceballos *et al.*, 1998).

### Selección de áreas prioritarias para la conservación.

Al usar los conceptos de la ecología geográfica y la macroecología, es posible diseñar sistemas eficientes de áreas naturales para la conservación (Pressey *et al.*, 1993; Humphries *et al.*, 1995). La idea fundamental es pasar de una estrategia 'oportunistista', en la que se seleccionan sitios por sus características individuales, a un auténtico diseño de un sistema que tome en cuenta las características del conjunto total (Pressey *et al.*, 1993). Idealmente, un sistema de áreas protegidas debe ser eficiente y flexible. La eficiencia se refiere a la posibilidad de proteger un alto porcentaje de las especies de una región (idealmente la totalidad de ellas) con el menor número posible de sitios. La flexibilidad tiene que ver con la posibilidad de escoger sitios alternativos si alguno de los prioritarios no puede protegerse por alguna razón biológica, social o política.

El procedimiento iterativo para construir sistemas eficientes que incluyan todas las especies de una región ya se explicó en la sección de complementariedad. Al usar este algoritmo, Arita y Santos del Prado (1999) encontraron que únicamente se necesitarían tres de las 11 provincias fisiográficas de México para garantizar la protección de las 12 especies de murciélagos nectarívoros del país. En un estudio más extenso realizado en Uganda, Howard *et al.* (1998) encontraron una coincidencia cercana entre conjuntos de áreas prioritarias identificadas usando diferentes grupos taxonómicos. Para aquel país, existe una congruencia entre las áreas prioritarias para plantas leñosas, mariposas diurnas y nocturnas, aves y pequeños mamíferos. Por el contrario, van Jaarsveld *et al.* (1998) encontraron una coincidencia muy baja entre las áreas prioritarias para artrópodos (mariposas, termitas, hormigas león y dos grupos de escarabajos) y para vertebrados (aves y mamíferos) en Sudáfrica. Asimismo, demostraron diferencias importantes dependiendo del nivel taxonómico en el que se realizaban los análisis: los resultados al nivel de especie no coincidieron con los del nivel de género o familia. Estos resultados indican que todavía existen algunas limitaciones que es necesario examinar para usar los algoritmos iterativos de complementariedad en la elección de sitios prioritarios para la conservación.

Otro procedimiento posible para analizar la complementariedad es el análisis combinatorio (Pressey, 1994). La idea de este sistema es sencilla: para una región con  $n$  sitios, se construyen todas las posibles combinaciones de sitios en pares, tríos, cuartetos, etc., para encontrar el número de combinaciones que incluyen todas las especies. El conjunto más eficiente será aquel que contenga todas las especies con el menor número de sitios, y que no necesariamente coincide con el conjunto de sitios que se encuentra usando el algoritmo iterativo.

El problema principal con el análisis combinatorio es la enorme cantidad de tiempo de cómputo que se requiere. El número de combinaciones posibles de  $n$  sitios en grupos de  $r$  sitios (por ejemplo,  $r = 2$  para pares,  $r = 3$  para tríos, etc.) es:

$$C = n! / r! (n-r)!$$

donde  $n!$  es el factorial de  $n = n(n-1)(n-2) \dots 1$ . Para una región con pocos sitios, digamos 10, el número de combinaciones por analizar no es muy alto, existen 45 posibles pares y 252 posibles conjuntos de cinco especies. Para regiones con más sitios, el número de combinaciones aumenta exponencialmente. Por ejemplo, para una región con 100 sitios, existen 4950 posibles pares, más de 75 millones de combinaciones de cinco sitios y  $5.36 \times 10^{20}$  combinaciones de 50 sitios. Aun la computadora personal más veloz tardaría siglos en procesar la información necesaria para encontrar el sistema más eficiente de sitios para la conservación. Por ello, aunque el análisis combinatorio es mucho más poderoso y puede garantizar el encontrar el sistema de áreas más eficiente, el método iterativo es preferido cuando el número de sitios es alto.

