

Biodiversidad, evolución, extinción y sustentabilidad

(Biodiversity, evolution, extinction and sustainability)

Badii, M.H., J. Landeros, R. Foroughbakhch y J.L. Abreu *

Resumen. Se analiza el concepto de la diversidad biológica notando los obstáculos que provocan la pérdida de la diversidad. Se definen los diferentes tipos de diversidad y se presentan, de manera somera las ecuaciones para su medición. Se presentan los mecanismos de la extinción y una breve descripción del concepto de la evolución. Se extiende el concepto de la diversidad hacia la noción de la especiación y se demuestran las diferentes maneras de la generación de las especies nuevas. Finalmente, se enfatiza la relevancia de la noción de la sustentabilidad.

Palabras clave: Diversidad, especiación, medición, sustentabilidad

Abstract. The concept of biological diversity and associated obstacles that produces loss thereof is emphasized. Different classes of diversity and equations for their measurement are given. Mechanisms of extinction and a brief account of the notion of the evolution are provided. The concept of diversity is linked with that of speciation and different means of formation of new species. Lastly, the relevance of sustainability is highlighted.

Key words: Diversity, measurement, speciation, sustainability

Introducción

La biodiversidad, ha sido definida de diferentes formas y distintos niveles. La definición más simple, y tal vez la más pragmática, es la que se refiere al número de especies en un sitio o número de especies dentro de una comunidad de organismos, ya sea que pertenezcan al mismo o a diferente grupo taxonómico. Una definición más completa es la que considera la variación (genética) que existe dentro y entre las especies de un sitio. Otra definición es la que considera los dos puntos anteriores, pero que además toma en cuenta a la evolución histórica, la filogenia y las interrelaciones genealógicas entre los taxa, y es una alternativa para la visión simplista de que todas las especies tiene un valor igual dentro de la biodiversidad de un sitio. La biodiversidad es un resultado del proceso evolutivo que se manifiesta en la existencia de diferentes modos de ser para la vida (Badii et al., 2000, Badii & Ruvalcaba, 2007).

La definición de la biodiversidad se refiere a la variedad de la vida, incluidos los ecosistemas terrestres y acuáticos, los complejos ecológicos de que forman parte, la diversidad entre las especies y la que existe dentro de cada especie. La biodiversidad es resultado del proceso evolutivo que se manifiesta en la existencia de diferentes modos de ser para la vida a lo largo de toda la escala de organización de los seres vivos. Literalmente su significado es sencillo: biodiversidad proviene de *bio*, que significa vida y *diversidad* que significa variedad, diferencia, abundancia de cosas diferentes. Por lo tanto la *biodiversidad* es la variedad que existe de todos los seres vivos: microorganismos, plantas, animales y seres humanos. Biodiversidad es sinónimo de la diversidad biológica. La

biodiversidad o *diversidad biológica* es la abundancia de seres diferentes que existen y las infinitas relaciones que se dan entre ellos y su medio. Además, la biodiversidad se expresa en la variedad de ecosistemas que existen en todo el planeta (Botero, 1989, Canales, 1999, Chardon, 1981, Dirzo, 1990, Flores & Gerez, 1994).

Por otra parte, la expresión "diversidad biológica" se emplea normalmente para describir la cantidad y la variedad de los organismos vivos que hay en el planeta. Se define en términos de genes, especies y ecosistemas que son el resultado de más de tres mil millones de años de evolución. La especie humana depende de la diversidad biológica para su supervivencia. Por tanto, se puede considerar la expresión "diversidad biológica" como un sinónimo de "vida sobre la Tierra". Se define la diversidad biológica o biodiversidad como la propiedad de las distintas entidades vivas de ser variadas. Así cada clase de entidad (gen, célula, individuo, población, comunidad o ecosistema) tiene más de una manifestación. La diversidad es una característica fundamental de todos los sistemas biológicos. Se manifiesta en todos los niveles jerárquicos de las moléculas a los ecosistemas (Hernández et al., 1992, Hooghiemstra et al., 2001, Hurlbert, 1978).

