

---

# La estimación y detección de la diversidad biológica: dificultades, posibilidades y estado actual de la cuestión

*Jorge M. Lobo*

---

Arbor CLV, 611 (Noviembre 1996) 9-23 pp.

*Desgraciadamente, plantearse la gestión de la biodiversidad con criterios empíricos no es tarea fácil y son muchos los inconvenientes que hay que considerar y solventar previamente. Puede decirse que la magnitud del problema ha sorprendido a los biólogos, incapaces de ofrecer respuestas y propuestas precisas a cuestiones de base, a veces largamente debatidas. En este ensayo se realiza una revisión actualizada de las principales dificultades con que se enfrenta la estimación científica de la biodiversidad, enumerando también algunas propuestas realizadas para superarlas.*

---

## Antecedentes

La actuación del hombre sobre los ecosistemas naturales extingue anualmente alrededor de 17.000 especies, un ritmo de extinción entre 100 y 1.000 veces superior al normal (WILSON, 1988; MAY, *et al.*, 1995). La gravedad de este fenómeno ha promovido en la última década un creciente

interés por encontrar estrategias y criterios científicos sobre los que basar la conservación de la biodiversidad (SOULE, 1991; WRI, *et al.*, 1992). La respuesta tradicional a la pérdida de especies ha sido la creación de reservas naturales, generalmente con el criterio de evitar la extinción de ciertas especies llamativas y de gran talla: el sesgo de la megafauna (PLATNICK, 1992). Esta aproximación a la conservación aparece ahora como ineficaz, costosa y carente de objetividad (MARGULES, 1989; NOSS, 1991). Recientes estudios demuestran que los patrones de diversidad espacial que aparecen con vertebrados pueden no corresponder con los de los grupos más diversificados, de modo que buena parte de las reservas actualmente existentes podrían estar inadecuadamente situadas (OLIVER & BEATTIE, 1993; WILLIAMS & GASTON, 1994). La identificación de las áreas de conservación prioritaria y las propuestas de gestión de las mismas, deben provenir de un análisis científico (MURPHY, 1990). Análisis científico que debe realizarse considerando los datos de diferentes grupos biológicos y, principalmente, de aquellos que sabemos constituyen la gran mayoría de la biodiversidad total del planeta: insectos (1.110.000 especies descritas); plantas (250.000 especies); artrópodos no insectos (125.000 especies); moluscos (50.000 especies); hongos (47.000 especies) y protozoos (31.000 especies) (SAMWAYS, 1994).

### **Algunas dificultades básicas**

A las puertas del siglo XXI no existe todavía un solo lugar del planeta del cual se posea un inventario completo de su biodiversidad (JANZEN, 1993). Por si fuera poco, la ciencia sólo conoce alrededor de 1,5 millones de especies (WILSON, 1988) y los problemas metodológicos y logísticos para identificar e inventariar el total de las especies estimadas (entre cinco y 30 millones) son enormes. Inventariar todas las especies existentes es una labor inabordable a corto plazo, sobre todo, si se tiene en cuenta que la gran parte de la biodiversidad del planeta se encuentra en los países con menor cantidad de recursos (GASTON & MAY, 1992). El propio concepto de especie, la unidad de medida de

cualquier cálculo de la biodiversidad, es en sí mismo relativo y no existe una definición que sirva para todos los seres vivos. Considerar a las especies como grupos de organismos capaces de hibridarse entre sí pero aislados de otros grupos (MAYR, 1963) parece razonable, pero difícil de comprobar. Si tenemos en cuenta la información contenida en los ácidos nucleicos, la mayoría de los linajes de seres vivos serían microbios (EMBLEY, *et al.*, 1995). En un gramo de suelo puede haber 10.000 especies diferentes de microorganismos (KLUG & TIEDJE, 1994). Cepas de bacterias con el 70 % de similitud en sus secuencias de DNA son consideradas como pertenecientes a la misma especie, mientras que entre las especies de homínidos es corriente que exista un 98 % de similitud genética (O'DONNELL, *et al.*, 1995).