Otro concepto interesante del análisis combinatorio es el de la irremplazabilidad (Pressey, 1994). El coeficiente de irremplazabilidad de un sitio es el porcentaje de combinaciones de sitios que incluyen todas las especies en las que el sitio en cuestión está incluido. Por ejemplo, si en el caso de la región con 10 sitios, 45 de las 252 combinaciones de cinco regiones contienen todas las especies y de esas 45 combinaciones 20 incluyen a la región A, entonces A tiene un coeficiente de irremplazabilidad de  $20/45 = 0.44$  para combinaciones de cinco sitios. Para calcular el coeficiente completo habría que determinar todas las combinaciones posibles de pares, tríos, cuartetos, etc.

Evidentemente, los sitios que contienen especies con distribución restringida tienen valores más altos de irremplazabilidad. En el caso extremo, si un sitio B tiene una especie que es endémica de ese sitio, su coeficiente de irremplazabilidad será de 1.0, ya que todas las combinaciones de sitios que incluyen todas las especies deberán contener necesariamente al sitio B. Aquí se demuestra nuevamente la relación directa entre el área de distribución de las especies y conceptos tales como diversidad beta, anidamiento, complementariedad e irremplazabilidad.

## Conclusiones

La ecología geográfica y la macroecología son disciplinas relativamente jóvenes que han pasado por una 'crisis de identidad' en el caso de la primera y por un período formativo en el caso de la segunda. En años recientes, la disponibilidad de computadoras personales cada vez más poderosas y la consecuente capacidad de analizar bases de datos cada vez más complejas, han permitido un renacimiento del interés por la ecología geográfica y un rápido desarrollo de la macroecología. Asimismo, el énfasis que diferentes ciencias han puesto en el estudio de los fenómenos a diferentes escalas ha proporcionado marcos conceptuales para los análisis que vinculan la diversidad local con la regional. Finalmente, la reciente explosión de estudios sobre biodiversidad y su conservación han dado una razón de ser práctica a los estudios ecológicos a grandes escalas. En este contexto, el futuro de la ecología geográfica y la macroecología se ve lleno de retos conceptuales y aplicados. Sin duda, lo mejor de ambas disciplinas está aún por venir.

## Agradecimientos

Nuestra percepción de los conceptos e ideas presentados en este capítulo ha resultado de las enriquecedoras discusiones académicas que hemos tenido con varios de nuestros colegas y estudiantes. Entre ellos, queremos agradecer a P. Balvanera, J. H. Brown, E. Ezcurra, O. Flores, P. Marquet, C. Moreno, C. Mourelle, A. Ruggiero, J. Soberón, M. E. Soulé, J. Uribe y L. B. Vázquez. Nuestras investigaciones sobre ecología geográfica y macroecología han sido financiadas principalmente a través de apoyos proporcionados o gestionados por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO).

