

⁴⁴ Plan de estudios de la Facultad de Medicina de la Universidad de Murcia. Res. D.G.U.I. de 4 de diciembre de 1973. B.O.E. 4-I-1973, p. 211-212.

⁴⁵ Plan de estudios de la Facultad de Medicina de la Universidad de Santiago. Res. D.G.U.I. de 27 de noviembre de 1973. B.O.E. 27-XII-1973, pp. 25.106-25.107.

⁴⁶ Plan de estudios de la Facultad de Medicina de la Universidad de Santiago. O.M. de 21 de mayo de 1979. B.O.E. 2-VII-1979, p. 15.112.

⁴⁷ Plan de estudios de la Facultad de Medicina de la Universidad de Valencia. Res. D.G.U.I. de 24 de noviembre de 1973. B.O.E. 18-XII-1973, p. 24.510.

⁴⁸ Plan de estudios de la Facultad de Medicina de la Universidad de Valladolid. Res. D.G.U.I. de 24 de noviembre de 1973. B.O.E. 27-XII-1973, pp. 25.105-25.106.

⁴⁹ Plan de estudios de la Facultad de Medicina de la Universidad de Zaragoza. Res. D.G.U.I. de 24 de noviembre de 1973. B.O.E. 18-XII-1973, p. 24.510.

⁵⁰ Plan de estudios de la Facultad de Medicina de la Universidad de Alcalá de Henares. O.M. de 30 de septiembre de 1980. B.O.E. 20-XII-1980, pp. 28.139-28.140.

⁵¹ Directrices generales comunes a los planes de estudio de los títulos de carácter oficial y validez en todo el territorio nacional. R.D. de 27 de noviembre de 1987. B.O.E. 14-XII-1987, pp. 36.639-36.642.

⁵² Directrices generales para elaborar los planes de estudios de las Facultades de Medicina. R.D. de 26 de octubre de 1990. B.O.E. 20-XI-1990, pp. 34.343-34.345.

⁵³ GONZÁLEZ SANTANDER, R. (1992). «Presente y futuro de la ciencia Histológica en los planes de estudio de las Facultades de Medicina españolas» (en prensa).

Las causas de la Biodiversidad

Jorge M. Lobo

Fermín Martín Piera¹

Arbor CXLV, 570 (Junio 1993) 91-113 pp.

La creciente sensibilidad mundial ante la pérdida acelerada de especies animales y vegetales, ha reavivado el debate sobre la conservación de la biodiversidad.

Por ello, se está insistiendo internacionalmente en la necesidad de un incremento de recursos para el desarrollo de la ciencia básica en este área del conocimiento. Los autores proponen que una profundización en el estudio de las causas que generan la diversidad orgánica de un determinado territorio, permitiría diseñar estrategias racionales de protección. A tal fin, se ha realizado una revisión en la que se clasifican los principales factores generadores de biodiversidad, en un intento por sentar las bases teóricas para el estudio y gestión de la diversidad orgánica de territorios singulares como la Península Ibérica.

1. Antecedentes

La creciente aceptación de que el número de especies existentes es un orden de magnitud mayor de lo estimado inicialmente, pudiendo llegar a los 30 millones de especies (Erwin, 1991), junto a la estimación de que las actividades humanas extinguen anualmente más de 17.000 especies (Wil-

¹ El orden de los autores ha sido establecido al azar.

son, 1988), hace imperiosa la necesidad de: i) replantearse la metodología taxonómica encargada de confeccionar el inventario de la diversidad orgánica y ii) conocer las causas de dicha diversidad. Cabría pensar que resolviendo ambas cuestiones, estaremos en mejores condiciones de proporcionar los criterios de decisión, a quienes tienen asignada la cada vez mas difícil tarea, de hacer compatibles la creciente demanda humana de recursos naturales y la conservación del Medio Natural del que, en última instancia, puede depender nuestra propia supervivencia.

Dejando a un lado los problemas relativos al inventario de la biodiversidad, exponemos a continuación una breve argumentación sobre algunos de los posibles factores que la generan. Es decir, sobre las causas que pueden explicar la riqueza y la abundancia de las especies en un área determinada.

La perplejidad ante la enorme variedad de seres vivos fue el detonante de las teorías evolutivas y su explicación, constituye el problema esencial al que se enfrentó el paradigma darwiniano del Origen de las Especies por Selección Natural. En efecto, las novedades evolutivas que muestran los organismos y, por tanto, su propia diversidad, son consecuencia de la interacción entre las «características» del organismo y su entorno biótico y abiótico; su Medio Ambiente. De esta manera, la existencia de una enorme variabilidad dentro de cada especie, constituye la materia prima sobre la que trabaja un complejo de interacciones que, de modo natural, van configurando (seleccionando) las respuestas morfo-funcionales, fisiológicas, etológicas, etc. con valor adaptativo. Así pues, la diversidad del mundo orgánico, entendida en su sentido más holístico, es el resultado de un proceso histórico irrepetible y corolario lógico de la evolución orgánica. Por tanto, indagar en los mecanismos evolutivos es investigar sobre las causas de la biodiversidad.

Todos los atributos de las comunidades y las poblaciones han de ser examinados, en principio, a la luz del proceso de selección natural. Cada vez resulta más evidente, que las «características» variables sobre las que puede actuar ésta, se dan a diferentes niveles (Ricklefs, 1991): genotipo-(epigenesis) → fenotipo-(comportamiento) → etotipo-(interacciones ecológicas) → demotipo. Sin embargo, una buena

parte de las explicaciones causales acerca de la biodiversidad se han producido dentro del ámbito de la Ecología. Es decir, en el nivel de interacción entre las poblaciones con su Medio Ambiente. Aquí repasaremos las aportaciones más interesantes de la Ecología en este campo.