Carecemos también de una definición precisa y unánime sobre el significado de lo que se pretende medir: la biodiversidad (HARPER & HAWKSWORTH, 1995). Una definición que abarque toda la complejidad de factores incluidos en el término debe, forzosamente, ser simple e imperfecta (del tipo: «la variedad de todos los organismos vivos»). En última instancia, la diversidad biológica es una consecuencia del funcionamiento de los sistemas biológicos y un producto irrepetible de los intrincados procesos evolutivos a que están sujetos los seres vivos (MARGALEF, 1991). Por ello, probablemente, no puede describirse de una manera precisa. Según la Convención sobre la Diversidad Biológica (WRI, *et al.*, 1992), el término diversidad debe incluir tres niveles de organización diferentes pero interconectados: la diversidad genética que existe dentro de cada especie, la diversidad de especies y la diversidad de ecosistemas. ¿Qué hacer para considerar la diversidad intraespecífica o genética y la ecológica o de comunidades? La diversidad genética de una especie está en la base de su capacidad de adaptación al medio. Sin embargo, no es posible medir la variación genética de todas las especies. Realizar esta tarea requeriría un esfuerzo colosal, aunque sólo se pretendiera abarcar una mínima fracción de la totalidad de las especies existentes. Pero, además, aunque conociéramos esta información, existen grandes dudas acerca del tamaño poblacional requerido para mantener la variación genética de las especies (HARPER & HAWKSWORTH, 1995).

### Otro problema: medir la biodiversidad

Tampoco poseemos una medida universal y completa y ni siquiera sabemos si es posible medir la biodiversidad (HARPER & HAWKSWORTH, *op. cit.*). Pero es que, aunque tengamos en un futuro una medida capaz de expresar adecuadamente la biodiversidad, es posible que las áreas con mayor diversidad difieran según los organismos considerados (GASTON, 1992; WILLIAMS & GASTON, 1994). Los numerosos índices y métodos para estimar y predecir la diversidad tienen distintas propiedades y posibilidades (PEET, 1974; MAGURRAN, 1988; COLWELL & CODDINGTON, 1994) y no son igualmente aplicables a todos los grupos de seres vivos ni pueden utilizarse generalmente para conjuntos de especies taxonómicamente heterogéneos. Es casi imposible realizar estimaciones de diversidad que abarquen organismos tan dispares como mamíferos, plantas, insectos y bacterias. El concepto de diversidad es complejo y se aleja cada vez más de la simple definición del número de especies por esfuerzo de muestreo. Medir la biodiversidad considerando que todos los táxones contribuyen de igual manera no se ajusta a la realidad.

Existen medidas que permiten valorar diferencialmente las especies según su abundancia (MAGURRAN, 1988). Así, es más diversa una comunidad cuyas especies tienen abundancias parecidas, que una comunidad de igual número de especies pero dominada numéricamente por unas pocas. Del mismo modo, entre dos comunidades con idéntico número de especies resultaría más diversa aquella que tuviera una mayor variedad de patrones morfológicos, una mayor cantidad de líneas filogenéticas, o un mayor número de táxones de alto rango (PIELOU, 1975; FAITH, 1992; VANE-WRIGHT, *et al.*, 1991; WILLIAMS, *et al.*, 1991). La diversidad filogenética puede medirse estimando la distancia mínima en un árbol filogenético que conecte todas las especies (FAITH, *op. cit.*).

Ciertamente, resulta más diverso un grupo de organismos con más líneas filogenéticas y parece razonable valorar preferencialmente a aquellas especies que poseen un mayor número de caracteres exclusivos. Sin embargo, puede ocurrir que especies de gran peso filogenético tengan poca re-

levancia en el funcionamiento general de los ecosistemas y, por tanto, en el mantenimiento de la diversidad. Si una medida de la biodiversidad debe tener en cuenta el número de taxones diferentes, pero también el grado de diferencia que existe entre ellos, ¿por qué no tener en cuenta también la cantidad de niveles tróficos o la variedad de tipos ecológicos, comportamentales o fisiológicos? Como la utilización de los recursos ambientales es desigual entre las especies, es de suponer que éstas poseen un peso diferencial en el funcionamiento de los ecosistemas y, por tanto, no debería valorarse por igual a todas las especies a la hora de estimar la biodiversidad. Parece intuitivamente evidente que la conservación de un gran mamífero o de un árbol, permite la subsistencia de otras muchas especies. Especies menos llamativas como algunos insectos polinizadores y predadores, o ciertos microorganismos edáficos, pueden ser claves para el funcionamiento de muchas comunidades (SCHULZE & MOONEY, 1993). Como desconocemos el papel ejercido por la mayoría de las especies en los ecosistemas, no tenemos criterios para determinar el peso que cada una de ellas debería tener en el cálculo total de la biodiversidad.