## Referencias

- Allen, T. F. H. y T. B. Starr. 1982. *Hierarchy perspectives for ecological complexity*. University of Chicago Press, Chicago.
- Anderson, S. 1985. The theory of range-size (RS) distributions. *Amer. Mus. Novit.*, 2833: 1-20.
- Andrewartha, H. G. y L. C. Birch. 1954. *The distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press, Chicago.
- Arita, H. T. 1993. Riqueza de especies de la mastofauna de México, pp. 109-128. En: *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (R. A. Medellín y G. Ceballos, eds.), Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México, D. F.
- Arita, H. T. 1997. Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatan, Mexico. *J. An. Ecol.*, 66: 83-97.
- Arita, H. T. y F. Figueroa. 1999. Geographic patterns of body-mass diversity in Mexican mammals. *Oikos*, 85:310-319.
- Arita, H. T. y K. Santos del Prado. 1999. Conservation biology of nectar-feeding bats in Mexico. *J. Mammal.*, 80: 31-41.
- Arita, H. T., J. G. Robinson y K. H. Redford. 1990. Rarity in neotropical forest mammals and its ecological correlates. *Conserv. Biol.*, 4: 181-192.
- Arita, H. T., F. Figueroa, A. Frisch, P. Rodríguez y K. Santos del Prado. 1997. Geographical range size and the conservation of Mexican mammals. *Conserv. Biol.*, 11: 92-100.
- Belyea, L. R. y J. Lancaster. 1999. Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, 86:45-54.
- Blackburn, T. M. y K. J. Gaston. 1994a. Animal body size distributions change as more species are described. *Proc. R. Soc. London B, Biol. Sci.*, 257: 293-297.
- Blackburn, T. M. y K. J. Gaston. 1994b. Animal body size distributions: Patterns, mechanisms and implications. *Trends Ecol. Evol.*, 9: 471-474.
- Blackburn, T. M. y K. J. Gaston. 1996. The distribution of bird species in the New World: Patterns in species turnover. *Oikos*, 77: 146-152.
- Blackburn, T. M. y K. J. Gaston. 1998. Some methodological issues in macroecology. *Amer. Natur.*, 151: 68-83.
- Blackburn, T. M., J. Lawton y J. N. Perry. 1992. A method of estimating the slope of upper bounds of plots of body size and abundance for natural assemblages. *Oikos*, 65: 107-112.
- Bowers, M. A. y J. H. Brown. 1982. Body size and coexistence in desert rodents: Chance or community structure? *Ecology*, 63: 391-400.
- Brooks, D. L. 1985. Historical ecology: a new approach to studying the evolution of ecological associations. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 72: 660-680.
- Brooks, D. L. y D. A. McLennan. 1991. *Phylogeny, ecology, and behavior*. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, J. H. 1975. Geographical ecology of desert rodents, pp. 315-341 in: *Ecology and evolution of communities* (M. L. Cody y J. Diamond, eds.), Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Brown, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *Amer. Natur.*, 124: 255-279.
- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, J. H. 1999. The legacy of Robert MacArthur: From geographical ecology to macroecology. *J. Mammal.*, 80: 333-344.
- Brown, J. H. y A. C. Gibson. 1983. *Biogeography*. Mosby, Saint Louis, Missouri.
- Brown, J. H. y B. A. Maurer. 1987. Evolution of species assemblages: Effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of North American avifauna. *Amer. Natur.*, 130: 1-17.
- Brown, J. H. y B. A. Maurer. 1989. Macroecology: The division of food and space among species on continents. *Science*, 243: 1145-1150.
- Brown, J. H. y P. F. Nicoletto. 1991. Spatial scaling of species composition: Body masses of North American land mammals. *Amer. Natur.*, 138: 1478-1512.

