

ESCALAS Y DIVERSIDAD DE ESPECIES

Pilar Rodríguez y Ella Vázquez-Domínguez

El estudio de la diversidad a diferentes escalas de análisis se ha venido desarrollando desde hace más tiempo del que se ha reconocido explícitamente. El objeto de estudio de la biogeografía ha sido la variación en la riqueza de especies entre grandes unidades biogeográficas y los procesos, sobre todo históricos, que explican el por qué de esta variación. A su vez, los estudiosos de la ecología originalmente se centraron en analizar la composición de especies en las comunidades y en tratar de entender los procesos, fundamentalmente locales como el clima, heterogeneidad ambiental e interacciones bióticas, que explicaran los patrones de riqueza observados. Estas dos visiones corresponden a dos puntos de un continuo del que también forman parte otras escalas espaciales como son el paisaje, los biomas, continentes o incluso todo el planeta.

Hasta la década de los setentas existía una separación tajante entre la escala de interés de una y otra disciplina, visión que fue modificándose paulatinamente. Por ejemplo, en la década de los ochentas, los ecólogos empezaron a considerar formalmente también el efecto de factores históricos (Brown y Maurer, 1987, 1989) y, en general, de factores que operan a grandes escalas y que están directamente relacionados con lo que sucede en las comunidades locales. A su vez, hubo un reconocimiento cada vez mayor acerca del hecho que los procesos a nivel local también afectan la diversidad de especies a escalas regionales (Ricklefs y Schluter, 1993; para una revisión del tema ver Arita y Rodríguez, 2001).

En la actualidad, existe la idea más o menos generalizada de la necesidad de integrar factores que operan a distintas escalas para entender la diversidad local de especies (Ricklefs y Schluter, 1993; Lawton, 1999). Se ha enfatizado el entender las interrelaciones entre las distintas escalas de análisis y el intentar integrar una teoría unificada de la diversidad (Azovsky, 2000; Hubbell, 2000; Bell, 2001). Así, mientras algunas propuestas destacan la importancia de unificar dos formas de estudiar o aproximarse a la evaluación de los patrones de diversidad: aquella que involucra los factores climáticos, biogeográficos y ecológicos, junto con el poder explicativo que tienen los modelos estadísticos con posibilidades predictivas (*e.g.* modelaje y proyecciones paleoclimáticas) (Whittaker *et al.*, 2001; ver más adelante), otras intentan demostrar que los patrones de diversidad observados en la naturaleza, como la relación entre el número de especies y el área de distribución, no son resultado de procesos ecológicos (*i.e.* resultado de la competencia o la heterogeneidad ambiental), sino el producto de eventos aleatorios (Hubbell, 2000; Bell, 2001).

En la primera sección de este capítulo explicaremos algunos conceptos básicos de escalas utilizados en macroecología y en general en ecología. Aunque se reconocen diferentes niveles de organización de la diversidad, *e.g.* desde genes hasta ecosistemas, la mayoría de los análisis sobre variación espacial se refieren a la biodiversidad medida como el número de especies observadas o estimadas que se encuentran en un área determinada (riqueza de especies); es por eso que nos centraremos en las escalas espaciales más utilizadas, el enfoque alfa, beta y gamma, y el enfoque regional-local. Posteriormente realizaremos una breve revisión de los factores relevantes a diferentes escalas y ejemplificaremos la manera en que una misma variable (área y productividad) puede asociarse de distintas maneras a la riqueza de especies dependiendo de la escala de análisis. Finalmente, explicaremos algunas de las ideas actuales principales respecto a la integración de los patrones de diversidad a distintas escalas, las nuevas herramientas metodológicas para llevar a cabo esta integración y el futuro de este complejo campo de estudio.

Escalas de diversidad

En macroecología, área de investigación que integra la perspectiva de escalas espaciales amplias y escalas temporales largas en el estudio de la ecología, se hace una distinción entre 'escalas grandes' y 'escalas pequeñas' de la siguiente manera: escalas grandes se refiere a áreas de gran extensión, y es una definición distinta al sentido cartográfico donde se entiende por escalas grandes a áreas pequeñas. De igual forma, escalas pequeñas, o escalas locales en un sentido macroecológico, se refieren a áreas de extensión reducida donde ocurren procesos como son las interacciones entre las especies, competencia, depredación, entre otras (Blackburn y Gaston, 2002).

Además de esta división general de escalas espaciales, también existen enfoques diferentes para estudiar la diversidad a estas distintas escalas; entre éstos, uno distingue tres tipos de diversidad, alfa, beta y gamma (Whittaker, 1960), y otro hace la distinción entre la escala local y la regional (Cornell y Lawton, 1992). Ambos enfoques están estrechamente vinculados.

Enfoques alfa, beta y gamma. La idea de separar a la diversidad en tres componentes, alfa, beta y gamma, fue acuñada por Whittaker (1960) y todavía es considerada como una forma de esquemmatizar jerárquicamente la diversidad e incorporar el factor escala (Whittaker *et al.*, 2001). Esto es, son niveles que definen aspectos diferentes de la diversidad y cuyas variables asociadas también difieren (Cuadro 1). La diversidad gamma es el número de especies a nivel regional; la diversidad alfa se define como el número de especies a nivel local y la diversidad beta es, en su definición más general, la diferencia en composición de especies entre comunidades (Cuadro 1).