### **Distribución geográfica y conservación**

Si tenemos en cuenta la distribución geográfica de las especies, tampoco resulta coherente valorar a todas ellas por igual. ¿Qué hacer con las especies endémicas? A la hora de decidir las áreas más necesitadas de protección es necesario considerar la cantidad total de especies, pero también el número de aquéllas que poseen pequeños rangos de distribución (PRANCE, 1990; MYERS, 1988 y 1990; PLATNICK, 1992). Ello es así, sobre todo, porque son las especies con menores áreas de distribución las que muestran un riesgo de extinción significativamente mayor (GASTON, 1994). Un enclave particular puede no ser más rico que otro en especies, ni poseer mayor cantidad de líneas filogenéticas o táxones de alto rango, pero en cambio tener una buena proporción de especies con pequeños rangos de distribución. De hecho, los centros de endemismo pueden no coincidir con los centros de diversidad (CEBALLOS & BROWN, 1995;

PRANCE, 1995; COWLING & SAMWAYS, 1995) y, por si fuera poco, ambos tipos de centros pueden estar situados en localidades diferentes dependiendo del tipo de organismo (OLIVER & BEATTIE, 1993). Actualmente, se han propuesto medidas de diversidad que valoran diferencialmente a las especies según su área de distribución (WILLIAMS & HUMPHRIES, 1994).

El número de especies depende del tamaño del área (WILLIAMSON, 1988). Si realizamos una prospección del número de especies sobre un territorio, esta cantidad aumenta en mayor o menor medida según vamos incrementando paulatinamente el área sobre la cual prospectamos. Al número de especies que existe en una localidad con un tipo de hábitat determinado se lo denomina  $\alpha$ -diversidad y al relevo de especies que se produce entre localidades próximas o entre hábitats cercanos se lo ha llamado  $\beta$ -diversidad. De modo que cuanto mayor es el cambio espacial en la composición faunística de las localidades, mayor es la  $\beta$ -diversidad del territorio. El número total de especies de ese territorio ( $\gamma$ -diversidad) depende así, tanto del número de especies existentes en cada localidad ( $\alpha$ -diversidad), como del grado de reemplazamiento faunístico entre esas localidades ( $\beta$ -diversidad) (WHITTAKER, 1972; CODY, 1986). Cuando deseamos medir la diversidad de una unidad espacial cualquiera, no sólo debemos considerar el número de especies, sino cómo se genera ese valor a medida que se incrementa la superficie del espacio muestreado. Ambas expresiones están relacionadas y juntas reflejan mejor la organización de los sistemas naturales (MARGALEF, 1991). Por ello, si tenemos que estimar las áreas de máxima diversidad, resulta adecuado tener en cuenta la cantidad de especies propias de cada área o que contribuyen más a la  $\beta$ -diversidad (WILLIAMS & HUMPHRIES, 1994). Desgraciadamente, las tasas de reemplazamiento espacial no son iguales en todos los grupos (WEAVER, 1994): en unos el muestreo de una única localidad permite conocer una gran proporción del total de especies de un territorio, en otros es necesario muestrear muchas localidades para obtener una estima acertada de la riqueza total. Por tanto, en una región dada la contribución a la diversidad total de cada taxón depende de la escala espacial que consideremos.

---

## Buscando los puntos de máxima diversidad

A pesar de estas dificultades, es necesario ofrecer a la sociedad de cada país información sobre la distribución geográfica de la biodiversidad, estimada ésta por medio de unos criterios científicos, universales y coherentes. Todos los inconvenientes mencionados deben hacernos reflexionar sobre la imposibilidad de encontrar una solución simplista del problema, pero no deben desanimar ni convertir en inútil la investigación realizada en este campo. Tenemos posiblemente una buena idea acerca de los principales inconvenientes y existen algunas estrategias para solventar o al menos disminuir su efecto. Por poco que se avance en la detección científica de las áreas con mayor biodiversidad de un país, los resultados pueden permitir elaborar estrategias de protección mucho más efectivas. Para afrontar la colosal tarea de detectar las áreas de máxima diversidad se han seguido dos líneas de investigación principales. Por una parte, compendiar y gestionar la información actualmente existente. Por otra, investigar las posibilidades de distintos indicadores indirectos de la biodiversidad. Ambas estrategias no son exclusivas, sino más bien complementarias. Sólo tras un conocimiento medio de la taxonomía y la biogeografía de diferentes grupos biológicos, se puede intentar establecer la idoneidad de los indicadores.