2. Consideraciones Teóricas

2.1. Competencia

El principio de Exclusión Competitiva establece que es imposible la supervivencia de dos especies en el mismo lugar y tiempo, si éstas comparten idénticos recursos y variables ambientales. Ello viene a significar que no existen dos especies idénticas en sus adaptaciones, como consecuencia de la variabilidad inmensa de las condiciones particulares que han promovido la diferenciación evolutiva de cada una. Aunque esta concepción ha de enfrentarse, con la multiplicidad de interpretaciones del concepto de especie y con el desconocimiento sobre la influencia de las diferencias entre individuos de una misma especie, supone un punto de partida lógico para la comprensión ecológica de la biodiversidad. Dicha formulación nace a principios siglo como consecuencia de los experimentos e investigaciones matemáticas de diversos naturalistas (Grinnell, Haldane, Volterra, Lotka, Gause y Park, entre otros). Estos estudios sugerían, experimental y teóricamente, que la competencia entre dos especies por el mismo recurso da lugar, inevitablemente, a la extinción de una de ellas. Sin embargo, la coexistencia podría ser posible si: i) el ambiente es fluctuante o heterogéneo (Hutchinson, 1961); ii) si se tienen en cuenta los procesos dispersivos (Lidicker, 1962; Slatkin, 1974); iii) si las especies se encuentran agregadas espacialmente (Atkinson & Shorrocks, 1981; Hanski, 1982); iv) si se considera el papel de los depredadores (Murdoch & Oaten, 1975; Glasser, 1979); y v) si se produce un desplazamiento de caracteres en alguna dimensión del nicho de las especies (Schoener, 1974; Hairston, 1980).

La aplicación de dicho Principio a las comunidades, originó el concepto de Similitud Limitante o Empaquetamiento



de Nichos, por el cual se predice que debe de haber un límite al número de especies similares que pueden coexistir (MacArthur & Levins, 1967). Las especies manifiestan tolerancias diferentes, respecto a las variables ambientales (dimensiones) y el espacio n-dimensional que representa las condiciones para la existencia de cada especie en cada variable, es el nicho potencial o fundamental de esa especie. Si una segunda especie solapa su nicho potencial con la primera, tendrá lugar la exclusión competitiva y la región superpuesta se incorporara al nicho de una u otra especie, produciéndose los nichos reales o efectivos (Hutchinson, 1957). Evidentemente, si los nichos potenciales solapan completa o mayoritariamente, puede producirse la extinción de la especie competitivamente inferior. Pero si la densidad de las poblaciones está por debajo de la capacidad de carga del medio (por perturbaciones, fluctuaciones climáticas o predación) la exclusión competitiva puede no aparecer.

Así pues, las posibilidades de que el número de especies (y sus abundancias respectivas) de una comunidad en una región determinada, esté delimitado por la Similitud Limitante, necesita de la certidumbre de que la competencia ha actuado o actúa en dicha comunidad. Si la competencia ha sido o es significativa, deberíamos encontrar una diferenciación de los nichos de las especies mayor que la esperada al azar (reparto de recursos). También deberíamos observar más diferencias morfológicas y distribuciones espaciales asociadas negativamente, entre las especies sospechosas de ser competidoras. La comprobación de estos presupuestos teóricos (Schoener, 1974; Turkington *et al.*, 1977 o Pyke, 1982), los experimentos de campo eliminando o añadiendo especies (Schoener, 1983; Connell, 1983) y la comparación de las comunidades reales con comunidades surgidas de modelos neutros (modelos de comunidades reales que reagrupan sus componentes al azar, excluyendo las consecuencias de las interacciones: Lawlor, 1980; Bowers & Brown, 1982 Gilpin & Diamond, 1982), permiten especular sobre la relevancia de la competencia a la hora de estructurar las comunidades.

Aunque existen casos en los que las especies parecen no estar limitadas por los recursos, como los insectos fitófagos (Strong *et al.*, 1984), la competencia interespecífica aparece en numerosas comunidades con desigual importancia. Así-

mismo, hay un buen número de casos en los que se comprueba que los nichos reales de las especies son menores que los potenciales y que éstos se distribuyen regularmente, existiendo un grado de diferenciación que permite el reparto de recursos. Indudablemente, la mera constatación de diferencias entre las especies, no avala la actuación de la competencia. Por otra parte, su inexistencia actual en una comunidad puede estar poco relacionada con su fuerza organizadora, ya que la competencia pudo actuar en el pasado y la selección natural haber favorecido su eliminación paulatina (Connell, 1980). También puede ocurrir que las especies competitivamente inferiores se hayan extinguido, o que la competencia se produzca sólo en ocasiones y en esos casos, sus resultados puedan resultar cruciales.

De esta manera, determinar si la diversidad de una comunidad puede estar condicionada por la competencia, requiere estudios particulares entre grupos de especies próximas filogenéticamente y ecológicamente, teniendo siempre en cuenta que, si no somos capaces de detectar competencia, ello no significa que su poder estructurador no haya sido relevante en la comunidad.

Pero además, hay una cuestión de fondo que puede alterar todo el planteamiento. Las interacciones competitivas se producen a escala local y los procesos de desplazamiento de nicho, tienen lugar a esa misma escala. La diversidad regional dependerá de la dinámica local, si esa dinámica conduce a la saturación de especies. Sin embargo, también es posible que en la naturaleza las comunidades no se encuentren saturadas de especies y, en ese caso, la dinámica local de una comunidad tal vez no determine la diversidad de especies de una región (Cornell & Lawton, 1991). Ello induce a considerar la posibilidad de que la diversidad de una comunidad, puede estar condicionada, sobre todo, por los fenómenos dispersivos y por las características de los territorios cercanos, y no tanto por los procesos relacionados con la interacción entre especies.

El aislamiento geográfico y la especiación alopátrica sigue siendo la respuesta más común a la hora de explicar la especiación. Darwin denominaba a este proceso divergencia de caracteres. En Ecología, la divergencia de caracteres tiene su equivalente en el desplazamiento de caracteres

generado para evitar la competencia, que culmina en el concepto de Similitud Limitante. Las variables ambientales son lo suficientemente heterogéneas espacial y temporalmente, como para promover un número elevado de parcelas peculiares, que pueden provocar la adaptación de los fenotipos locales y, por tanto, el desplazamiento de caracteres, a poco que surja una barrera ecológica. En realidad, las poblaciones y las comunidades probablemente rara vez alcanzan el equilibrio, puesto que el ambiente continuamente impide la saturación de especies (no de individuos).

Sin embargo, ¿existe un límite máximo de especies distintas que pueden coexistir en un sistema ecológico? Los estudios de ecología energética ofrecen nuevos argumentos para responder acertadamente la cuestión.

2.2. *La ecología energética*

Cuando Elton en 1927 estableció que a lo largo de cualquier cadena trófica, las especies de los niveles superiores son, por lo general, de mayor tamaño, menos numerosas y suponían una mayor biomasa que las de los niveles inferiores, se pensó que ello se debía a que la reproducción rápida era la explicación de las poblaciones abundantes. Sólo quince años después, cuando se examinaron las cadenas tróficas desde el punto de vista energético (Lindeman, 1942), se estableció que cada ser vivo está condicionado por la energía que puede capturar del nivel trófico inferior y que esa era la causa de la desigual abundancia y riqueza de los distintos niveles tróficos. O sea, la diversidad de un sistema ecológico no puede incrementarse indefinidamente debido a razones energéticas (Currie, 1991).