Uno de los inconvenientes asociados a este enfoque tiene que ver con la definición de las escalas ¿cuánto mide una localidad?, ¿con qué criterios se delimita una región? Estas preguntas no tienen una respuesta clara. La decisión de dónde termina una escala y empieza la otra depende principalmente del grupo de estudio y de los objetivos del trabajo. Shmida y Wilson (1985) sugirieron que para plantas terrestres, la escala espacial de 10^2 - 10^4 m² es apropiada en términos de alfa y 10^6 - 10^8 m² para gamma. Sin embargo, para otros estudios se ha considerado como diversidad alfa cuadros de 0.5 grados de latitud-longitud (2500 km²) y como diversidad gamma, cuadrantes de 4 grados de latitud-longitud (160,000 km²) (Arita y Rodríguez, 2002). Lo que se reconoce sin lugar a dudas, es que las escalas espaciales a las que alfa, beta y gamma operan varían entre taxones, dado, entre otros factores, por el hecho que los diferentes taxones de plantas y animales terrestres y acuáticos difieren en varios órdenes de magnitud en cuanto al tamaño corporal (Whittaker *et al.*, 2001).

Los componentes alfa y beta pueden combinarse de muchas maneras para dar como resultado la diversidad gamma (Wilson y Shmida, 1984; Shmida y Wilson, 1985). Por ejemplo, dos regiones pueden contener el mismo número de especies, pero diferir en la importancia relativa de la diversidad local y el recambio de especies. En una de las regiones una alta diversidad gamma puede explicarse por una también elevada riqueza de especies (alfa) en todas sus localidades. En la otra región, en contraste, la elevada riqueza regional puede deberse a un fuerte recambio de especies (beta), aunque las localidades no sean particularmente diversas. La diversidad beta fue un concepto originalmente

Cuadro I. Relación jerárquica de diferentes escalas de diversidad propuestas y los factores (variables) relacionados con los patrones de diversidad (Modificado de Whittaker *et al.*, 2001).

Escala espacial ^a	Cody ^b	Godfray ^c	Patrón	Variables explicativas ^d	
				Whittaker	Godfray
Local	Alfa	Local	Riqueza de especies dentro de comunidades/parches	Microambiente, interacciones bióticas (<i>e.g.</i> pastoreo)	Productividad, relaciones interespecíficas, influencia de lo regional sobre local, variación con la escala
Paisaje	Beta	Regional	Recambio de especies entre comunidades (beta); inventario a nivel del paisaje	Topografía, perturbaciones (<i>e.g.</i> fuego), suelos	Productividad, otros factores ambientales
Regional	Gamma	Global	Sobrelapamiento de especies, áreas de distribución, gradiente latitudinal	Dinámica agua-energía, clima y sus cambios, patrones históricos residuales	Especiación, extinción, emigración, inmigración
Inter-regional/continental			Reemplazo de taxones (<i>e.g.</i> mamíferos placentarios por marsupiales)	Tectónica de placas, cambios ambientales mayores (<i>e.g.</i> catastróficos)	

^aEscalas descritas por Whittaker *et al.* (2001). ^bCody (1975) y ^cGodfray y Lawton (2001). ^dSe listan algunas de las variables únicamente, según la descripción de Whittaker *et al.* (2001) y según Godfray y Lawton (2001).

planteado para escalas locales (Whittaker, 1960), pero dada su utilidad para entender la forma en que se relacionan la diversidad alfa y gamma, su aplicación se ha extendido a diferentes escalas espaciales y se ha identificado, además, como un factor de escalamiento de la diversidad. Los estudios realizados hasta el momento revelan que la diversidad beta varía en distintas regiones (Gaston y Blackburn, 2000) y varía entre distintos grupos taxonómicos en una misma región (Harrison *et al.*, 1992); sin embargo, aún no es posible identificar patrones generales en este nivel de diversidad equiparables, por ejemplo, al gradiente latitudinal de riqueza de especies (Gaston y Blackburn, 2000). Tampoco abundan los ejemplos en los que se estudie de manera sistemática el efecto de la escala en la diversidad beta de una misma región. Una excepción es el estudio realizado por Crawley y Harral (2001), quienes recolectaron datos de plantas de Gran Bretaña a 11 escalas espaciales diferentes, de 0.01 a 10⁸ m². Los autores encontraron que la pendiente de la relación especies-área en escala logarítmica varía sistemáticamente con la escala de análisis y, además, varía entre hábitats en la misma escala espacial, con lo que muestran las variaciones espaciales en la diversidad beta. Otros estudios recientes también muestran que la diversidad beta varía con la escala de análisis (Arita y Rodríguez, 2002; Lennon *et al.*, 2002).