La tarea de contar todas las especies de una región es impracticable. Por ello, se han buscado soluciones indirectas mediante el uso de indicadores. Como los ecólogos han estado desde antiguo interesados en identificar los factores que determinan la biodiversidad (LOBO & MARTÍN-PIERA, 1993), los primeros indicadores utilizados para estimar la biodiversidad han sido los ambientales. Algunas aproximaciones a esta cuestión han sido realizadas con éxito (BRAITHWAITE, *et al.*, 1989; HILL & KEDDY, 1992; GOUGH, *et al.*, 1994), pero no siempre se puede predecir el número de especies a partir de datos ambientales como productividad o temperatura. Ello se debe a que la relación entre esas variables y el número de especies no es casi nunca lineal: las máximas diversidades suelen producirse a niveles intermedios (BEGON; HARPER & TOWNSEND, 1990). También se pueden utilizar especies o grupos de organismos como indica-

dores. En este caso, se asume que la diversidad de algunos taxones, que generalmente son plantas, vertebrados o algunos grupos de insectos bien conocidos, está correlacionada con la biodiversidad general o parcial del territorio (LANDRES, *et al.*, 1988; NOSS, 1990). Para que un taxón ofrezca garantías de ser un buen indicador debe existir alguna evidencia de que su aparición está correlacionada con la de otros táxones. Pero, además, su elección debe realizarse objetivamente teniendo en cuenta ciertos requisitos (PEARSON & CASSOLA, 1992): buen conocimiento taxonómico y biológico, poblaciones fáciles de manipular y estimar, gran rango de distribución a altos niveles taxonómicos y especialización de hábitat elevada a pequeños rangos taxonómicos. Estas razonables recomendaciones favorecen la utilización como indicadores de los artrópodos respecto a los vertebrados, a condición de que exista un suficiente conocimiento de la taxonomía del grupo.

La utilización de especies indicadoras permite indudablemente un menor esfuerzo a la hora de detectar las áreas más necesitadas de protección en una región. Sin embargo, no debe esperarse encontrar un taxón que indique la biodiversidad total de un territorio, porque no hay evidencia de que la presencia de un grupo biológico pueda dar cuenta de la del resto. Además, el propósito es indemostrable empíricamente, ya que no existe ningún lugar del planeta del cual se posea un inventario total de su biodiversidad (JANZEN, 1993). En cambio, pueden encontrarse determinados taxones que sirven como indicadores de grupos de especies mucho más numerosos (BROWN, 1991; PEARSON & CASSOLA, 1992), lo que ya es un logro importante.

Existen otras aproximaciones relacionadas con el concepto de especie indicadora. Por ejemplo, es posible seguir la evolución de las poblaciones de una sola especie considerada como característica de un hábitat o una región. La situación de esta especie puede asumirse que indica el estado de las otras especies dependientes del mismo hábitat (SIMBERLOFF, 1987). Otra aproximación interesante es la utilización del número de táxones de alto rango como indicación de la cantidad total de especies (WILLIAMS, *et al.*, 1991; GASTON & WILLIAMS, 1993). Como el reparto del número de especies entre los taxones de alto rango es gene-



ralmente desequilibrado (unas familias tienen muchas especies, otras tienen pocas), puede no conocerse la totalidad de las especies existentes en un territorio, pero será siempre más fácil conocer la cantidad de familias u órdenes, por ejemplo. Este método se ha mostrado más eficiente que la utilización como indicadores de las variables ambientales (GASTON & BLACKBURN, 1995), aunque desgraciadamente no parece universalmente válido (PRANCE, 1995). De todos modos, si se pretende estimar el reparto de la biodiversidad en un territorio, sería conveniente comprobar la validez de esta ventajosa propuesta. Otro método de estimación indirecta de la diversidad no estrictamente relacionado con el concepto de indicador, es la utilización de la razón entre el número de especies de dos taxones distintos como forma de determinar el número de especies de un conjunto faunístico mucho mayor. De este modo, el buen conocimiento taxonómico de algunos grupos o de algunas regiones puede servir para extrapolar el número de especies de otros grupos y de otras áreas (BECCALONI & GASTON, 1995; HAMMOND, 1995).