Además del significado que tiene en si misma la biodiversidad, es también un parámetro útil en el estudio y la descripción de las comunidades ecológicas. Tomando como base que la biodiversidad en una comunidad dada depende de la forma como se reparten los recursos ambientales y la energía a través de sistemas biológicos complejos, su estudio puede ser una de las aproximaciones más útiles en el análisis comparado de comunidades o de regiones naturales. La biodiversidad es quizá el principal parámetro para medir el efecto directo o indirecto de las actividades humanas en los ecosistemas. La más llamativa transformación provocada por el hombre es la simplificación de la estructura biótica y la mejor manera de medirla es a través del análisis de la biodiversidad (López-Rojas & Coutiño-Ramos, 2002, Magurran, 1988, Martín Piera, 2001, Molina, 2001 Nowak, 1991)

En un sentido estricto, la diversidad (un concepto derivado de la teoría de sistemas) es simplemente una medida de la heterogeneidad de un sistema. En el caso de los sistemas biológicos, la diversidad se refiere a la heterogeneidad biológica, es decir, a la cantidad y proporción de los diferentes elemento biológicos que contenga el sistema. La medida o estimación de la biodiversidad depende, entre otras cosas, de la escala a la cual se defina el problema. El interés creciente por la biodiversidad se debe, en primer lugar, a la riqueza en plantas y animales, la cual tiene un valor incalculable: es el patrimonio natural, resultado de la evolución, es decir, de un proceso histórico que ha ocurrido en el tiempo y es irrepetible. Pero además, la pérdida de biodiversidad por simplificación y degradación de los ecosistemas (Badii & Ruvalcaba, 2006) y en los últimos años por introducción de subproductos tóxicos, es el más importante e irreversible, del efecto directo o indirecto de las actividades humanas. Los ecosistemas modificados por el hombre, no pierden necesariamente productividad en biomasa, pero prácticamente en todas las ocasiones pierden biodiversidad. El hombre, en todas las épocas, ha tenido necesidad de cambio y al mismo tiempo, temor al cambio. Esta contradicción es manifiesta en la civilización industrial que preconizó la utilización despiadada del medio natural, y que ahora muestra una inquietud creciente ante la pérdida de la diversidad biológica (Badii y Ruvalcaba, 2006).

El difícil imaginar un desarrollo social como el actual sin afectar el medio natural, y de éste el elemento más frágil es la diversidad biológica. Sin embargo, si en la época postindustrial las sociedades humanas quieren ser dueñas de su destino, deberán poder regular su actividad y crecimiento, obtener los satisfactores que necesitan sin deteriorar el legado más importante de la evolución biológica: la biodiversidad (Badii, 2004; Badii & Abreu, 2006a,b).

La biodiversidad es el resultado del proceso evolutivo que se manifiesta en la existencia de diferentes modos de ser para la vida. Mutación y selección determinan las características y la cantidad de diversidad que existen en un lugar y momento dado. Diferencias a nivel genético, diferencias en las respuestas morfológicas, fisiológicas y etológicas de los fenotipos, diferencias en las formas de desarrollo, en la demografía y en las historias de vida. La diversidad biológica abarca toda la escala de organización de los seres vivos. Sin embargo, cuando nos referimos a ella en un contexto conservacionista, estamos hablando de diversidad de especies, de variación intraespecífica e intrapoblacional, y en última instancia de variación genética (Ramírez-Pulido & Castro-Campillo, 1993, Ramírez-Pulido et al., 1996, Restrepo, 1999, Retana & Lorenzo, 2002, Rodríguez, 2001, Toledo, 1988).

Clases de biodiversidad. En un contexto biogeográfico, la biodiversidad se mide cuantificando la heterogeneidad biogeográfica en una zona o región dada. La biodiversidad geográfica está dada por la diversidad de ecosistemas de una región determinada. Para muchos ecólogos, este nivel de la diversidad se conoce como diversidad gamma. A nivel ecológico, la biodiversidad tiene dos expresiones bien definidas en el análisis de comunidades: la diversidad presente en un sitio, o diversidad alfa y la heterogeneidad espacial o diversidad beta. La diversidad alfa es una función de la cantidad de especies presentes en un mismo hábitat, y es el componente de la diversidad más importante (y más comúnmente citado) de las selvas tropicales húmedas y de los arrecifes coralinos, por ejemplo. La diversidad beta es una medida del grado de partición del ambiente en parches o mosaicos biológicos, es decir, mide la contigüidad de hábitats diferentes en el espacio. Este componente de la biodiversidad es particularmente importante en el manejo de policultivos y en sistemas agrosilvícolas de uso múltiple. En estos sistemas manejados se busca compensar la menor diversidad alfa de los cultivos con un incremento de la heterogeneidad espacial o diversidad beta.