Arita y Rodríguez (2002) compararon la diversidad beta a distintas escalas de cuatro regiones con heterogeneidad ambiental contrastantes en México (norte, centro, Istmo de Tehuantepec y Península de Yucatán). Pusieron a prueba la hipótesis de autosimilitud, que establece que si al graficar la riqueza de especies en función de la escala de análisis, la línea que une los distintos valores es una línea recta, la diversidad beta es similar en las distintas escalas. Los resultados no apoyaron dicha hipótesis y, en su lugar, encontraron que la diversidad beta variaba a distintas escalas (*i.e.* las pendientes obtenidas para cada región no resultaron líneas rectas), además de que encontraron variaciones entre las regiones a una misma escala (*i.e.* las pendientes de las rectas variaron significativamente). Los valores más altos de diversidad beta se encontraron en las regiones del centro de país, mientras que los valores más reducidos se localizaron en la región de Yucatán. El modelo utilizado para este análisis muestra la interrelación que existe entre el área de distribución de las especies, la

diversidad beta y la relación especies-área, esta última empleada en varios estudios como una medida de diversidad beta (Crawley y Harral, 2001; Lennon *et al.*, 2002).

Enfoque regional-local. El enfoque regional-local ha sido una de las maneras más utilizadas para evaluar si hay un efecto o no de la diversidad regional sobre la diversidad local. Cuando se grafica la diversidad regional (el número total de especies en una región) como variable independiente y la diversidad local (el número de especies en distintas localidades dentro de la región) como variable dependiente, se han obtenido dos tipos de relaciones empíricas. La relación de Tipo I (no saturada) y la de Tipo II (saturada). En la primera, la diversidad local aumenta de manera proporcional a la regional, sin llegar a la saturación. Esta relación se aprecia a través del hecho de que las localidades insertas en una región de alta diversidad son a su vez ricas en especies, y donde los factores que afectan a la diversidad regional también afectarán a la diversidad local (Fig. 1a). Los factores locales, como las interacciones entre las especies, por el contrario parecen no afectar a la diversidad local. En una relación de Tipo II (Fig. 1b), aunque existe un aumento inicial de la diversidad local en relación con un aumento en la diversidad regional, se llega a una asíntota en que la diversidad local deja de aumentar aun cuando la regional es cada vez mayor. La saturación que se observa en la curva sugiere que no hay un vínculo entre la diversidad regional y la local, y que son los factores locales (*e.g.* interacciones ecológicas) los que determinan la riqueza local (Cornell y Lawton, 1992; Lawton, 1999; Srivastava, 1999).

Al respecto, la mayoría de los estudios corresponden a curvas del tipo no saturado, sugiriendo el efecto de los factores regionales en la composición de las comunidades locales (Srivastava, 1999); sin embargo, se han identificado problemas metodológicos relacionados con la manera de distinguir una localidad de una región (Srivastava, 1999; Godfray y Lawton, 2001). Como se señaló para los enfoques alfa, beta y gamma, en este caso la decisión de qué se considera local o regional también depende del grupo de estudio y de los objetivos del trabajo. Las curvas que relacionan a la diversidad regional y la diversidad local