La abundancia desigual de una especie depende primordialmente de su nicho y no de su esfuerzo reproductivo. Aunque el esfuerzo reproductor resulta vital para el futuro de la especie, ésta tiene indefectiblemente un límite de abundancia determinado por su nicho potencial y real. Así, la especialización conduce a nichos más reducidos y, por tanto, a poblaciones menos numerosas y tasas de reproducción menores.

La consideración energética de las comunidades supone

que, entre la productividad y la cantidad de niveles tróficos debe de existir una correlación positiva. Sin embargo, las cadenas tróficas no son muy variables en longitud (entre dos y cinco niveles tróficos; Briand, 1983) y parece que sólo si la productividad es muy escasa, se establece un límite superior al número de niveles tróficos (Pimm & Lawton, 1977). Como cada consumidor se alimenta solo de unas pocas especies, Pimm & Lawton (1980) suponen que los sistemas ecológicos, podrían muy bien estar compuestos por subsistemas bastante independientes por lo que la cantidad de energía que asciende por uno de esos subsistemas en una región muy productiva, puede no ser muy diferente a la que sube en una región menos productiva. Otros condicionantes pueden contribuir también a impedir una gran longitud de las cadenas tróficas. Por ejemplo, las cadenas tróficas largas pueden provocar una mayor fluctuación de las poblaciones, o para un depredador puede ser más rentable alimentarse de un nivel trófico bajo, pues de lo contrario debería superespecializarse en el consumo de otro depredador (restricciones biofísicas).

Sin embargo, aunque dos áreas posean cadenas tróficas de igual longitud, puede que un nivel ejerza un papel tan modesto sobre el inmediatamente inferior, que no deba considerarse. Desde este punto de vista, parece que la productividad sí se relaciona con la longitud de las cadenas tróficas (Oksanen *et al.*, 1981). De esta manera, la longitud, aunque no varíe mucho latitudinalmente, puede condicionar la biodiversidad existente. Además, dicha longitud determinaría las fuerzas estructuradoras de una comunidad según el nivel trófico en el que esté incluida (Fretwell, 1987). La diversidad de los productores primarios está limitada por los recursos (competencia) si están solos. Ahora bien, si aparecen consumidores que actúen intensamente sobre los productores, la diversidad de estos últimos estará condicionada por la predación y será posible un incremento del número de especies, pero la diversidad de los consumidores estará limitada por la competencia. La adición de un tercer nivel trófico cambia de nuevo las fuerzas estructuradoras. Un mecanismo similar podría estar delimitando la colonización secuencial de las islas (Heatwole & Levins, 1972) y la sucesión (Glasser, 1982).

La consideración energética sobre las cadenas tróficas llevó, en los años 50 y 60, a suponer que la complejidad de interacciones entre los seres vivos, conducía a la estabilidad (MacArthur, 1955). Ello significaba que la acción conjunta de los seres vivos, podía impedir la fluctuación de las poblaciones y, por tanto, mantener la diversidad. La idea teórica de que los conjuntos de seres vivos (comunidades, ecosistemas) tenían una entidad real, y que estos «organismos» interaccionaban entre sí para preservar el orden común, sigue manteniéndose en la actualidad (Patten, 1988). Esta suposición ha sido fomentada también por la analogía entre la Teoría de la Información y la Diversidad, utilizando la clásica fórmula de Shannon-Wiener, no sólo como una medida de la diversidad, sino como una medida de la capacidad para el flujo de información (flujo energético) que originaba estabilidad.

Cuando se iniciaron los estudios sobre comunidades tropicales, se evidenció que las poblaciones en estas latitudes fluctuaban tanto como las poblaciones templadas (Wolda, 1978). Además, otros estudios teóricos y empíricos contradecían fuertemente la relación complejidad/estabilidad (May, 1972; Pimm, 1979). De esta manera, la presencia de muchas especies no implica su estabilidad poblacional, aunque la estabilidad climática o la productividad sí pueden permitir la acumulación de muchas especies. La consideración como entidades reales, desde el punto de vista evolutivo, de las agrupaciones de organismos con su medio, es una cuestión candente todavía (Oksanen, 1988). Esta visión, retoma la antigua idea de las sociedades de seres vivos con poder autoorganizativo, y no se conforma con que las interrelaciones entre los organismos, sean consecuencia de las estrategias individuales de las especies.

3. Causas Ecológicas de la Biodiversidad

3.1. Factores intrínsecos de la Comunidad

Possiblemente ningún factor por sí solo es capaz de explicar las causas de la diversidad de una región, siendo difícil la agrupación de estos factores en conjuntos razonablemen-

te coherentes. En primer lugar, se discutirá el papel que pueden ejercer una serie de características que son consecuencia de la integración de las especies en comunidades. Es decir, factores no generados por el medio y sí por las especies que integran estas comunidades. A éstos los denominaremos Factores Intrínsecos de la Comunidad y, principalmente, son tres: Competencia, Predación y Sucesión.

Teniendo en cuenta las consideraciones anteriores sobre la Similitud Limitante, es probable que la diversidad aumente si: i) existe una mayor gama de recursos, ii) si las especies poseen amplitudes de nicho pequeñas (especializadas) y iii) si las especies tienen un solapamiento de nicho mayor (MacArthur, 1972). Hay que tener en cuenta que una mayor *cantidad* de los recursos podría suponer un incremento de la abundancia y de la competencia, pero un mayor *espectro* de recursos o dimensiones sobre las que diferenciarse, da cabida a más especies.

La predación ejerce también un efecto sobre la diversidad (Murdoch & Oaten, 1975; Glasser, 1979; Holt, 1977 o Jeffries & Lawton, 1984). Los predadores pueden ser selectivos y atacar a la especie competitivamente superior de una comunidad, permitiendo la coexistencia. También pueden ejercer este efecto, si depredan sobre las presas más abundantes en cada momento. Además, la predación puede permitir un grado mayor de solapamiento de nicho entre especies competitivas, al disminuir las densidades poblacionales y, por tanto, incrementar la capacidad de sustentación del medio. Por último, para las presas que colonizan un área nueva, la selección natural podría favorecer aquellos fenotipos menos parecidos a las presas residentes, provocando así un desplazamiento de caracteres.