Finalmente, existe un componente genético, o intraespecífico, de la heterogeneidad biológica. A nivel de una sola especie, puede existir mucha o poca variabilidad genética, dada por la cantidad de alelos diferentes que tenga la especie (variabilidad genotípica), y los caracteres que estos diferentes alelos codifiquen en el organismo (variabilidad fenotípica). La diversidad genética depende de la historia evolutiva de la especie, del nivel de endocria de la población, de su aislamiento reproductivo y de la selección natural a favor o en contra de la heterosis, entre varias otras causas. La diversidad genética es un componente muy importante de la biodiversidad, su trascendencia es bien conocida en el caso de las plantas cultivadas y de los animales domésticos, donde se realizan desde hace muchas épocas, grandes esfuerzos para conservar la biodiversidad del germoplasma original, sobre la cual operan los procesos de selección genética que realizan los criadores de razas y variedades. Sin variación genética, la transformación de la especie a través de la

selección no es posible. Este nivel de la biodiversidad es también de gran importancia en las poblaciones silvestres, para las cuales supervivencia y adaptación están frecuentemente condicionadas al mantenimiento de un número poblacional mínimo que asegure un cierto nivel de exocria y heterosis. Por debajo de este número las poblaciones se ven con frecuencia amenazadas con la extinción, sencillamente porque no pueden adaptarse por medio de la selección natural a los cambios que ocurren en su medio (Badii et al., 2000).

La biodiversidad no depende sólo de la riqueza de especies sino también de la dominancia relativa de cada una de ellas. Las especies, en general, se distribuyen según jerarquías de abundancias, desde algunas especies muy abundantes hasta algunas muy raras. Cuanto mayor es el grado de dominancia de algunas especies y de rareza de las demás, menor es la biodiversidad de la comunidad. Entender el problema de la biodiversidad implica, entonces, discutir el problema de la rareza biológica. Por especies raras entendemos todas aquellas que se encuentran en número suficientemente bajo como para representar un problema de conservación, y en algunos casos, como para encontrarse amenazadas de extinción. La conservación de la biodiversidad es principalmente un problema vinculado al comportamiento ecológico de las especies raras. Son estas especies invisibles (como las llamó Preston, 1979), las responsables del comportamiento de las curvas especie-área, y de la forma de los diagramas de abundancia de especies, dos herramientas metodológicas de gran importancia en el estudio de la biodiversidad.

Niveles de diversidad. Un análisis atento de la biodiversidad nos revela que ésta se manifiesta en distintos niveles, que se corresponden con distintas escalas a las que se manifiesta el fenómeno de la vida.

Nivel específico. La gran variedad de especies que habitan la tierra constituye la manifestación más espectacular de la diversidad biológica. Las enciclopedias de animales y plantas contienen un muestrario sorprendente. Y tan sólo se trata de una pequeña parte de la abultada relación de especies descrita por los científicos, que ronda el millón. Éstas, a su vez, parecen ser sólo una porción del total existente, ya que se calcula que quedan millones de formas de vida sin describir.

Nivel genético. La mayoría de las especies que conocemos cuentan con individuos que son, en alguna medida, diferentes. Estas diferencias son, en parte, el reflejo de una diversidad en el código genético que posee cada individuo.

Nivel ecológico. Los seres vivos han desarrollado relaciones características con otros seres vivos y con el medio físico en el que se desenvuelven. Una vez más, la vida ha desarrollado una gran variedad de soluciones en este nuevo nivel de análisis. Baste pensar en la tundra, la taiga, los bosques templados, las praderas, los arrecifes de coral, las sabanas o las selvas, que a su vez cuentan con un gran número de variantes locales características.

La medición de la biodiversidad. La biodiversidad tiene varios componentes que se expresan a diferentes escalas. Ideas similares sobre la importancia del concepto de escala en la medición de la biodiversidad han sido expresadas por diferentes autores (Berry, 2001). La escala de la biodiversidad condiciona de manera muy marcada la forma como se medirá

ésta. Por ello, en esta sección discutiremos el problema de la medición de la biodiversidad como una serie de metodologías separadas (pero no desvinculadas la una de la otra) para cada escala.