Tipo I: no saturada

Tipo II: saturada

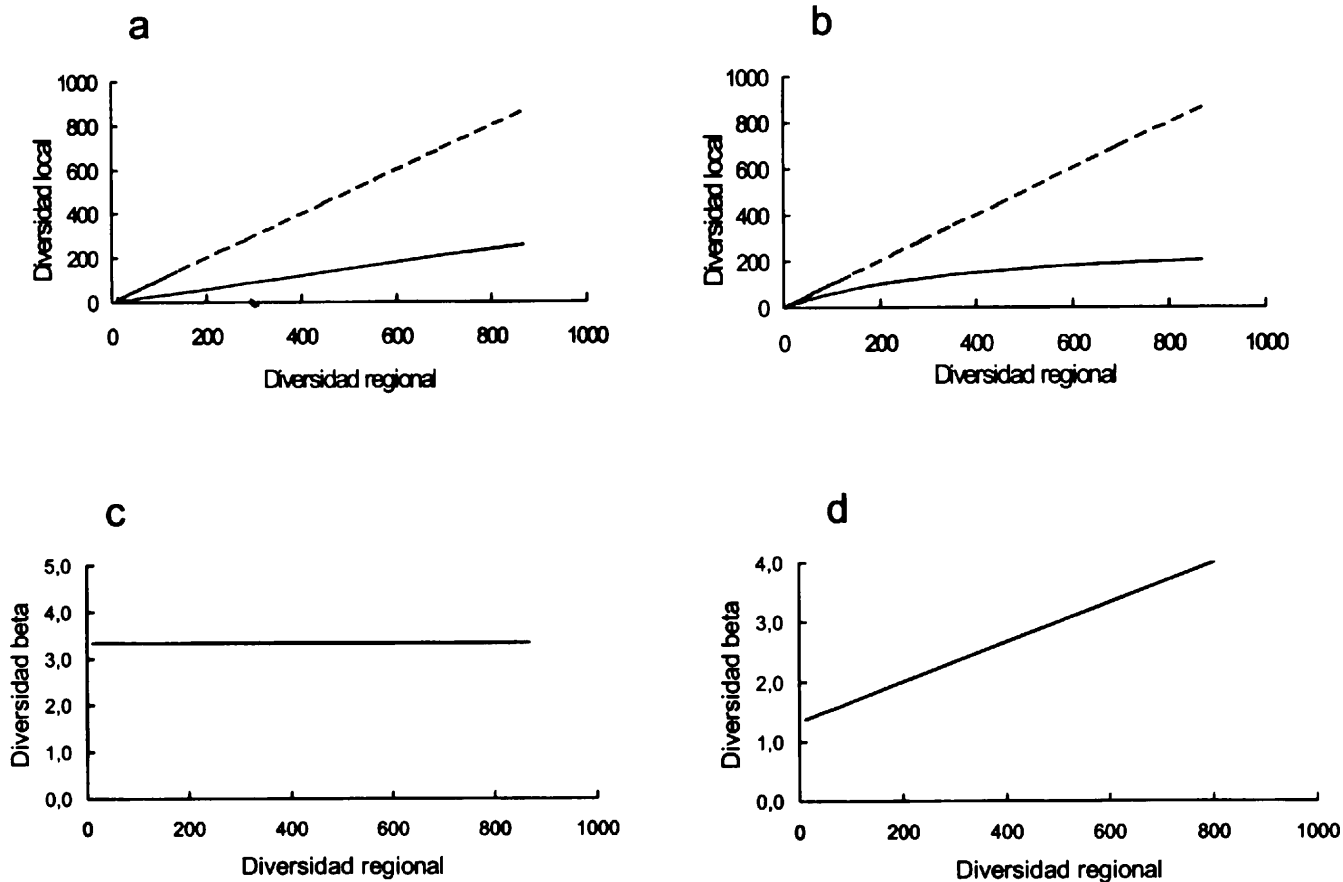


Fig. 1. Relación de tipo I o No saturada entre la diversidad regional y la diversidad local (a). La línea punteada representa el máximo teórico en el que la riqueza local es equivalente a la diversidad regional. Relación de tipo II o Saturada entre la diversidad regional y la diversidad local (b). La diversidad beta es independiente de la diversidad regional en las relaciones de tipo I, lo que significa que el cociente regional/local permanece constante independientemente de la magnitud de la diversidad regional (c). En las relaciones de tipo II la diversidad beta es directa y linealmente proporcional a la diversidad regional (d) (ver también Srivastava, 1999).

originalmente fueron diseñadas para evaluar la contribución de los procesos a estas dos escalas, regionales y locales, y su efecto sobre los patrones de diversidad. Más recientemente, sin embargo, dichas curvas han sido utilizadas para explorar el escalamiento de la diversidad de especies en términos de sus componentes alfa, beta y gamma, y la integración de estos componentes con el enfoque local-regional. En términos de la diversidad beta, una relación tipo no saturada implicaría que la relación entre la diversidad regional y la diversidad local es más o menos similar entre todos los puntos de muestro (Fig. 1c). Esto no ocurre en una curva de tipo saturada, en la que la diversidad beta varía entre distintos puntos del muestreo; si en las localidades se encuentra una baja proporción de las especies de la región, la diversidad beta es consecuentemente alta, por lo menos en la parte donde la curva se satura (Fig. 1d). El potencial de integrar el enfoque alfa, beta y gamma con el local-regional para el estudio del escalamiento de la diversidad es enorme (Srivastava, 1999; Loreau, 2000; Gering y Crist 2002).

Las variables relevantes a distintas escalas

Una de las ventajas de separar distintas escalas alfa, beta y gamma o regional y local, es que de esta forma es posible identificar los factores o variables que explican la riqueza a distintas escalas (Wilson y Shmida, 1984). Aunque difícilmente podría tenerse una lista exhaustiva de los

factores relevantes a las distintas escalas, existen algunas variables que típicamente se identifican con ciertas escalas. En un enfoque de lo global a lo local, Whittaker *et al.* (2001) listan, de manera jerárquica, una serie de variables que se asocian a diferentes escalas de análisis. Ellos identifican a los procesos históricos, al balance entre la especiación y la extinción, así como al clima en su aspecto más amplio, como determinantes del número de especies a nivel global (Cuadro I). Al bajar la escala, a una escala regional, los factores que se identifican como más relevantes son aquellos mayormente relacionados con el ambiente físico, como topografía, suelo, perturbaciones (*e.g.* fuego). A una escala local, los factores como microambiente e interacciones bióticas son los que se asocian más directamente. Para la escala local, además, Wilson (1990) identifica 12 mecanismos que actúan a esta escala y que explicarían cómo pueden coexistir las especies de una comunidad sin que haya exclusión competitiva. En su estudio con vegetación nativa de Nueva Zelanda, Wilson encuentra resultados que apoyan cinco de estos mecanismos: cambio gradual del clima (fluctuación), procesos sucesionales cíclicos, efecto espacial de la masa, diversificación del nicho y agregación, aunque con poco apoyo para los restantes mecanismos que tienen que ver con hipótesis de perturbación intermedia, de presión por patógenos, mecanismos de historia de vida, coevolución competitiva y competencia circular (Wilson, 1990, 1994). Finalmente, se ha propuesto que la tolerancia al estrés también determina, a escala local, la diversidad de especies que pueden o no estar en un sitio dado (Colinvaux, 1993).