- Brown, J. H., P. A. Marquet y M. L. Taper.** 1993. Evolution of body size: Consequences of an energetic definition of fitness. *Amer. Natur.*, 142: 573-584.
- Brown, J. H., G. C. Stevens y D. W. Kaufman.** 1996. The geographic range: Size, shape, boundaries and internal structure. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 27: 597-623.
- Brown, J. H., D. W. Davidson, J. C. Munger y R. S. Inouye.** 1986. Experimental community ecology: The desert granivore system, pp. 41-61. En: *Community ecology* (J. M. Diamond y T. J. Case, eds.), Harper and Row, Nueva York.
- Brown, W. L. y E. O. Wilson.** 1956. Character displacement. *Syst. Zool.*, 5: 49-64.
- Caley, M. J. y D. Schluter.** 1997. The relationship between local and regional diversity. *Ecology*, 78: 70-80.
- Cameron, G. N. y D. Scheel.** 1993. A GIS model of the effect of global climate change on mammals. *Geocarto Int.*, 8: 19-32.
- Ceballos, G. y J. H. Brown.** 1995. Global patterns of mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Conserv. Biol.*, 9: 559-568.
- Ceballos, G. y D. Navarro.** 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals, pp. 167-198. En: *Latin American mammalogy: History, diversity and conservation* (M. Mares y D. J. Schmidly, eds.), University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Ceballos, G., P. Rodríguez y R. A. Medellín.** 1998. Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: Mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Ecol. Appl.*, 8: 8-17.
- Cody, M. L.** 1975. Toward a theory of continental species diversity: Bird distribution over Mediterranean habitat gradients, pp. 214-257. En: *Ecology and evolution of communities* (M. L. Cody y J. Diamond, eds.), Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Cody, M. L.** 1993. Bird diversity components within and between habitats in Australia, pp. 147-158. En: *Species diversity in ecological communities, historical and geographical perspectives* (R. E. Ricklefs y D. Schluter, eds.), University of Chicago Press, Chicago.
- Cody, M. L. y J. Diamond.** 1975. *Ecology and evolution of communities.* Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Colwell, R. K. y J. A. Coddington.** 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philos. Trans. R. Soc. London B*, 345: 101-118.
- Colwell, R. K. y G. C. Hurtt.** 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *Amer. Natur.*, 144: 570-595.
- Connor, E. F. y D. Simberloff.** 1979. The assembly of species communities: Chance or competition? *Ecology*, 60: 1132-1140.
- Cook, R. R.** 1995. The relationship between nested subsets, habitat subdivision and species diversity. *Oecologia*, 101: 205-210.
- Cornell, H. V. y J. H. Lawton.** 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective. *J. An. Ecol.*, 61: 1-12.
- Damuth, J.** 1981. Population density and body size in mammals. *Nature*, 290: 699-700.
- Darlington, P. J.** 1957. *Zoogeography.* Wiley, Nueva York.
- Darwin, C.** 1859. *On the origin of species by means of natural selection.* John Murray, Londres.
- Dayan, T. y D. Simberloff.** 1998. Size patterns among competitors: Ecological character displacement and character release in mammals, with special reference to island populations. *Mamm. Rev.*, 28: 99-124.
- Dial, K. P. y J. M. Marzluff.** 1988. Are the smallest organisms the most diverse? *Ecology*, 69: 1620-1624.
- Diamond, J.** 1975. Assembly of species communities, pp. 342-444. En: *Ecology and evolution of communities* (M. L. Cody y J. M. Diamond, eds.), Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Diamond, J. M.** 1986. Overview: Laboratory experiments, field experiments, and natural experiments, pp. 3-22. En: *Community ecology* (J. M. Diamond y T. J. Case, eds.), Harper y Row, Nueva York.
- Diamond, J. M. y M. E. Gilpin.** 1982. Examination of the "null" model of Connor and Simberloff for species co-occurrences on islands. *Oecologia* 52:64-74.