Diferentes escalas espaciales para medir la biodiversidad. Si aceptamos que la diversidad es una propiedad de los seres vivos y, por tanto, algo más que el número de especies en un tiempo y lugar, hemos de plantearnos cómo medirla. Es indudable que sin una cuantificación de la diversidad biológica no podremos movilizar una ciencia seria y rigurosa de la biodiversidad. Además, a menudo necesitamos diferentes aproximaciones metodológicas (medidas) para resolver problemas de distinta índole. No es lo mismo medir la diversidad a escala local que la diversidad a escala regional o continental, por lo tanto, un modelo conceptual bastante utilizado consiste en desglosar la diversidad en tres componentes: diversidad alfa (diversidad local), diversidad beta (Tasa a la que se acumulan nuevas especies en una región) y diversidad gama (diversidad global de una región) (Berry, 2001).

Existen además puntos de vista en los que la biodiversidad se mide en las dimensiones ecológica y evolutiva de la diversidad biológica (Martín, 2001), las cuales proporcionan los marcos teóricos y metodológicos de referencia, en los que desarrollar medidas adecuadas para resolver las numerosas cuestiones que plantea en la actualidad, los problemas relativos a la conservación y preservación de la biodiversidad.

Los Ecosistemas se deben observar desde una perspectiva jerárquica dada su complejidad y dinamismo por la influencia de un amplio espectro de procesos ambientales. La medición de la biodiversidad se facilita si se aborda de manera jerárquica (genes, especies, comunidades, ecosistemas, paisajes); Esto resulta útil desde el punto de vista conceptual y ayuda además a desarrollar estrategias apropiadas de diseño experimental y de investigación tanto básica como aplicada (Scatena, 2001).

Cómo medir la biodiversidad. En el sentido ecológico más estricto la diversidad - un concepto derivado de la teoría de la información - es una medida de la heterogeneidad del sistema, es decir, de la cantidad y proporción de los diferentes elementos que contiene. Además del significado que en sí misma tiene la diversidad, es también un parámetro muy útil en el estudio, descripción y comparación de las comunidades ecológicas. Dado que la diversidad en una comunidad es una expresión del reparto de recursos y energía, su estudio es una de las aproximaciones más útiles en el análisis comparado de las comunidades, o incluso de regiones naturales (Halffter & Ezcurra, 1992). Para mayor información sobre los modelos de diversidad, checar el anexo A.

De todos los índices descritos en la literatura, los dos más clásicos son el Índice de Simpson y el Índice de Shanon-Wiener. El primero es una medida de *Dominancia* y se expresa como: $D = \sum p_i^2$, siendo $p_i = n_i/N$, donde n_i es el número de individuos de la especie 'i' y N es la abundancia total de las especies. Con otras palabras, p_i es la abundancia proporcional de la especie 'i'.

A medida que el índice se incrementa, la diversidad decrece. Por ello el Índice de Simpson se presenta habitualmente como: $1/D = 1/\sum p_i^2$, que expresa, en realidad, una medida de la dominancia, como se acaba de indicar. Por tanto, el índice de Simpson sobrevalora las especies más abundantes en detrimento de la riqueza total de especies.

El Índice de Shannon-Wiener, a veces incorrectamente denominado Índice de Shannon-Weever (Martín, 2001), procede de la teoría de la información y se expresa como: $H' = - \sum p_i \ln p_i$. Siendo p_i la proporción de individuos de la especie i , es decir, $p_i = n_i/N$. Este índice requiere que todas las especies estén representadas en la muestra. Este índice es muy susceptible a la abundancia. Cuando se cuantifica biodiversidad, hay que tener en cuenta tres componentes: La riqueza, la abundancia y la equitabilidad. Se deben además tener en cuenta factores como la intensidad del muestreo, la relación entre el área y el número de especies, entre otras.

La pérdida de diversidad. A lo largo de la historia de la vida se ha sucedido la aparición de nuevas especies mientras que otras se han extinguido ante la llegada de cambios que les resultaban desfavorables. En este continuo trasiego de formas de vida por el escenario terrestre, la diversidad biológica ha ido ampliándose, aunque sufriendo estancamientos, e incluso retrocesos temporales en épocas especialmente desfavorables.

En los últimos 10,000 años la diversidad animal y vegetal que hoy nos maravilla, fruto de una historia de miles de millones de años de evolución, está sufriendo un retroceso devastador debido a la actividad humana. El ritmo de extinción de las especies se ha acelerado drásticamente, calculándose que en la actualidad es por lo menos 400 veces mayor que el que existía antes de la aparición del ser humano. En opinión del científico E.O. Wilson de la Universidad de Harvard, se trata del proceso principal de transformación ambiental, ya que el cambio producido cuando desaparece una especie o una variedad es totalmente irreversible.