Un esquema un poco diferente (Godfray y Lawton, 2001) enfatiza la importancia relativa de la especiación como la fuerza mayor asociada a la diversidad de especies, la cual junto con otros factores como extinción, inmigración y emigración, determinan el número de especies; los patrones diferentes determinados por estos factores varían de manera crucial a lo largo de diferentes escalas de análisis (Cuadro I). A la escala global, la extinción y la especiación generan ciertos patrones obvios o 'globales' de diversidad, y Godfray y Lawton (2001) señalan que uno de estos patrones es la relación entre la masa corporal y la diversidad (May, 1990). Un aspecto de esta relación es que el número de especies descritas disminuye drásticamente para las muy pequeñas (alrededor de 1 mm de tamaño); estos organismos en general son muy abundantes y ampliamente distribuidos (por lo menos los de vida libre), con tasas potencialmente bajas de especiación, y por lo tanto, se esperaría que su diversidad global sea realmente menor. Además se ha visto que la distribución local y global está íntimamente relacionada en estos organismos (Finlay y Clark, 1999). En la siguiente escala, la regional, dan énfasis a la productividad y otros factores ambientales y cómo éstos han sido considerados para estudiar patrones largamente reconocidos como la mayor diversidad en los trópicos, la relación especies-área y la relación diversidad-productividad (Brown, 1995, Rosenzweig, 1995) y, más importante, la manera en que ciertos factores relacionan y explican estos tres patrones de manera conjunta. Finalmente, estos autores llaman la atención sobre la importancia de la influencia de la diversidad regional sobre los patrones a nivel local y señalan cómo los posibles factores asociados con la relación local-regional (e.g. productividad y relaciones ecológicas interespecificas), así como las interacciones entre los factores mismos, cambian significativamente dependiendo de la escala.

La relación especies-área. Si bien es posible identificar explicaciones típicas para las distintas escalas como la realizada por Whittaker y colaboradores (2001), existen ejemplos claros de la forma en que una misma variable puede asociarse de manera distinta a la diversidad de especies, dependiendo de la escala. Un ejemplo lo encontramos en la relación especies-área (SAR por sus siglas en inglés) (Rosenzweig, 1995). En términos generales el modelo plantea que la riqueza de especies aumenta en un factor determinado respecto al área. Al graficar en escala logarítmica área y riqueza de especies, la recta que une los distintos puntos tiene una pendiente (z) de entre 0.2 y 0.5, e incluso puede llegar hasta 0.7 (Leitner y Rosenzweig, 1997). Sin embargo, lo que hasta hace poco se creía que constituía un patrón, en realidad se trataba de tres patrones, es decir, que no hay una sola relación especies-área. Dependiendo de la escala del estudio, puede tratarse de una SAR entre localidades de una sola región, una SAR construida con información de islas de un archipiélago, o bien de una SAR que usa puntos tomados para regiones con distinto origen biogeográfico, y las tres formas presentan valores diferentes de z (Fig. 2) (Rosenzweig, 1995).

El esclarecimiento de los tres tipos de relación especies-área ha permitido profundizar en el entendimiento de los procesos que explican los valores diferentes de las pendientes y ha permitido vislumbrar algunas variables y procesos asociados a cada una de las curvas especies-área (Rosenzweig, 1995, Crawley y Harral, 2001). En el caso de las curvas construidas con información de distintas islas (por lo general de un mismo archipiélago), los factores que explican las diferencias en la riqueza se relacionan con características como la distancia entre islas, la capacidad de dispersión de las especies y las interacciones entre especies (Rosenzweig, 1995). Del mismo modo, las curvas que atañen a la escala mayor, es decir, construida con información de regiones de distinto origen biogeográfico (que son las que tienen mayores valores de pendiente) se explican con base en otras variables. En este caso predominan las explicaciones de tipo histórico y biogeográfico, procesos de especiación y extinción y, en general, procesos que operan a grandes escalas (Rosenzweig, 1995).

La relación productividad-diversidad. Otro ejemplo ilustrativo es la relación entre la productividad y la riqueza de especies (hipótesis especies-energía; Wright, 1983; Wright *et al.*, 1993). Imagine-