La búsqueda de indicadores y los métodos indirectos de estimación de la biodiversidad pueden o no tener éxito, pero incluso para averiguar si existen buenos grupos indicadores es necesario un conocimiento taxonómico y biogeográfico elevado en, al menos, algunos taxones representativos. En este sentido, es necesario priorizar el conocimiento acerca de aquellos grupos biológicos responsables de la mayoría de la biodiversidad. Para ello es necesario incrementar el actual esfuerzo de prospección taxonómica y detección de las áreas de distribución de, sobre todo, los artrópodos. Esta labor representa compendiar y manejar una enorme cantidad de información. Por ello, para su puesta en práctica, se considera actualmente imprescindible la utilización de herramientas informáticas (MILLER, 1994; DAVIS, 1994), como el empleo de bases de datos relacionales, las claves de determinación por ordenador o los programas de almacenamiento y análisis de información espacial por ordenador o GIS (Geographic Information System). Sólo así es posible manipular con efectividad la información espacial procedente de diversas fuentes y generar rápidamente nueva información geográfica.

Documentar la presencia de distintos grupos biológicos sobre un territorio y representar gráficamente la distribución de la biodiversidad requiere realizar una serie de tareas ordenadas. Es necesario, en primer lugar, compendiar e interpretar los datos dispersos en la literatura y colecciones científicas sobre la distribución espacial de los distintos grupos taxonómicos elegidos. Después es necesario compilar los datos disponibles sobre las características ambientales del territorio a analizar (datos climáticos, fisiográficos, edáficos, geológicos, de utilización del territorio, etc.). Como los mapas existentes no incluyen toda esta cantidad de información ambiental y biológica, es necesario producir mapas compuestos mediante el uso de GIS. Ambos tipos de información (biológica y ambiental) no sólo deben ser representados gráficamente en mapas, sino gestionados de modo que sea posible conocer los valores de cada una de estas variables para una unidad de territorio, que generalmente suele ser una unidad geométrica (cuadrícula) de un sistema de cartografía. Es con estos datos con los que han de realizarse los análisis capaces de detectar las áreas de máxima diversidad («hotspots»; MYERS, 1988 y 1990).

Como el número de especies depende de la talla del área, pero también del esfuerzo de muestreo realizado, cualquier comparación entre localidades o cuadrículas debe mantener estas variables constantes o similares. El problema de la talla del área se soluciona parcialmente realizando las estimas de diversidad sobre cuadrículas espaciales idénticas. Sin embargo, es necesario considerar siempre que el área de distribución de una especie puede ser bastante diferente del área realmente ocupada por ella (GASTON, 1991), con lo que siempre existe un grado de extrapolación incontrolada. En realidad, es prácticamente imposible conocer la distribución espacial de una especie en un momento dado y el número observado de especies de una región debe considerarse siempre una estimación del número total que realmente existe. Como la distribución espacial de una especie se modifica con el tiempo, cuanto menor sea el tiempo generacional de una especie más rápidamente variará la distribución espacial y más impreciso será nuestro conocimiento acerca de su extensión (GASTON, 1996). El problema del esfuerzo de muestreo es también complejo. Poseer un

método de muestreo que ofrezca medidas rápidas y comparables entre diversas localidades no es fácil (SOUTHWOOD, 1979). Tampoco es fácil decidir en qué momento puede finalizarse un muestreo, porque se ha capturado la mayoría de las especies (MAGURRAN, 1988). Cuando se realizan estimaciones sobre el número de especies por cuadrícula, se olvida generalmente la influencia de este proceso y se piensa que representa poco respecto al verdadero factor de fondo que influencia la diversidad (WILLIAMS, 1993). Existen diversas técnicas que permiten extrapolar el número de especies de comunidades o áreas examinadas con distintos esfuerzos de muestreo (PALMER, 1990; COLWELL & CODDINGTON, 1994). Estos métodos requieren conocer la contribución a la abundancia total de cada una de las especies y son generalmente válidos para comparar comunidades. Sin embargo, cuando se trabaja con datos procedentes de diversas fuentes (como museos, colecciones, datos de campo, etc.) es difícil disponer de esta información. Una solución reciente a este problema consiste en solventar la falta de datos detallados sobre la distribución espacial de una especie, mediante la creación de modelos de distribución. Estos modelos se realizan combinando la información ambiental disponible del territorio y correlacionándola con la distribución conocida de cada una de las especies (BUSBY, 1991; SCOTT, *et al.*, 1993; BUTTERFIELD, *et al.*, 1994). Cuando se encuentra la variable o grupo de variables ambientales capaces de explicar la distribución de una especie, puede extrapolarse el rango de distribución de ésta. Es decir, el área en cuyas condiciones ambientales es probable que la especie en cuestión habite (WESTMAN, 1991). La superposición de las áreas de distribución así generadas para todas las especies, produce una panorámica del reparto de la biodiversidad en el territorio, aunque éste se encuentre desigualmente muestreado.