¿Cómo se pierde la biodiversidad? Al comenzar el siglo XXI el escenario que nos aguarda, si las tendencias de transformación y degradación del paisaje natural continúan, es el de un vasto territorio modelado por el uso humano de la tierra, con intercalaciones aquí y allá, de algunas extensiones de bosque natural. Las áreas de bosque y los hábitats que persistan serán solamente aquellos que permanezcan gracias a su status actual de áreas declaradas como parques o reservas naturales. Ortiz (1992), predice para ese entonces la eventual pérdida del 66% de especies de plantas en América Latina. Se estima que este porcentaje de extinción corresponderá a la extinción del 14% de las familias de plantas del mundo y para el caso de la eventual extinción de las aves amazónicas esto corresponderá a la extinción del 26% de las familias de aves existentes en el mundo.

El empobrecimiento biótico con el cual iniciaremos este nuevo siglo se debe fundamentalmente a la conjunción de un "cuarteto demoníaco o cuatro jinetes de Apocalipsis ambiental" como lo denomina Diamond (1984), (citado por Ortiz, 1992), integrado por un lado, por la destrucción y fragmentación de algunos hábitats y la contaminación de otros; y por otro, la destrucción de animales y plantas por parte del hombre; igualmente, otro elemento del cuarteto, es la introducción de animales y plantas

extraños al hábitat original; y por último, tenemos los efectos secundarios de las extinciones (la extinción de una especie causada por la extinción de otra o el “efecto cascada”).

Si bien, la extinción es un proceso que se manifiesta a nivel de las poblaciones de las especies y que además ha ocurrido con cierto carácter cíclico en tiempos remotos (Pérmico o Pleistoceno, por ejemplo), los niveles de extinción que se alcanzarán a registrar en las primeras décadas del siglo que entra no tendrán precedentes si los comparamos con las ocurrido en tiempos prehistóricos (Kattan, 2001).

Causas de la pérdida de biodiversidad. Entre las principales causas en las que se pierde la diversidad de animales, plantas o cualquier otro organismo se encuentran las siguientes: **1.** Avance de la frontera agrícola, esto significa que cada vez se destruyen mas ecosistemas silvestres para ocupar esos territorios con monocultivos. **2.** Presión de las grandes compañías proveedoras de semillas y de insumos agrícolas. Sustitución de variedades locales por semillas híbridas de alto rendimiento lo que lleva a la desaparición de las primeras. **3.** Exagerada publicidad de los "beneficios" en la adopción de paquetes tecnológicos modernos. **4.** Pérdida de prácticas tradicionales y de sistemas productivos en equilibrio con la naturaleza. **5.** Contaminación ambiental, como consecuencia de la implementación de tecnologías poco respetuosas del medio ambiente. Por ejemplo, derrames de petróleo, escape de gases tóxicos, vertido de residuos tóxicos en los cursos de agua, etc. **6.** El impacto ambiental de las grandes obras –represas, hidrovías, caminos, rutas, etc. **7.** Deforestación a causa de la gran presión comercial que se expresa en una presión ambiental ejercida por las grandes empresas madereras lo que lleva a reemplazar el bosque nativo por especies exóticas de crecimiento rápido, como el pino o el eucalipto. **8.** Ocupación del espacio con fines urbanísticos. **9.** Falta de contacto de los habitantes de las ciudades con los ecosistemas de donde se extraen los alimentos, medicinas, vestimenta que consumen. **10.** Ausencia de información sobre los beneficios de los ecosistemas biodiversos. **11.** Sobreexplotación extractiva de recursos naturales. Esto es muy frecuente en el caso particular de las plantas medicinales nativas o de la caza y la pesca indiscriminadas.