- Diamond, J. M. y R. M. May.** 1976. Island biogeography and the design of natural reserves, pp. 163-186. En: *Theoretical ecology: Principles and applications* (R. M. May, ed.), Blackwell, Oxford.
- Dobzhansky, T.** 1950. Evolution in the tropics. *Amer. Sci.*, 38: 209-211.
- Edwards, P. J., R. M. May y N. R. Webb.** 1994. *Large-scale ecology and conservation biology.* Blackwell Scientific, Oxford.
- Eisenberg, J. F.** 1981. *The mammalian radiations.* University of Chicago Press, Chicago.
- Elton, C.** 1932. *The ecology of animals.* Methuen, Londres.
- Enquist, B. J., J. H. Brown y G. B. West.** 1998. Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature*, 395: 163-165.
- Fauth, J. E., J. Bernardo, M. Camara, W. J. Resetarits, Jr., J. Van Buskirk y S. A. McCollum.** 1996. Simplifying the jargon of community ecology: A conceptual approach. *Amer. Natur.*, 147: 282-286.
- Fjeldsa, J.** 1994. Geographical patterns for relict and young species of birds in Africa and South America and implications for conservation priorities. *Biodiv. Conserv.*, 3: 207-226.
- Fox, B. J.** 1989. Small-mammal community patterns in Australian heathlands: A taxonomically based rule for species assembly, pp. 91-103. En: *Patterns in the structure of mammalian communities* (D. W. Morris, Z. Abramsby, B. J. Fox y M. R. Willig, eds.), Special Publication, The Museum, Texas Tech University 28, Lubbock, Texas.
- Fox, B. J. y J. H. Brown.** 1993. Assembly rules for functional groups in North American desert rodent communities. *Oikos*, 67: 358-370.
- Fox, B. J. y G. L. Kirkland.** 1992. An assembly rule for functional groups applied to North American soricid communities. *J. Mammal.*, 73: 491-503.
- Gaston, K. J.** 1990. Patterns in the geographical ranges of species. *Biol. Rev.*, 65: 105-129.
- Gaston, K. J.** 1994. *Rarity.* Chapman y Hall, Londres.
- Gaston, K. J.** 1996. Species-range-size distributions: patterns, mechanisms and implications. *Trends Ecol. Evol.*, 11: 197-201.
- Gaston, K. J. y T. M. Blackburn.** 1996a. Global scale macroecology: interactions between population size, geographic range and body size in the Anseriformes. *J. An. Ecol.*, 65: 701-714.
- Gaston, K. J. y T. M. Blackburn.** 1996b. Range size-body size relationships: Evidence of scale dependence. *Oikos*, 75: 479-485.
- Gaston, K. J. y J. H. Lawton.** 1990. Effects of scale and habitat on the relationship between regional distribution and local abundance. *Oikos*, 58: 329-335.
- Gaston, K. J., T. M. Blackburn y J. I. Spicer.** 1998. Rapoport's rule: Time for an epitaph? *Trends Ecol. Evol.*, 13: 70-74.
- Gause, G. F.** 1934. *The struggle for existence.* Williams and Wilkins, Baltimore.
- Gilpin M. E., M. P. Carpenter y M. J. Pomerantz.** 1986. The assembly of a laboratory community: Multispecies competition in *Drosophila*, pp. 23-40. En: *Community ecology* (J. M. Diamond y T. J. Case, eds.), Harper y Row, Nueva York.
- Gilpin, M. E. y J. M. Diamond.** 1982. Factors contributing to non-randomness in species co-occurrences on islands. *Oecologia*, 52: 75-84.
- Gottelli, N. J. y G. R. Graves.** 1996. *Null models in ecology.* Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Hairston, N. G.** 1989. *Ecological experiments: Purpose, design, and execution.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Hanski, I.** 1982. Dynamics of regional distributions: the core and satellite species hypothesis. *Oikos*, 38: 210-221.
- Hanski, I., J. Kouki y A. Halkka.** 1993. Three explanations of the positive relationship between distribution and abundance of species, pp. 108-116. En: *Species diversity in ecological communities* (R. E. Ricklefs y D. Schluter, eds.), University of Chicago Press, Chicago.
- Hanski, I. y M. E. Gilpin (eds.).** 1997. *Metapopulation biology.* Academic Press, Nueva York.
- Harrison, S., S. Ross y J. H. Lawton.** 1992. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *J. An. Ecol.*, 67: 151-158.