Así pues, aunque se posea abundante información biológica incluida en bases de datos, y aunque las áreas a comparar sean de igual tamaño, suele ocurrir que el esfuerzo de muestreo es heterogéneo espacialmente: unas áreas se encuentran bien muestreadas, mientras que otras no. Antes de realizar los análisis para conocer las áreas de máxima diversidad, será necesario distinguir ambos tipos de áreas, lo-

calizar aquellas que requieren una prospección urgente, y estimar aproximadamente el esfuerzo de muestreo necesario para lograr un inventario fiable en esas áreas mal prospectadas. Como resultado de estos análisis, puede suceder que el esfuerzo de muestreo requerido para tener unos inventarios más o menos completos por cuadrícula sea asumible o, como es más corriente, inabarcable a corto plazo. Sólo después de este conocimiento puede planificarse un programa de prospección faunística en las áreas poco muestreadas o puede intentar realizarse un análisis de la distribución de la biodiversidad con los datos existentes.

## Bibliografía

- BECCALONI, G. W. & GASTON, K. J. (1995): Predicting the species richness of neotropical forest butterflies: *Ithomiinae* (Lepidoptera: Nymphalidae) as indicators. *Biol. Conserv.*, 71: 77-86.
- BEGON, M., HARPER, J. L. & TOWNSEND, C. R. (1990): *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. 2.<sup>a</sup> ed. Blackwell Scientific Publications, Boston.
- BRAINTHWAITE, L. W., AUSTIN, M. P., CLAYTON, M., TURNER, J. & NICHOLS, A. O. (1989): On predicting the presence of birds, in *Eucalyptus forest types*. *Biol. Conserv.*, 50: 33-50.
- BROWN, K. S. (1991): Conservation of Neotropical environments: insects as indicators. In *The Conservation of Insects and their Habitats* (ed. por N. M. Collins y J. A. Thomas), pp. 349-404. Academic Press, London.
- BUSBY, J. R. (1991): «BIOCLIM-a bioclimate analysis and prediction system». In *Nature conservation: cost effective biological surveys and data analysis* (ed. por C. R. Margules y M. P. Austin), pp. 64-68. CSIRO, Melbourne.
- BUTTERFIELD, B. R., CSUTI, B. & SCOTT, J. M. (1994): «Modeling vertebrate distributions for Gap Analysis». In *Mapping the Diversity of Nature* (ed. por R. I. Miller), pp. 53-68. Chapman & Hall, Londres.
- CEBALLOS, G. & BROWN, J. H. (1995): «Global patterns of mammalian diversity, endemism, and endangerment». *Conserv. Biol.*, 9: 559-568.
- CODY, M. L. (1986): «Diversity, rarity and conservation in Mediterranean-climate». In *Conservation Biology. The Science of Scarcity and Diversity* (ed. por M. E. Soulé), pp. 122-152. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts.
- COLWELL, R. K. & CODDINGTON, J. A. (1994): «Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation». *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 345: 101-118.
- COWLING, R. M. & SAMWAYS, M. J. (1995): «Predicting global patterns of endemic plant species richness». *Biodiversity Letters*, 2:127-131.