La sucesión, es decir, el proceso temporal por el cual se modifica la composición y las relaciones de abundancia entre las especies de una comunidad, puede orientarse debido a las características de las propias especies (Connell & Slatyer, 1977). En este caso, las primeras especies en aparecer modifican y promueven una mayor heterogeneidad en el medio, de modo que crean nuevos recursos para el asentamiento de otras especies, incrementando la diversidad. El proceso puede terminar cuando las especies más especiali-

zadas establecen una estabilidad ambiental que impide la presencia de nuevas especies.

3.2. Factores extrínsecos a la Comunidad

Consideramos como tales, a todos aquellos factores que, en última instancia, dependen primordialmente del medio. Los más considerados son: Productividad, Heterogeneidad Espacial y Variabilidad Climática. El efecto que estos factores ejercen sobre la diversidad no está bien conocido y, en muchas ocasiones, resulta difícil deslindar los efectos de cada uno por separado.

Generalmente se ha postulado que una mayor productividad incrementa la diversidad o la riqueza (Brown & Davidson, 1977; Pianka, 1967), pero también que la disminuye (Rosenzweig, 1971; Tilman, 1982). Una mayor productividad puede generar a la vez, más recursos, (poblaciones más numerosas, más competencia) y/o espectros de recursos mayores (nuevos nichos, más diversidad), con efectos contrapuestos. Tal vez por esta razón, el incremento de la diversidad se produce a niveles intermedios de productividad (Huston, 1979; Abramsky & Rosenzweig, 1983). En realidad la relación entre productividad y biodiversidad es confusa.

Como un factor más, aunque ligado a la productividad, debe de considerarse la Longitud de las Cadenas Tróficas. Como hemos comentado anteriormente, la diversidad de una comunidad puede estar determinada por fuerzas estructuradoras diferenciales (competencia o predación), según sea la longitud de la cadena trófica y el lugar que ocupe esa comunidad en esa cadena (Oksanen *et al.*, 1981; Fretwell, 1987).

Los ambientes heterogéneos parecen que poseen más especies (Pianka, 1967), como era de esperar, debido a su mayor gama de nichos. Esta hipótesis ha sido aplicada generalmente a una gran escala espacial, analizando la cantidad de grandes y antropomórficas unidades fisionómicas o hábitats de un territorio, pero no a la heterogeneidad intra-habitat a menor escala.

La variabilidad climática de un área es un caso de hete-

rogeneidad ambiental, pero a escala temporal. Las perturbaciones estacionales cíclicas pueden permitir la existencia de un número mayor de nichos y, por tanto, mayor diversidad (Schall & Pianka, 1977). Estas variaciones son predecibles y permiten que ciertos organismos se especialicen estacionalmente. Sin embargo, las perturbaciones acíclicas mantienen a las poblaciones por debajo de su capacidad demográfica (no saturación de individuos), reduciendo la competencia interespecífica y promoviendo la coexistencia. Como en la heterogeneidad espacial, es necesario tener en cuenta el efecto de la escala considerada, ya que el tiempo de generación y el tamaño de las especies, condiciona el carácter perturbador de un fenómeno dado. De todas formas y de modo general, es esperable que un ambiente con una estacionalidad acusada permita la existencia de una mayor diversidad. En un ambiente constante es más probable que las especies sean especialistas, que existan mayores tasas de creación de nuevos nichos y que éstos solapen más. En fin, que exista más diversidad. De esta manera, lo más lógico es que, tanto una gran como una escasa variabilidad climática, aumenten la diversidad.

4. Otros Factores Generadores de Biodiversidad

4.1. Los factores geográficos

Algunas características relativas a la fisonomía del medio, influyen igualmente sobre la biodiversidad. La latitud, la altitud o la profundidad ejercen una profunda influencia sobre la diversidad (Sanders, 1968; Pianka, 1982; Cody, 1990), pero su efecto se debe, probablemente, a otras variables influyentes interrelacionadas (productividad, variabilidad climática y heterogeneidad espacial). Sin embargo, la Forma del Área, el Tamaño y el Grado de Aislamiento, pueden considerarse factores influyentes relacionados directamente con la morfología del territorio.

La Forma del Área puede influir a través del denominado Efecto Península (Simpson, 1964), según el cual la diversidad se reduce en las zonas peninsulares más alejadas del continente, como consecuencia de una mayor tasa de extin-

ción y una menor tasa de inmigración. La comprobación de este supuesto no procura resultados generalizables (Gilpin, 1981) y su ausencia en algunos casos, parece estar relacionada con la preponderancia de los factores históricos (Bussack & Hedges, 1984), que han permitido, en otras épocas, la colonización de estas penínsulas a través de sus áreas más aisladas.

Otro aspecto importante es la morfología de algunos elementos geográficos constitutivos del área. Estos elementos han podido actuar como barreras y/o refugios en tiempos pasados: extensión, orientación y aislamiento de las cadenas montañosas, desiertos, cubierta vegetal, etc. Cualquier análisis acerca de la influencia de los factores históricos, debe de tomar en consideración estos aspectos (Udvardy, 1969). Estas barreras y refugios actúan siempre como tales debido a sus características ecológicas. Un mismo accidente geográfico, puede actuar como barrera, corredor o como refugio para un grupo de organismos según el período geológico, promoviendo, bien la vicarianza, bien la dispersión. El análisis de las comunidades de aquellas zonas con fuertes probabilidades de haber ejercido estos efectos alternantes, puede permitir especular sobre la secuencia de colonización y el papel del aislamiento en la génesis de la diversidad biológica.

Aunque fuera reconocido hace mucho tiempo, Fisher, Corbet y Williams (1943) y Preston (1948, 1962), fueron los primeros en postular que el número de especies de un área, dependa del tamaño de ésta. En general, puede decirse que no existe ninguna comunidad que no posea un cierto carácter insular, por lo que la relación entre riqueza y tamaño del área, puede observarse utilizando áreas arbitrarias de una región o tamaños diferentes del hábitat (Williamson, 1981). La Teoría del Equilibrio de MacArthur y Wilson (1967), predice que las islas de mayor tamaño deberían contener más especies, debido a que en ellas se dan mayores tasas de inmigración y menores tasas de extinción. El incremento de la riqueza con el tamaño del área, es esperable si se considera que entre tamaño del área y diversidad de hábitats existe una correlación positiva. Sin embargo, en ocasiones, no se constata esta correlación lo que hace sospechar que el tamaño del área afecta a la diversidad inde-

pendientemente de la heterogeneidad ambiental que contiene. Así lo ponen de manifiesto algunos experimentos directos, que reducen el tamaño de islas sin menoscabar la diversidad de hábitats (Simberloff, 1976), y la comparación de las curvas de especies-área entre islas y continentes. En los continentes, estas curvas deberían explicarse casi exclusivamente en función de la diversidad de hábitats (Begon *et al.*, 1988).