- Harvey, P. H., R. K. Colwell, J. W. Silvertown y R. M. May.** 1983. Null models in ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 14: 189-211.
- Higgs, A. J. y M. B. Usher.** 1980. Should nature reserves be large or small? *Nature* 285:568-569.
- Holling, C. S.** 1992. Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecol. Mon.*, 62: 447-502.
- Howard, P. C., P. Viskanic, T. R. B. Davenport, F. W. Kigenyi, M. Baltzer, C. J. Dickinson, J. S. Lwanga, R. A. Matthews y A. Balmford.** 1998. Complementarity and the use of indicator groups for reserve selection in Uganda. *Nature*, 394: 472-475.
- Humphries, C. J., P. H. Williams y R. I. Vane-Wright.** 1995. Measuring biodiversity value for conservation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 26: 93-111.
- Hutchinson, G. E.** 1957. Concluding remarks. *Cold Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22: 415-427.
- Hutchinson, G. E.** 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *Amer. Natur.*, 93: 145-159.
- Hutchinson, G. E. y R. H. MacArthur.** 1959. A theoretical ecological model of size distributions among species of animals. *Amer. Natur.*, 93: 117-125.
- Kingsland, S. E.** 1985. *Modeling nature: Episodes in the history of population ecology.* University of Chicago Press, Chicago.
- Kozlowski, J. y J. Weiner.** 1997. Interspecific allometries are by-products of body size optimization. *Amer. Natur.*, 149: 352-380.
- Krebs, C. J.** 1993. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance.* 4ta. edición. Addison-Wesley, Nueva York.
- LaBarbera, M.** 1989. Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 20: 97-117.
- Lawton, J. H., S. Nee, A. J. Letcher y P. H. Harvey.** 1994. Animal distributions: Patterns and processes, pp. 41-58. En: *Large-scale ecology and conservation biology* (P. J. Edwards, R. M. May y N. R. Webb, eds.), Blackwell Scientific, Oxford.
- Levin, S. A.** 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73: 1943-1967.
- MacArthur, R. H.** 1965. Patterns of species diversity. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.*, 40: 510-533.
- MacArthur, R. H.** 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species.* Harper and Row, Nueva York.
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson.** 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17: 373-387.
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson.** 1967. *The theory of island biogeography.* Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.
- Magurran, A.** 1988. *Ecological diversity and its measurement.* Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Marquet, P. A. y H. Cofré.** 1999. Large temporal and spatial scales in the structure of mammalian assemblages in South America: A macroecological approach. *Oikos*, 85: 299-309.
- Maurer, B. A., J. H. Brown y R. D. Rusler.** 1992. The micro and macro in body size evolution. *Evolution*, 46: 939-953.
- May, R. M.** 1975. Patterns of species abundance and diversity, pp. 81-120. En: *Ecology and evolution of communities* (M. L. Cody y J. Diamond, eds.), Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- May, R. M.** 1988. How many species are there on earth? *Science*, 241: 1441-1449.
- McDonald, K. A. y J. H. Brown.** 1992. Using montane mammals to model extinction due to global change. *Conserv. Biol.*, 6: 409-415.
- McNab, B. K.** 1973. Energetics and the distribution of vampires. *J. Mammal.*, 54: 131-144.
- Medellín, R. A.** 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conserv. Biol.*, 8: 780-799.
- Michener, C. C.** 1975. The Brazilian bee problem. *Annu. Rev. Entomol.*, 20: 399-416.
- Mittermeier, R. A. y C. G. de Mittermeier.** 1992. La importancia de la diversidad biológica de México, pp. 63-73. En: *México ante los retos de la biodiversidad* (J. Sarukhán y R. Dirzo, eds.), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F.