- DAVIS, F. W. (1994): «Mapping and monitoring terrestrial biodiversity using Geographic Information Systems». In *Biodiversity and Terrestrial Ecosystems* (ed. por C. I. Peng y C. H. Chou), pp. 461-471. Institute of Botany, Academia Sinica Monograph series 14, Taipei.
- EMBLEY, T. M., HIRT, R. P. & WILLIAMS, D. M. (1995): «Biodiversity at the molecular level: the domains, kingdoms and phyla of life». In *Biodiversity. Measurement and Estimation* (ed. por J. L. Harper y D. L. Hawksworth), pp. 21-33. Chapman & Hall, Londres.
- FAITH, D. P. (1992): «Conservation evaluation and phylogenetic diversity». *Biol. Conserv.*, 61: 1-10.
- GASTON, K. J. (1991): «How large is a species' geographic range?». *Oikos*, 61: 434-438.
- (1994): *Rarity*. Chapman & Hall, Londres.
- (1996): «Species-range-size distributions: patterns, mechanisms and implications». *TREE*, 11: 197-201.
- GASTON, K. J. & BLACKBURN, T. M. (1995): «Mapping biodiversity using surrogates for species richness: macro-scales and New World birds». *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 262: 335-341.
- GASTON, K. J. & MAY, R. M. (1992): «The taxonomy of taxonomist». *Nature, Lond.*, 356: 281-282.
- GASTON, K. J. & WILLIAMS, P. H. (1993): «Mapping the world's species-the higher taxon approach». *Biodiversity Letters*, 1: 2-8.
- GOUGH, L., GRACE, J. B. & TAYLOR, K. L. (1994): «The relationship between species richness and community biomass: the importance of environmental variables». *Oikos*, 70: 271-279.
- HAMMOND, P. H. (1995): «Practical approaches to the estimation of the extent of biodiversity in speciose groups». In *Biodiversity. Measurement and Estimation* (ed. por J. L. Harper y D. L. Hawksworth), pp. 119-136. Chapman & Hall, Londres.
- HARPER, J. L. & HAWKSWORTH, D. L. (eds.) (1995): *Biodiversity. Measurement and Estimation*. Chapman & Hall, Londres. 140 pp.
- HILL, N. M. & KEDDY, P. A. (1992): «Prediction of rarities from habitat variables: coastal plain plants on Nova Scotian makeshores». *Ecology*, 73: 1852-1859.
- JANZEN, D. H. (1993): «Taxonomy: universal and essential infrastructure for development and management of tropical wildland biodiversity». In *Proceedings of the Norway/UNEP expert conference on biodiversity, Trondheim, Norway* (ed. por O. T. Sandland y P. J. Schei), pp. 100-112. Oslo.
- KLUG, M. J. & TIEDJE, J. M. (1994): «Response of microbial communities to changing environmental conditions: chemical and physiological approaches». In *Trends in Microbial Ecology* (ed. por R. Guerrero y C. Pedros-Alío), pp. 371-378. Sociedad Española de Microbiología, Barcelona.
- LANDRES, P. B., VERNER, J. & THOMS, J. W. (1988): «Ecological uses of vertebrate indicator species: a critique». *Conserv. Biol.*, 2: 316-328.
- LOBO, J. M. & MARTÍN-PIERA, F. (1993): «Las causas de la Biodiversidad». *Arbor*, 145: 91-113.
- MAGURRAN, A. E. (1988): *Ecological Diversity and its Measurement*. Croom Helm, Londres.

- MARGALEF, R. (1991): *Teoría de los Sistemas Ecológicos*. Universitat de Barcelona, Barcelona, 290 pp.
- MARGULES, C. R. (1989): «Introduction to some Australian developments in conservation evaluation». *Biol. Conserv.*, 50: 1-11.
- MAY, R. M., LAWTON, J. H. & STORK, N. E. (1995): «Assessing extinction rates». In *Extinction Rates* (ed. por Lawton, J. H. y May, R. M.), pp. 1-24. Oxford University Press, Oxford.
- MAYR, E. (1963): *Animal species and evolution*. Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge.
- MILLER, R. I. (eds.) (1994): *Mapping the Diversity of Nature*. Chapman & Hall, Londres, 218 pp.
- MURPHY, D. D. (1990): «Conservation biology and scientific method». *Conserv. Biol.*, 4: 203-204.
- MYERS, N. (1988): «Threatened biotas: Hotspots in tropical forest». *Environmentalist*, 8: 187-208.
- (1990): «The biodiversity challenge: Expanded hotspots analysis». *Environmentalist*, 101: 243-256.
- NOSS, R. F. (1990): Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conserv. Biol.*, 4: 355-364.
- (1991): «From endangered species to biodiversity». In *Balancing on the brink of extinction: the Endangered Species Act and lessons for the future* (ed. por K. Kohl), pp. 227-246. Islands Press, Washington.
- O'DONNELL, A., M. GOODFELLOW & HAWKSWORTH, D. L. (1995): «Theoretical and practical aspects of the quantification of biodiversity among microorganism». In *Biodiversity. Measurement and Estimation* (ed. por J. L. Harper y D. L. Hawksworth), pp. 65-73. Chapman & Hall, Londres.
- OLIVER, I. & BEATTIE, A. J. (1993): «A possible method for the rapid assessment of biodiversity». *Conserv. Biol.*, 7: 562-567.
- PALMER, M. W. (1990): «The estimation of species richness by extrapolation». *Ecology*, 71: 1195-1198.
- PEARSON, D. L. & CASSOLA, F. (1992): «World-wide soecies richness patterns of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae): indicator taxon for biodiversity and conservation studies». *Conserv. Biol.*, 6: 376-391.
- PEET, P. K. (1974): «The measurement of species diversity». *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 285-307.
- PIELOU, E. C. (1975): *Ecological Diversity*. Wiley, New York.
- PLATNICK, N. I. (1992): «Patterns of biodiversity». In *Systematics, Ecology and the Biodiversity Crisis* (ed. por N. Eldredge), pp. 15-24. Columbia University Press, New York.
- PRANCE, G. T. (1990): «Consensus for conservation». *Nature, Lond.*, 345: 384.
- (1995): «A comparison of the efficacy of higher taxa and species numbers in the assessment of biodiversity in the neotropics». In *Biodiversity. Measurement and Estimation* (ed. por D. L. Hawksworth), pp. 89-99. Chapman & Hall, Londres.
- SAMWAYS, M. J. (1994): *Insect Conservation Biology*. Chapman & Hall, Londres. 358 pp.