El aislamiento de un área influye sobre la capacidad de colonización de los seres vivos y, por tanto, sobre la biodiversidad que contiene (Williamson, 1981). Es el exponente «z» en la formulación de Preston (1948, 1962) y forma parte de las predicciones de la Teoría del Equilibrio de MacArthur y Wilson (1967): Las islas más lejanas deben de manifestar menores tasas de inmigración y por tanto un número menor de especies. Naturalmente, la condición de aislamiento o distancia, debe tener en cuenta las peculiaridades de cada grupo faunístico y la consideración de la edad ecológica de la isla, es decir, una riqueza menor en una isla, puede deberse simplemente a que las especies no han tenido tiempo de colonizarla.

4.2. Los factores históricos

Si el modelo de actuación ecológica de la evolución, que se genera alrededor del concepto de Similitud Limitante, se considera universal (en el sentido de que ha actuado también en tiempos pretéritos), hemos de admitir que la estructura actual de las comunidades es consecuencia de la acción de los factores ecológicos anteriormente enumerados, aunque puede que otros varios sean importantes. Su actuación conjunta y sucesiva durante el transcurso del tiempo evolutivo, ha generado la biodiversidad actual, pero sólo es posible decidir sobre su relevancia diferencial en la actualidad. Sin embargo, es evidente que los cambios climatológicos y geográficos, examinados a escala geológica, permiten especular sobre el efecto de estas grandes perturbaciones en la modificación y creación de nichos, o lo que es igual, en la implantación de nuevos taxones en una región. La realización de este tipo de análisis, requiere de la participación de

una disciplina generalmente poco considerada por los ecólogos: la reconstrucción filogenética.

En efecto, el reconocimiento de homologías individualizadas del fenotipo, en rasgos estructurales, bioquímicos, comportamentales, etc., y la interpretación de sus transformaciones evolutivas (polaridad de caracteres), permite la aplicación de diferentes técnicas que generan hipótesis sobre las relaciones genealógicas de grupos monofiléticos y, por consiguiente, sobre la historia evolutiva del mundo orgánico. La interpretación de filogenias a la luz de los datos paleoclimáticos y paleogeográficos, nos proporciona a su vez, inferencias razonables sobre la antigüedad, procedencia, vías de penetración y adaptaciones ecológicas de las especies que integran las comunidades. Es decir, permiten fijar la cronología relativa de la historia evolutiva de los seres vivos, es decir, su evolución espacio-temporal a gran escala. La inferencia filogenética nos permite superar el concepto biogeográfico-descriptivo de Cenocron (Reig, 1968) o Patrón de Dispersión (Halfpter, 1987: grupos de especies originados o integrados en una área y un momento dado, que están sujetos a las mismas presiones macroecológicas durante un tiempo prolongado y tienen una historia biogeográfica común) y definir auténticos Pulsos Taxonómicos (Erwin, 1985): historias adaptativas y geográficas de líneas evolutivas monofiléticas.

Se supone que la diversidad aumenta al aumentar la edad del ambiente. Ello es evidente cuando se considera el tiempo ecológico (sucesión y teoría de islas), pues es superior el tiempo disponible para la dispersión. Sin embargo, resulta más controvertido el planteamiento, si se considera el tiempo evolutivo, o sea, si es mayor el tiempo disponible para la especiación y la adaptación. Así, se presupone que la diversidad de una comunidad aumenta con el tiempo geológico, hasta que se alcanza un equilibrio evolutivo (Stanley, 1979). Las comunidades sin «equilibrio evolutivo», pueden tener sus recursos totalmente utilizados, al estar saturadas de individuos aunque haya pocas especies. Podría preguntarse, ¿tiende la evolución a saturar de especies las comunidades? o ¿la cantidad de nichos es constante en una comunidad y las especies van relevándose en esos nichos? La realidad es, probablemente, una respuesta intermedia. La

evolución, como la sucesión, va «creando» nuevos nichos y, por tanto, incrementando el número de especies presentes de un grupo determinado (Niklas *et al.*, 1983; Strong *et al.*, 1984). De este modo, aunque se extinguen especies, la evolución mantiene parte de las líneas filogenéticas anteriores.

Las grandes perturbaciones que se han producido en la historia geológica de cualquier región, han promovido nuevos nichos, especies y colonizaciones. En este sentido, la modificación de los rangos geográficos de las especies parece haber ejercido una profunda influencia, al menos en insectos (Coope, 1979) y es probable, que muchas de las especies de una comunidad, hayan adquirido sus adaptaciones lejos de su actual rango geográfico (Connell, 1980).

Todas las consideraciones expuestas hasta aquí, implican que: i) pueden existir regiones geográficas en las que las colonizaciones e invasiones faunísticas han sido frecuentes, debido a su posición intermedia entre los trópicos y las regiones templado frías (Zonas de Transición; Zunino, 1985; Halfpter, 1987); ii) es necesario considerar la función alternativa, en el tiempo, de ciertas áreas geográficas como corredores, barreras y/o refugios teniendo en cuenta que dicha función puede variar además, de acuerdo a las adaptaciones de cada grupo de organismos y, por último, iii) Cualquier hipótesis sobre la colonización o biogeografía histórica de una área, debería apoyarse en la historia evolutiva de los pulsos taxonómicos que la colonizan (Erwin, 1985), intentando establecer correspondencias entre cladogénesis, radiación adaptativa y rangos geográficos presentes y pasados (registro fósil) de los taxones implicados, de acuerdo con el modelo teórico más apropiado en cada caso: Dispersión *versus* Vicarianza.