- Mladenoff, D. J., T. A. Sickley, R. G. Haight y A. P. Wydeven.** 1995. A regional landscape analysis and prediction of favorable gray wolf habitat in the northern Great Lakes region. *Conserv. Biol.*, 9: 279-295.
- Morse, D. R., J. H. Lawton, M. M. Dodson y M. H. Williamson.** 1985. Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths. *Nature*, 314: 731-732.
- Morse, D. R., N. E. Stock, y J. H. Lawton.** 1988. Species numbers, species abundance, and body length relationships of arboreal beetles in Bornean lowland rain forest trees. *Ecol. Entomol.*, 13: 2-37.
- Mourelle, C. y E. Ezcurra.** 1997. Differentiation diversity of Argentine cacti and its relationship to environmental factors. *J. Veg. Sci.*, 8: 547-558.
- Nee, S., A. F. Read, J. J. D. Greenwood y P. H. Harvey.** 1991. The relationship between abundance and body size in British birds. *Nature*, 351: 312-313.
- O'Neill, R. V., D. L. DeAngelis, J. B. Waide y T. F. H. Allen.** 1986. *A hierarchical concept of ecosystems.* Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.
- Pagel, M. D., R. M. May y A. R. Collie.** 1991. Ecological aspects of the geographical distribution and diversity of mammalian species. *Amer. Natur.*, 137: 791-815.
- Patterson, B. D.** 1984. Mammalian extinction and biogeography in the southern Rocky Mountains, pp. 247-293. En: *Extinctions* (M. H. Niteki, ed.), University of Chicago Press, Chicago.
- Patterson, B. D. y W. Attmar.** 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biol. J. Linn. Soc.*, 28: 65-82.
- Patterson, B. D. y J. H. Brown.** 1991. Regionally nested patterns of species composition in granivorous rodent assemblages. *J. Biogeogr.*, 18: 395-402.
- Peters, R. H.** 1983. *The ecological implications of body size.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Pressey, R. L.** 1994. Shades of irreplaceability: Towards a measure of the contribution of sites to a reservation goal. *Biodiv. Conserv.*, 3: 242-262.
- Pressey, R. L., C. J. Humphries, C. R. Margules, R. I. Vane-Wright y P. H. Williams.** 1993. Beyond opportunism: Key principles for systematic reserve selection. *Trends Ecol. Evol.*, 8: 124-128.
- Preston, F. W.** 1962a. The canonical distribution of commonness and rarity: Part I. *Ecology*, 43: 185-215.
- Preston, F. W.** 1962b. The canonical distribution of commonness and rarity: Part II. *Ecology*, 43: 410-432.
- Quammen, D.** 1997. *The song of the dodo, island biogeography in an age of extinctions.* Touchstone Books, Nueva York.
- Rabinowitz, D.** 1981. Seven forms of rarity, pp. 205-217. En: *The biological aspects of rare plant conservation* (J. Synge, ed.), Wiley, Chichester, Reino Unido.
- Rabinowitz, D., S. Cairns y T. Dillon.** 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles, pp. 182-204. En: *Conservation biology: The science of scarcity and diversity* (M. E. Soulé, ed.), Sinauer, Sunderland, Mass.
- Rapoport, E. H.** 1975. *Areografía: Estrategias geográficas de las especies.* Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- Rapoport, E. H.** 1982. *Areography: Geographical strategies of species.* Pergamon Press, Oxford.
- Repaski, R. R.** 1991. Temperature and the northern distributions of wintering birds. *Ecology*, 72: 2274-2285.
- Rhode, K.** 1996. Rapoport's rule is a local phenomenon and cannot explain latitudinal gradients in species diversity. *Biodiv. Lett.*, 3: 10-13.
- Ricklefs, R. E.** 1987. Community diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science*, 235: 167-171.
- Ricklefs, R. E. y D. Schluter.** 1993. *Species diversity in ecological communities.* University of Chicago Press, Chicago.
- Robinson, J. F. y K. H. Redford.** 1986. Body size, diet and population density of Neotropical forest mammals. *Amer. Natur.*, 128: 665-680.
- Rodríguez, P.** 1999. Patrones geográficos de diversidad alfa y beta en los mamíferos de México. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, UNAM.