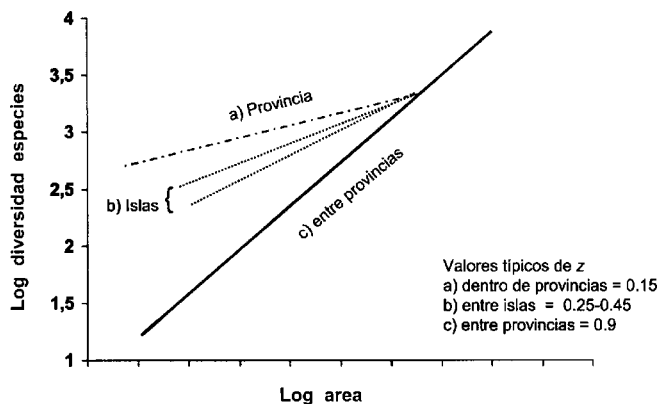


Fig. 2. Relación del número de especies respecto del área (Modificada de Rosenzweig, 1995). Se representan los diferentes patrones de las curvas especies-área. (a) entre fragmentos de una biota (dentro de provincias), e.g. la flora de Inglaterra, desde el condado más rico florísticamente hasta todo el país. El valor de z (pendiente de la recta) generalmente oscila entre 0.12-0.18; (b) entre las islas de un archipiélago, e.g. aves o reptiles de las islas del Caribe; hormigas de Oceanía. El valor de la pendiente z es típicamente mayor que el del continente (0.25-0.35); (c) entre provincias o biotas; e.g. plantas con flor en continentes diferentes hasta todo el mundo, donde la pendiente z alcanza los valores más altos (ca. 0.9).

mos que la variable área del modelo de especies-área es sustituida por la variable energía, de tal forma que tenemos una gráfica especies-energía. Un patrón bien documentado a distintas escalas es la relación positiva entre la productividad y la diversidad. En términos generales, se ha observado que una mayor productividad (medida de distintas formas y que incluye variables como temperatura, productividad primaria, precipitación, evapotranspiración, etc.) se relaciona con un mayor número de especies. Sin embargo, existen ciertas inconsistencias en la forma de la relación, inconsistencias que en los noventa generaron un debate importante. Algunos estudios mostraban una relación lineal (Currie, 1991; Ricklefs *et al.*, 1999; Lennon *et al.*, 2000) y otros una relación sigmoideal (Rosenzweig y Abramsky, 1993; Rosenzweig, 1995).

La explicación tiene relación precisamente con las escalas a la que se realizaron los análisis. Mientras los primeros corresponden a datos tomados para grandes extensiones (regional) y donde la diversidad aumenta monotónicamente, a escalas menores (local), la relación presenta un pico de diversidad máxima a niveles intermedios de productividad, después del cual disminuye hacia valores menores de diversidad (Rosenzweig, 1995). Pero además hay variantes dentro de estos dos patrones, dadas por el tipo de hábitat: se ha sugerido que ambientes muy productivos lo mismo que muy poco productivos, están caracterizados por una fuerte competencia por los recursos, con consecuente baja diversidad de especies. Si son ambientes con productividad intermedia, no hay recursos limitantes y la diversidad es mayor (Tilman, 1982). Existen otras explicaciones que involucran niveles tróficos e interacciones entre especies; un estudio reciente muestra que la importancia relativa de la competencia y la depredación efectivamente cambia con la productividad del ambiente (Leibold, 1996). Las inconsistencias entonces, puede concluirse, se deben al hecho de hacer comparaciones entre escalas ampliamente diferentes, ya que las relaciones en escalas regionales generalmente son consistentes, mientras que a escala local, otros factores como la heterogeneidad y las interacciones bióticas afectan la relación.

Las apreciaciones que pueden obtenerse con estos dos ejemplos son acordes con la noción de que diferentes factores, dependiendo de la escala, determinan la diversidad de especies, la relación entre lo regional y lo local, y el escalamiento mismo de la diversidad. Sin embargo, todavía son escasos los estudios en los que se analiza de manera sistemática el efecto diferencial de variables climáticas y/o ecológicas a distintas escalas. Un ejemplo sobresaliente lo constituye el trabajo realizado por Böhning-Gaese (1997) en las cercanías del Lago Constance, Ale-

mania; en el que analiza el efecto de la diversidad de hábitat y de la energía disponible en la riqueza de aves a diferentes escalas de paisaje (4 - 36 km²). Los resultados muestran que a todas las escalas la riqueza de aves es afectada por la diversidad de hábitat y no por la disponibilidad de energía (Böhning-Gaese, 1997). En esa misma línea de ideas, destaca un trabajo reciente realizado por Rahbek y Graves (2001), pero para una escala mucho mayor. Estos autores investigaron las correlaciones entre los patrones de riqueza de especies en aves de América del Sur en un amplio rango de escalas (de 1x1° hasta 10X10°). Encontraron que la riqueza de especies está correlacionada con la latitud y la heterogeneidad topográfica a las diez escalas analizadas. También encontraron que dos elementos del clima, precipitación y nubosidad, eran los predictores (correlatos) más importantes de la riqueza regional de especies, mientras que el clima era el mejor predictor de las variaciones en la riqueza a escalas locales.

Escalamiento de la diversidad y modelos neutrales

Los estudios de Böhning-Gaese (1997) y de Rahbek y Graves (2001) son una muestra de la tendencia creciente a integrar de manera sistemática el estudio de diversas variables a distintas escalas de análisis.