Las Zonas de Transición implican la existencia de áreas de yuxtaposición faunística, en las que conviven taxones de diversa procedencia. De acuerdo con la formulación teórica de este concepto, es posible realizar una sencilla predicción de gran utilidad empírica: Cuanto mayor sea el número de Patrones de Dispersión, de grupos monofiléticos y Pulsos Taxonómicos presentes en un área, mayor será la probabilidad de que los factores históricos hayan jugado un papel importante en la génesis de la biodiversidad de dicho territorio. En estas áreas de estratificación faunística, algunas

de las explicaciones sobre la modificación espacio-temporal de la biodiversidad, deben de tener en cuenta los procesos dispersivos a gran escala y la posibilidad de que las adaptaciones diferenciales de las especies, no hayan surgido como consecuencia del desplazamiento competitivo de caracteres, aunque puede que este mecanismo configure actualmente el nicho real de las especies.

Las regiones tropicales, más diversas y complejas, poseen comunidades más inestables, en el sentido de que tienen menor capacidad de regresar a la situación original tras una perturbación (May, 1972). Ahora bien, están habitadas por especies más comprometidas con el medio y, por tanto, menos susceptibles de ser desplazadas por una especie invasora. La colonización por parte de nuevas especies en estas regiones, ha de ser más probable en el caso de una fuerte perturbación ambiental. Las regiones templado-cálidas, en cambio, son frecuentemente habitadas por especies de mayor tolerancia ambiental y capacidad de adaptación ante nuevas circunstancias. Ello sugiere que pudieron ingresar tras ligeras perturbaciones ambientales, modificando su distribución geográfica y evitando así su extinción.

5. Consideraciones Finales

Numerosos autores han argumentado extensamente las razones éticas, económicas, estéticas y científicas que aconsejan imperiosamente detener la actual tasa de pérdida de biodiversidad (Wilson, 1988 y 1989; Krebs, 1992; Leveque & Glachant, 1992; entre otros). Si admitimos tales argumentos, el siguiente paso es plantear soluciones que permitan atajar el problema. Se trata por tanto de una cuestión de voluntades, objetivos y criterios, en la que es necesario responder a las siguientes preguntas: ¿Afrontamos el problema, deseamos conservar?; ¿qué nivel de pérdida del patrimonio biológico estamos dispuestos a aceptar?; ¿qué criterios hemos de adoptar?, o lo que es igual ¿qué tipo de organismos es necesario conservar?; ¿cuáles han de ser las áreas objeto de protección y qué características han de tener?

Nuestro argumento es que si respondemos afirmativamente a la cuestión previa, es decir, si tenemos voluntad de

conservar el máximo posible de biodiversidad, las siguientes preguntas podrían empezar a ser razonablemente contestadas, estudiando las causas o factores generadores de biodiversidad.

Parece claro que cualquier decisión, criterio, o estrategia, necesita una base factual bien establecida: *El Inventario de la Diversidad Orgánica*. Sin este catálogo es difícil aclarar los patrones y procesos que determinan la diversidad orgánica de nuestro planeta (May, 1988: 1.446). Sin embargo, cada día es más evidente que no podemos esperar a finalizar dicho inventario, para comenzar a tomar decisiones. Quienes tienen asignada esta ingente tarea, practican una disciplina científica de escasa proyección social, recursos cada día más limitados (Martín-Piera, 1992; Krebs, 1992) y, tal vez lo más importante, con problemas teóricos y metodológicos aún no resueltos completamente: *La Sistemática Biológica*. Esta doble problemática, política y científica, arroja una gran incertidumbre sobre la capacidad de los sistemáticos para proporcionar, en un tiempo razonable (cada día más corto), el Inventario Orgánico que la sociedad debería demandar.

Parecería pues, que ya no podemos esperar a inventariar para conservar y, según se argumenta, es la hora de conservar incluso a ciegas. Ahora bien, si se tiene la intención de conservar el máximo de biodiversidad posible, es ineludible diseñar una estrategia sustentada sobre resultados tangibles y racionales que, sobre todo, surgirán del apoyo a disciplinas básicas hoy relegadas en favor de la investigación aplicada; dicotomía maniquea que no compartimos.

Como hemos visto, indagar acerca de las causas generadoras de la biodiversidad es preguntarse sobre los motivos que originan la enorme variabilidad de los seres vivos. Se trata de uno de los problemas esenciales de la Biología, el mismo al que se enfrentó el paradigma darwiniano de la *Evolución por Selección Natural*. Así pues, conocer las razones fundamentales que han promovido la riqueza y la presencia de determinadas especies en un territorio, requiere afrontar el problema desde una perspectiva evolutiva. Como May (1986 y 1988) ha reconocido, en un tiempo en el que exploramos los orígenes y confines del universo, somos incapaces de ofrecer una estimación aproximada del número

de especies que cabe esperar en un ambiente determinado (una parcela, un área, un continente, o en todo el Globo). Cree May que se trata de la cuestión científica pendiente del siglo XX (probablemente también del siglo XXI): «How many species are there?» o, según nuestro planteamiento: ¿cuáles son los factores que determinan la diversidad orgánica? Se trata en realidad de dos versiones de la misma pregunta.

Las investigaciones que pueden permitir un acercamiento a la resolución de estas cuestiones, han de carecer forzosamente de consecuencias prácticas inmediatas, pero constituyen el soporte preliminar que permite tomar decisiones razonadas sobre la delimitación, uso y gestión de áreas singulares. Analizar, sobre un territorio concreto, el papel diferencial ejercido por diversos agentes generadores de diversidad, puede permitir una aproximación empírica para el establecimiento de estrategias de conservación consecuentes. Así lo han reconocido diversas instituciones científicas que reclaman un sustancial incremento de recursos destinados al conocimiento de los mecanismos que determinan la diversidad, como única manera de elaborar estrategias de conservación efectivas (Castri & Younes, 1990; Lubchenco *et al.*, 1991; Barbault & Hochberg, 1992).

Indudablemente, las causas principales de diversidad de un territorio concreto, dependen del grupo de organismos considerado. En una estrategia global, sería conveniente que los estudios se realizaran con grupos sistemáticos elegidos según criterios razonables (conocimiento taxonómico aceptable, importancia en los ciclos de materia y energía, posición trófica, número de especies conocidas, etc.). La evaluación conjunta de estos resultados, permitiría ponderar los principales factores causales generadores de biodiversidad y, por tanto, ofrecer criterios científicos sobre la ubicación y características de los espacios a proteger. Sin embargo, frecuentemente esta elección se realiza por vía de urgencia. Si la presión social es suficiente y a los gestores ambientales les parece imperiosa la protección de un territorio, se procede a su reconocimiento legal. Los motivos que generan este reconocimiento, resultan de los más variado, a veces, incluso científicos, pero en ningún caso responden a una planificación estratégica.