- SCHULZE, E. D. & MOONEY, H. A. (eds.) (1993): *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer-Verlag, New York.
- SCOTT, J. M., DAVIS, F., CSUTI, B., NOSS, R., BUTTERFIELD, B., GROVES, C., ANDERSON, H., CAICCO, S., D'ERCHIA, F., EDWARDS, T. C., ULLIMAN, J. & WRIGHT, G. (1993): «Gap Analysis: A geographic approach to protection of biological diversity». *Wildlife Monographs*, 123: 1-41.
- SIMBERLOFF, D. (1987): «The spotted owl fracas: mixing academic, applied and political ecology». *Ecology*, 68.
- SOULE, M. E. (1991): «Conservation tactics for a constant crisis». *Science*, 253: 745.
- SOUTHWOOD, T. R. E. (1979): *Ecological methods with particular reference to the study of insect populations*. 2.<sup>a</sup> ed., Methuen, Londres.
- VANE-WRIGHT, R. I., HUMPHRIES, C. J. & WILLIAMS, D. H. (1991): What to protect? Systematics and the agony of choice. *Biol. Conserv.*, 55: 235-254.
- WEAVER, J. C. (1994): «Indicator species and scale of observation». *Conserv. Biol.*, 9: 939-942.
- WESTMAN, W. E. (1991): «Measuring realized niche spaces: climatic response of chaparral and coastal sage scrub». *Ecology*, 72: 1678-1684.
- WHITTAKER, R. H. (1972): «Evolution and measurement of species diversity». *Taxon*, 21: 213-251.
- WILLIAMS, P. H. (1993): «Measuring more of biodiversity from choosing conservation areas, using taxonomic relatedness». In *Manus. Col. ISBC. KEI* (ed por T. Y. Moon), pp. 194-227. Korean Entomological Institute, Seoul.
- WILLIAMS, P. H. & GASTON, K. J. (1994): «Measuring more biodiversity: can higher-taxon richness predict wholesale species richness?». *Biol. Conserv.*, 67: 211-217.
- WILLIAMS, P. H. & HUMPHRIES, C. J. (1994): «Biodiversity, taxonomic relatedness and endemism in conservation». In *Systematics and Conservation Evaluation* (ed. por P. L. Forey, C. J. Humphries and R. I. Vane-Wright), pp. 269-287. Systematics Association Special Volume. Oxford University Press, Oxford.
- WILLIAMS, P. H., HUMPHRIES, C. J. & VANE-WRIGHT, R. I. (1991): «Measuring biodiversity: taxonomic relatedness for conservation priorities». *Aust. Syst. Bot.*, 4: 665-679.
- WILLIAMSON, M. (1988): «Relationship of species number to area, distance and other variables». In *Analytical Biogeography, an integrated approach to the study of animal and plant distributions* (ed. por A. A. Myers y P. S. Giller), pp. 91-146. Chapman & Hall, Londres.
- WILSON, E. O. (1988): «The current state of biological diversity». In *Biodiversity* (ed. por E. O. Wilson), pp. 3-18. National Academy Press, Washington.
- WRI, IUCN and UNEP (1992): *Global Biodiversity Strategy: A policy-makers' Guide*, 35 pp.