- Root, T.** 1988. Environmental factors associated with avian distributional boundaries. *J. Biogeogr.*, 15: 489-505.
- Rosenzweig, M. L.** 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ruggiero, A.** 1994. Latitudinal correlates of the sizes of mammalian geographical ranges in South America. *J. Biogeogr.*, 21: 545-559.
- Ruggiero, A. y J. Lawton.** 1998. Are there latitudinal and altitudinal Rapoport effects in the geographic ranges of Andean passerine birds? *Biol. J. Linn. Soc.*, 63: 283-304.
- Sarukhán, J., J. Soberón y J. Larson-Guerra.** 1996. Biological conservation in a high beta-diversity country, pp. 246-263. En: *Biodiversity, science and development towards a new partnership* (F. diCastri y T. Younes, eds.), CAB International, Wallingford, Oxon.
- Scharf, F. S., F. Juanes y M. Sutherland.** 1998. Inferring ecological relationships from the edges of scatter diagrams: comparison of regression techniques. *Ecology*, 79: 448-460.
- Scheel, D., T. L. S. Vincent y G. N. Cameron.** 1996. Global warming and the species richness of bats in Texas. *Conserv. Biol.*, 10: 452-464.
- Schmidt-Nielsen, K.** 1984. *Scaling, why is animal size so important?* Cambridge University Press, Cambridge.
- Scott, J. H., E. A. Norse, H. Arita, A. Dobson, J. A. Estes, M. Foster, B. Gilbert, D. B. Jensen, R. L. Knight, D. Mattson y M. E. Soulé.** 1999. The issue of scale in selecting and designing biological reserves, pp. 19-37. En: *Continental conservation, scientific foundations of regional reserve networks* (M. E. Soulé y J. Terborgh, eds.), Island Press, Washington, D.C.
- Scott, J. M., T. H. Tear y F. W. Frank.** 1996. *Gap analysis: A landscape approach to biodiversity planning*. American Society for Photogrammetry and Remote Sensing, Baltimore, Maryland.
- Shmida, A. y M. V. Wilson.** 1985. Biological determinants of species diversity. *J. Biogeogr.*, 12: 1-20.
- Simberloff, D.** 1974. Equilibrium theory of island biogeography and ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 161-182.
- Simberloff, D.** 1976. Experimental zoogeography of islands: effects of island size. *Ecology*, 57: 629-648.
- Simberloff, D. y L. G. Abele.** 1976. Island biogeography theory and conservation practice. *Science*, 191: 285-286.
- Simberloff, D. y W. Boecklen.** 1981. Santa Rosalia reconsidered: Size ratios and competition. *Evolution*, 35: 1206-1228.
- Simmons, N. B. y R. S. Voss.** 1998. The mammals of Paracou, French Guiana: A Neotropical lowland rainforest fauna. Part I. Bats. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 237: 1-219.
- Soulé, M. E.** 1987. *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Soulé, M. E. y D. Simberloff.** 1986. What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves? *Biol. Conserv.*, 35: 19-40.
- Soulé, M. E. y J. Terborgh.** 1999. *Continental conservation, scientific foundations of regional reserve networks*. Island Press, Washington, D.C.
- Stevens, G. C.** 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *Amer. Natur.*, 133: 240-256.
- Stone, L., T. Dayan y D. Simberloff.** 1996. Community-level assembly patterns unmasked: The importance of species' differing geographical ranges. *Amer. Natur.*, 148: 997-1015.
- Strong, D. R., Jr., L. A. Szyska y D. Simberloff.** 1979. Tests of community-wide character displacement against null hypotheses. *Evolution*, 33: 897-913.
- Strong, D. R., Jr., D. Simberloff, L. G. Abele y A. B. Thistel.** 1984. *Ecological communities: Conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.
- Sugihara, G. y R. M. May.** 1990. Applications of fractals in ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 5: 79-86.
- Toledo, V. M.** 1994. La diversidad biológica de México, nuevos retos para la investigación de los noventa. *Ciencias*, 34: 43-9.
- Underwood, A. J.** 1997. *Experiments in ecology: Their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press, Cambridge.
- van Jaarsveld, A. S., S. Freitag, S. L. Chown, C. Muller, S. Koch, H. Hull, C. Bellamy, M. Krüger, S. Endrody-Younga, M. W. Mansell y C. H. Scholtz.** 1998. Biodiversity assessment and conservation strategies. *Science*, 279: 2106-2108.
- Van Valen, L. M.** 1973. Body size and number of plants and animals. *Evolution*, 27: 27-35.
- Vane-Wright, R. I., C. J. Humphries y P. H. Williams.** 1991. What to protect? Systematics and the agony of choice. *Biol. Conserv.*, 55: 235-254.
- West, G. B., J. H. Brown y B. J. Enquist.** 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276: 122-126.
- Whittaker, R. H.** 1960. Vegetation of the Sikiyo Mountains, Oregon and California. *Ecol. Mon.*, 30: 279-338.
- Whittaker, R. H.** 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21: 213-251.
- Whittaker, R. H.** 1977. Evolution of species diversity in land-plant communities. *Evol. Biol.*, 10: 1-67.
- Wiens, J. A.** 1989. Spatial scaling in ecology. *Funct. Ecol.*, 3: 385-397.
- Wiens, J. A., J. F. Addicott, T. J. Case y J. Diamond.** 1986. Overview: The importance of spatial and temporal scale in ecological investigations, pp. 145-153. En: *Community ecology* (J. M. Diamond y T. J. Case, eds.), Harper y Row, Nueva York.
- Wilbur, H. M.** 1987. Regulation of structure in complex systems: experimental temporary pond communities. *Ecology*, 68: 1437-1452.
- Willig, M. R. y E. A. Sandlin.** 1991. Gradients of species density and species turnover in New World bats: a comparison of quadrat and band methodologies, pp. 81-96. En: *Latin American mammalogy: History, diversity and conservation* (M. Mares y D. J. Schmidly, eds.), University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Wilson, E. O. y E. O. Willis.** 1975. Applied biogeography, pp. 522-534. En: *Ecology and evolution of communities* (M. L. Cody y J. M. Diamond, eds.), Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Wilson, M. B. y A. Shmida.** 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *J. Ecol.*, 72: 1055-1064.
- Worthen, W. B.** 1996. Community composition and nested-subset analyses: Basic description for community ecology. *Oikos*, 76: 417-426.
- Wright, D. H. y J. H. Reeves.** 1992. On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia*, 92: 416-428.
- Zeveloff, S. I. y M. S. Boyce.** 1988. Body size patterns in North American mammal faunas, pp. 123-146. En: *Evolution of life histories of mammals* (M. S. Boyce, ed.), Yale University Press, New Haven.