La planificación en materia de conservación ha de enfrentarse además, con otros inconvenientes previos, entre los que destacan la inexistencia de un flujo de comunicación permanente entre asesores (científicos) y ejecutores (políticos) (Edelstam., 1992), y la ausencia de datos rigurosos acerca de la trascendencia y las causas de la pérdida de diversidad orgánica (Solbrig, 1992). Según este autor, la sociedad espera soluciones de los expertos y no vaticinios de enormes catástrofes. Compartimos la visión pragmática de Solbrig sobre la investigación del problema y la propuesta de soluciones. Estamos convencidos de que investigar acerca de las causas de la biodiversidad, permitirá mejorar la comprensión, los criterios y las estrategias de conservación de los seres vivos en áreas singulares. Sin embargo, los países industrializados, no parecen estar dispuestos a disminuir el despilfarro de recursos naturales en favor de la conservación de la diversidad orgánica de la Tierra, ni tan siquiera a destinar una pequeña fracción de su riqueza a este tipo de investigaciones.

Agradecimiento

Los autores agradecen los comentarios, críticas y sugerencias de los Drs. Joaquín Templado (recientemente fallecido) y Pere Alberch a sendas versiones del manuscrito.

Bibliografía

- ABRAMSKY, Z. & ROSENZWEIG, M. L. (1983): Tilman's predicted productivity-diversity relationship shown by desert rodents. *Nature*, 309: 150-151.
- ATKINSON, W. D. & SHORROCKS, B. (1981): Competition on a divided ephemeral resource: a simulation model. *J. Anim. Ecol.*, 50: 461-471.
- BARBAULT, R. & HOCHBERG, M. E. (1992): Population and community level approaches to studying biodiversity in international research programs. *Acta Oecologica*, 13 (1): 137-146.
- BEGON, M., HARPER, J. L. & TOWNSEND, C. R. (1988): *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. Ed. Omega, Barcelona. 886 pp.
- BOWERS, M. A. & BROWN, J. H. (1982): Body size and coexistence in desert rodents: chance or community structure? *Ecology*, 63: 391-400.
- BRIAND, F. (1983): Environmental control of food web structure. *Ecology*, 64: 253-263.

- BROWN, J. H. & DAVIDSON, D. W. (1977): Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science*, N. Y., 196: 880-882.
- BUSACK, S. D. & HEDGES, S. B. (1984): Is the peninsular effect a red herring? *Am. Nat.*, 13 (2): 266-275.
- CASTRI, di F. & YOUNES, T. (1990): Fonction de la diversité biologique au sein de l'ecosystème. *Acta Oecologica*, 11 (3): 429-444.
- CODY, E. D. (1990): The distribution of insects along elevational gradients. *Oikos*, 58: 313-322.
- CONNELL, J. H. (1980): Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 35: 131-138.
- (1983): On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *Am. Nat.*, 122: 661-696.
- CONNELL, J. H. & SLATYER, R. O. (1977): Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Natur.*, 111: 1.119-1.144.
- CORNELL, H. V. & LAWTON, J. H. (1991): Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective. *J. Anim. Ecol.*, 61: 1-12.
- COOPE, G. R. (1979): Late Cenozoic fossil Coleoptera: Evolution, biogeography and ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10: 247-268.
- CURRIE, D. J. (1991): Energy and large-scale patterns of animal and plant-species richness. *Am. Nat.*, 137: 27-49.
- EDELSTAM, C., SKOOG, G., LUNDBERG, H. & RAMEL, C., Ed. (1992): *Perspectives in the Maintenance of Biodiversity*. Kungl Vetenskapsakademien. Royal Swedish Academy Sciences. 30 pp.
- ELTON, C. S. (1927): *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson, London. 209 pp.
- ERWIN, T. L. (1985): The taxon pulses: a general pattern of lineage radiation and extinction among carabid beetles. En: *Taxonomy Phylogeny and Zoogeography of beetles and ants*. Ball, G. E. (edit.) Junk Publ., Dordrecht: 437-472.
- (1991): How many species are there?: Revisited. *Conservation Biol.*, 5 (3): 330-33.
- FISHER, R. A., CORBET, A. S. & WILLIAMS, C. B. (1943): The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.*, 12: 42-58.
- FRETWELL, S. D. (1987): Food chain dynamics: the central theory of ecology? *Oikos*, 50: 291-301.
- GILPIN, M. E. (1981): Peninsular diversity patterns. *Am. Nat.*, 118: 291-296.
- GILPIN, M. E. & DIAMOND, J. M. (1982): Factors contributing to non-randomness in species co-occurrences on islands. *Oecologia*, 52: 75-84.
- GLASSER, J. W. (1979): The role of predation in shaping and maintaining the structure of communities. *Amer. Nat.*, 113 (5): 631-641.
- (1982): On the causes of temporal change in communities: modification on the biotic environment. *Amer. Nat.*, 119 (3): 375-390.
- HAIRSTON, N. G. (1980): The experimental test of an analysis of field distributions: competition in terrestrial salamanders. *Ecology*, 61: 817-826.
- HALFFTER, G. (1987): Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Ann. Rev. Entom.*, 32: 95-114.