Un enfoque distinto pero complementario al anterior, es el que tiene que ver con el uso de modelos neutrales y en general de modelos de simulación. Trabajos recientes y novedosos intentan demostrar que los patrones de diversidad observados en la naturaleza —tales como las relaciones número de especies-área de distribución, especies-abundancia, área de distribución-abundancia (Brown, 1995; Rozensweig, 1995)— no son resultado de procesos ecológicos (*i.e.* resultado de la competencia o la heterogeneidad ambiental), sino el producto de eventos aleatorios (Hubbell, 2000; Bell, 2001). La propuesta de Hubbell y Bell se basa en el hecho que algunos de estos patrones se han podido replicar a través de modelos neutrales (Bell, 2001), cuya base es similar a los modelos neutrales de la genética de poblaciones (Lewontin, 1974). Estos modelos no consideran las interacciones entre los elementos (especies) y permiten reconstruir, con muy pocas variables y de manera teórica, patrones como la distribución log-normal de la abundancia de las especies. Así, por ejemplo, un modelo neutral de la comunidad (NCM por sus siglas en inglés), se construye considerando las variables de probabilidad de nacimiento, de reproducción y de muerte de los miembros de una comunidad, el número de individuos en la comunidad y el número de especies del 'pool' externo, e incorporando un elemento aleatorio a dichos parámetros. Con el modelo pueden hacerse diferentes simulaciones para generar patrones ecológicos que pueden compararse con los patrones observados en estudios biológicos reales (Hubbell, 2000, Bell, 2001). Estos autores apuntan a que será posible entonces definir una teoría unificadora de la diversidad.

Sin embargo, la propuesta de estos autores ha generado ya una fuerte polémica, con adeptos y ecólogos en contra. Los argumentos como objeciones a la teoría neutral involucran la experiencia sobre experimentos de transplantes de especies, donde las especies residentes tienen más éxito que las 'inmigrantes'; asimismo, que los modelos no consideran las fuertes y complejas interacciones entre organismos que se conoce ocurren en la naturaleza y que además son modelos matemáticamente complejos. El propio Bell reconoce que los modelos neutrales pueden interpretarse desde dos ópticas diferentes: la versión 'débil', de que los modelos son sencillamente capaces de generar patrones semejantes a los de la naturaleza, pero sin identificar los mecanismos reales asociados; o, por el contrario, la versión 'fuerte', donde los modelos sí han identificado realmente los mecanismos, aleatorios éstos, que conforman las comunidades naturales (Bell, 2001). Seguramente será necesario continuar el trabajo teórico y experimental para discernir entre las dos versiones de la teoría neutral y sobre sus posibilidades de predecir procesos ecológicos.

Conclusiones

En este trabajo hemos analizado cómo se ha ido integrando el efecto de la escala en el análisis de los patrones de diversidad, así como en el estudio de los procesos asociados a dichos patrones. Hemos destacado el enfoque alfa, beta y gamma como una manera vigente y de suma utilidad en el estudio de la diversidad, además del enfoque regional-local, de origen más reciente y también como un campo activo en el estudio de la diversidad. La relación entre estos dos enfoques está en pleno desarrollo tanto conceptual como metodológico y promete ser un campo de amplia aplicación para el estudio del escalamiento de la diversidad. En esta integración, el área de distribución de las especies aparece como una variable clave en la conjunción de estos enfoques distintos y, a su vez, en su correspondencia con otros patrones de diversidad de especies, como es la relación especies-área (Harte y Kinzig, 1997; Leitner y Rosenzweig, 1997; Harte *et al.*, 1999).

También hemos ilustrado cómo el concepto de escalas se reconoce como base potencial para la integración del estudio de la diversidad (Whittaker *et al.*, 2001). Si bien aún no existe una teoría unificada de la diversidad como tal (*sensu* Bell, por ejemplo), ésta está en construcción y es motivo de debate. Lo que sí existe son metodologías en pleno desarrollo que proveen un marco conceptual para generar hipótesis al respecto y para estudiar el amplio espectro de fenómenos ecológicos e históricos relacionados con la diversidad de especies.

Agradecimientos

Nuestro inmenso agradecimiento a H. Arita por la siempre entretenida y enriquecedora discusión de ideas y conceptos como los que presentamos en este trabajo. Las pláticas con J. Soberón, T. Blackburn, P. Marquet y P. Koleff también contribuyeron grandemente en nuestra percepción de las escalas y la diversidad.

Referencias

- Arita, H.T y P. Rodríguez. 2001. Ecología geográfica y macroecología, pp. 63-80. En: Llorente, J. y J.J. Morrone (eds.), *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, CONABIO-UNAM, México, D.F.
- Arita, H.T. y P. Rodríguez. 2002. Geographic range, turnover rate and the scaling of species diversity. *Ecography*, 25: 541-553.
- Azovsky, A. I. 2000. Concept of scale in marine ecology: linking the words or the worlds? *Web Ecol.*, 1: 28-34.
- Bell, G. 2001. Neutral macroecology. *Science*, 293: 2413-2419.
- Blackburn, T.M. y K.M. Gaston. 2002. Scale in macroecology. *Global Ecol. Biogeogr.*, 11: 185-189.
- Böhning-Gaese, K. 1997. Determinants of avian species richness at different spatial scales. *J. Biogeogr.*, 24: 49-60.
- Brown, J.H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- 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. Nat.*, 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.
- Cody, M.L. 1975. Towards a theory of continental species diversities: Bird distributions over Mediterranean habitat gradients, pp. 214-257. En: Cody, M. L. y J. M. Diamond (eds.), *Ecology and evolution of communities*, Harvard University Press, Cambridge.
- Colinvaux, P. A. 1993. *Ecology 2*. Wiley & Sons, Nueva York.
- 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. Anim. Ecol.*, 61: 1-12.