- HANSKI, I. (1982): Dynamics of regional distribution: the core and satellite hypothesis. *Oikos*, 37: 306-312.
- HEATWOLE, H. & LEVINS, R. (1972): Trophic structure stability and faunal change during recolonization. *Ecology*, 53: 531-534.
- HOLT, R. D. (1977): Predation, apparent competition and the structure of prey communities. *Theor. Populat. Biol.*, 12: 197-229.
- HUSTON, M. (1979): A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.*, 113: 81-101.
- HUTCHINSON, G. E. (1957): Concluding remarks. *Cold Spring Harbor. Symp. Quant. Biol.*, 22: 415-427.
- (1961): The paradox of the plankton. *Am. Nat.*, 95: 137-145.
- JEFFRIES, M. J. & LAWTON, J. H. (1984): Enemy-free space and the structure of ecological communities. *Biol. J. Linn. Soc.*, 23: 269-286.
- KREBS, J. R. (1992): *Evolution and Biodiversity: THE NEW TAXONOMY*. Report of the Committee set up by The Nat. Environ. Reser. Counc., 61 pp.
- LAWLOR, L. R. (1980): Structure and stability in natural and randomly constructed competitive communities. *Am. Nat.*, 116: 394-408.
- LEVEQUE, F. & GLACHANT, M. (1992): Biodiversidad Genética: La gestión mundial de los recursos vivos. *Mundo Científico* 12 (122): 278 - 287.
- LIDICKER, W. Z. (1962): Emigration as a possible mechanism permitting the regulation of population density below carrying capacity. *Am. Nat.*, 96: 29-33.
- LINDEMAN, R. L. (1942): The trophic dynamic aspects of Ecology. *Ecology*, 23: 399-418.
- LUBCHENCO, J., OLSON, A. M., BRUBAKER, L. B., CARPENTER, S. R., HOLLAND, M. M., HUBBELL, S. P., LEVIN, S. A., MACMAHON, J. A., MATSON, P. A., MELILLO, J. M., MOONEY, H. A., PETERSON, C. H., PULLIAM, H. R., REAL, L. A., REGAL, P. J., RISER, P. G. (1991): The sustainable biosphere initiative: an ecological research agenda. *Ecology*, 72 (2): 371-412.
- MACARTHUR, R. H. (1955): Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. *Ecology*, 36: 533-536.
- (1972): *Geographical Ecology: patterns in the distribution of species*. Harper & Row, New York. 269 pp.
- MacARTHUR, R. H. & LEVINS, R. (1967): The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Am. Nat.*, 101: 377-385.
- MacARTHUR, R. H. & WILSON, E. O. (1967): *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MARTÍN-PIERA, F. (1992): Sistemática, Biodiversidad y Conservación del Medio Natural. *Actas Jornadas del Medio Natural Albacetense*; 409-413 pp.
- MAY, R. M. (1972): Will a large complex system be stable? *Nature*, 238: 413-414.
- (1986): The search patterns in the balance of nature: advances and retreats. *Ecology*, 67 (5): 1.115-1.126.
- (1988): How many species are there on the Earth? *Science*, 241: 1.441-1.448.
- MURDOCH, W. W. & OATEN, A. (1975): Predation and population stability. *Adv. Ecol. Res.*, 9: 1-131.

- NIKLAS, K. J., TIFFNEY, B. H. & KNOLL, A. H. (1983): Patterns in vascular land plant diversification. *Nature*, 303: 614-616.
- OKSANEN, L. (1988): Ecosystem organization: mutualism and cybernetics or plain darwinian struggle for existence? *Amer. Natur.*, 131 (3): 424-444.
- OKSANEN, L., FRETWELL, S. D., ARRUDA, J. & NIEMELA, P. (1981): Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *Amer. Nat.*, 118 (2): 240-261.
- PATTEN, B. C. (1982) Environs: relativistic alementary particles for Ecology. *Am. Nat.*, 119 (2): 179-219.
- PIANKA, E. R. (1967): On lizard species diversity: North American flatland deserts. *Ecology*, 48: 333-351.
- (1982): *Ecología Evolutiva*. Omega (edit.), Barcelona. 365 pp.
- PIMM, S. L. (1979): Complexity and stability: another look at MacArthur's original hypothesis. *Oikos*, 33: 351-357.
- PIMM, S. L. & LAWTON, J. H. (1977): The number of trophic levels in ecological communities. *Nature*, 268: 329-331.
- (1980): Are food webs divided into compartments? *J. Anim. Ecol.*, 49: 879-898.
- PRESTON, F. W. (1948): The commonness and rarity of species. *Ecology*, 29: 254-283.
- (1962): The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology*, 63: 555-573.
- PYKE, G. H. (1982): Local geographic distributions of bumblebees near Crested Butte, Colorado: Competition and community structure. *Ecology*, 63: 555-573.
- REIG, O. (1968): Peuplement en véritables tétrapodes de l'Amérique du Sud. En: *Biologie de l'Amérique Australe*, 4: 215-260. Edit. Centr. Nat. rech. Scient., Paris.
- RICKLEFS, R. E. (1991): Structures and transformations of life histories. *Funct. Ecol.*, 5: 174-183.
- ROSENZWEIG, M. L. (1971): Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science*, N. Y., 171: 385-387.
- SANDERS, H. L. (1968): Marine benthic diversity: a comparative study. *Am. Nat.*, 102: 243-282.
- SCHALL, J. J. & PIANKA, E. R. (1977): Species densities of reptiles and amphibians on the Iberian peninsula. *Act. Vertebrata* (Doñana), 4: 27-34.
- SCHOENER, T. W. (1974): Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27-39.
- (1983): Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.*, 122: 240-285.
- SIMBERLOFF, D. S. (1976): Experimental zoogeography of islands: effects of island size. *Ecology*, 57: 629-648.
- SIMPSON, G. G. (1964): Species densities of North American recent mammals. *Syst. Zool.*, 13: 57-73.
- SLATKIN, M. (1974): Competition and regional coexistence. *Ecology*, 55: 128-134.
- SOLBRIG, O. (1992): Biodiversity, global change and scientific integrity. *J. Biogeo.*, 19: 1-2.
- STANLEY, S. M. (1979): *Macroevolution*. W. H. Freeman, San Francisco.

- STRONG, D. R. Jr., LAWTON, J. H. & SOUTHWOOD, T. R. E. (1984): *Insects on Plants: Community patterns and Mechanism*. Blakwell Scientific (edit.). Oxford.
- TILMAN, D. (1982): *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton. New Jersey.
- TURKINGTON, R. A., CAVES, P. B. & AARSSEN, L. W. (1977): Neighbour relationships in grass-legume communities: I. Interspecific contacts in four grassland communities near London, Ontario. *Can. J. Bot.*, 55: 2.701-2.711.
- UDVARDY, M. D. F. (1969): *Dynamic zoogeography with special reference to land animals*. Van Nostrand Reinhold (eds.), N.Y. 455 pp.
- WILLIAMSON, M. H. (1981): *Island Populations*. Oxford University Press, Oxford.
- WILSON, E. O. (1988): The current state of biological diversity. En: *Biodiversity*, E. O. Wilson (ed.). National Academic Press. Washington, D.C. 3-18 pp.
- (1989): La biodiversidad amenazada. *Investigacion y Ciencia* nº 158: 64-71.
- WOLDA, H. (1978): Fluctuations in abundance of tropical insects. *Am. Nat.*, 112: 1.017-1.045.
- ZUNINO, M. (1985): Gli Scarabaeoidea coprofagi dell'area Euromediterranea: relazioni filetiche e biogeografiche. *Atti XIV Congr. naz. ital. Ent.*: 321-325.