- Crawley, M.J. y J.E. Hurrell. 2001. Scale dependence in plant biodiversity. *Science*, 291: 864-868.
- Currie, D.J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *Amer. Nat.*, 137: 27-49.
- Finlay, B.J. y K.J. Clark. 1999. Ubiquitous dispersal of microbial species. *Nature*, 400: 828-828.
- Gaston, K.J. y T.M. Blackburn. 2000. *Patterns and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Gering, J.C. y T.O. Crist. 2002. The alpha-beta-regional relationship: Providing new insights into local-regional patterns of species richness and scale dependence of diversity components. *Ecol. Lett.*, 5: 433-444.
- Godfray, H.C. y J. Lawton. 2001. Scale and species number. *TREE*, 16: 400-404.
- Harrison, S., S. Ross y J.H. Lawton. 1992. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *J. Anim. Ecol.*, 67: 151-158.
- Harte, J. y A. Kinzig. 1997. On the implications of species-area relationships for endemism, spatial turnover, and food web patterns. *Oikos*, 38: 210-221.
- Harte, J., A. Kinzig y J. Green. 1999. Self-similarity in the distribution and abundance of species. *Science*, 284: 334-336.
- Hubbell, S.P. 2000. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press. Princeton y Oxford.
- Lawton, J.H. 1999. Are there general rules in ecology? *Oikos*, 84: 177-192.
- Lennon, J.J., J.J.D. Greenwood y J.R. Turner. 2000. Bird diversity and environmental gradients in Britain: A test for the species-energy hypothesis. *J. Anim. Ecol.*, 69: 581-598.
- Lennon, J.J., P. Koleff, J.J. Greenwood y K.J. Gaston. 2002. The geographical structure of British bird distributions: Diversity, spatial turnover and scale. *J. Anim. Ecol.*, 70: 966-979.
- Leibold, M.A. 1996. A graphical model of keystone predators in food webs: trophic regulation of abundance, incidence, and diversity patterns in communities. *Amer. Nat.*, 147: 784-812.
- Leitner, W.A. y M.L. Rosenzweig. 1997. Nested species-area curves and stochastic sampling: A new theory. *Oikos*, 79: 503-512.
- Lewontin, R.C. 1974. *The genetic basis of evolutionary change*. Columbia University Press, Nueva York.
- Loreau, M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity. *Ecol. Lett.*, 3: 73-76.
- May, R.M. 1990. How many species? *Phil. Trans. R. Soc. London Ser. B*, 330: 293-304.
- Rahbek, C. y G.R. Graves. 2001. Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 98: 4534-4539.
- Ricklefs, R.E. y D. Schluter. 1993. *Species diversity in ecological communities, historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.
- Ricklefs, R.E., R.E. Latham y H. Qian. 1999. Global patterns of tree species richness in moist forests: distinguishing ecological influences and historical contingency. *Oikos*, 86: 369-373.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press.
- Rosenzweig, M.L. y Z. Abramsky. 1993. How are diversity and productivity related?, pp. 52-65. En: Ricklefs, R. E. y D. Schluter (eds.), *Species diversity in ecological communities*, University of Chicago Press, Chicago.
- Shmida A y M.V. Wilson. 1985. Biological determinants of species diversity. *J. Biogeogr.*, 12: 1-20.
- Srivastava, D.S. 1999. Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials. *J. Anim. Ecol.*, 68: 1-16.
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press.
- Whittaker, R.H. 1960. Vegetation in the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.*, 30: 279-338.
- Whittaker, R.J., K.J. Willis y R. Field. 2001. Scale and species richness: Towards a general, hierarchical theory of species diversity. *J. Biogeogr.*, 28: 453-470.
- Wilson, J.B. 1990. Mechanisms of species coexistence: Twelve explanations for Hutchinson's 'paradox of the plankton': Evidence from New Zealand plant communities. *New Zealand J. Ecol.*, 13: 17-42.
- Wilson, J.B. 1994. The intermediate disturbance hypothesis of species coexistence is based on patch dynamics. *New Zealand J. Ecol.*, 18: 176-181.
- Wilson, M.B. y A. Shmida. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *J. Ecol.*, 72: 1055-1064.
- Wright, D.H. 1983. Species-energy theory: An extension of species-area theory. *Oikos*, 41: 496-506.
- Wright, D.H., D.J. Currie y B.A. Maurer. 1993. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales, pp. 66-74. En: Ricklefs, R. E. y D. Schluter (eds.), *Species diversity in ecological communities*, University of Chicago Press, Chicago.