Extinción. Dado que la naturaleza puede ser entendida como una red de sistemas o de "todos" dispuestos en múltiples niveles jerárquicos, la desaparición o pérdida de uno de estos sistemas, implica la desaparición de parte de la jerarquía que éstos comprendan o de la cual hacen parte. La pérdida de un tipo de comunidad ocurre por la pérdida acumulativa de todos los parches en los cuales habita este tipo de comunidad; al mismo tiempo cada parche se pierde porque las poblaciones que lo componen han desaparecido; la pérdida de las especies ocurre por la desaparición acumulativa de todas las poblaciones que separadamente conforman su distribución; y por último la pérdida de la diversidad genética ocurre porque las poblaciones se han extinguido (Ortiz, 1992). La extinción de especies es fundamentalmente el resultado de dos fenómenos que ocurren a dos escalas espaciales diferentes (Kattan, 2001), Primero, la degradación del hábitat y segundo, el aislamiento geográfico de poblaciones de una especie en parches remanentes (Fragmentación). El riesgo de extinción puede aumentar además, por la vulnerabilidad que adquieren estas poblaciones a otras intervenciones humanas. La extinción ha pasado a ser fundamentalmente un proceso antropogénico por intensa transformación que el hombre

ejerce sobre el medio natural. Las tasas antropogénicas de extinción arrojan predicciones tales como que una de cada cincuenta especies del total que hoy puebla la tierra habrá desaparecido a finales del siglo XX (Ortiz, 1992). La extinción y la especiación son dos procesos naturales complementarios que ocurren simultáneamente desde que la vida hizo su aparición en la tierra. El resultado de la relación entre la tasa de especiación y la tasa de extinción es la evolución de las especies.

Mecanismos de la extinción. Aunque los diferentes organismos responden de manera diferente a cambios en su hábitat, es evidente que la fragmentación es el principal proceso causante de la extinción local de muchas especies. Tradicionalmente, se considera que el principal factor de riesgo es el tamaño de la población, pues a menor tamaño de la población, mayor riesgo de extinción ya sea por factores demográficos, estocásticos y/o genéticos (Kattan, 2001). Sin embargo, una densidad baja no siempre se traduce en extinción y la abundancia no siempre es garantía de supervivencia. Para poder predecir el efecto que la fragmentación tiene sobre los distintos tipos de organismo es importante tener en cuenta la escala espacial y temporal a la que ocurre dicho evento.

Turner, (1996, citado por Kattan, 2001), identificó por lo menos seis clases de mecanismos de extinción: (1) eliminación total de ciertos hábitats dentro del paisaje; (2) disminución del tamaño de la población; (3) prevención o reducción de la inmigración (es decir, aislamiento de la población); (4) efectos de borde; (5) efectos de orden superior (es decir, a nivel de interacciones con otras especies); y (6) inmigración de especies exóticas. La importancia relativa de cada uno de estos factores es incierta, pues la cinética del proceso de extinción depende de la historia natural de la especie. Los seis mecanismos identificados pueden adjudicarse a procesos que operan a dos escalas espaciales diferentes: a escala de paisaje y a escala local (a nivel de fragmento). Los procesos se separan para entenderlos mejor, pero estos pueden operar simultáneamente (Kattan, 2001).

Evolución. El tema primordial en el estudio de la evolución es la comprensión de los principales procesos y patrones involucrados en el cambio que ha ocurrido en la historia de los seres vivos. Una cuestión central en la teoría evolutiva es si la microevolución (los cambios graduales que ocurren dentro de las especies) puede dar cuenta de la macroevolución (los cambios que ocurren por encima del nivel de especie). El proceso de especiación se considera de importancia fundamental para resolver esta cuestión.

Se define a una especie como un grupo de poblaciones naturales cuyos miembros pueden cruzarse entre sí, pero no pueden, o al menos no lo hacen habitualmente, cruzarse con los miembros de otros grupos de poblaciones. En esta definición de especie resulta crucial el concepto de mecanismo de aislamiento reproductivo, el cual garantiza la integridad del reservorio génico y su discontinuidad respecto al de otras especies, mediante la interrupción del flujo de genes. Existen diversos mecanismos de aislamiento reproductivo que pueden actuar a nivel precigótico o postcigótico. En la naturaleza, generalmente, opera más de un mecanismo de aislamiento reproductivo a la vez.

El establecimiento del aislamiento reproductivo es determinante en el origen de nuevas especies. En la actualidad, se discute si los mecanismos de aislamiento reproductivo pueden

establecerse bruscamente, operando como disparador del proceso de especiación, o si, por el contrario se establecen lentamente, como una consecuencia colateral del proceso de divergencia. Este problema es importante entre los biólogos evolucionistas, ya que se relaciona con la naturaleza del proceso de especiación y con la cantidad de tiempo necesario para que se origine una nueva especie. En función de ello, se distinguen dos modos principales de especiación: la especiación por divergencia adaptativa y la especiación instantánea o cuántica. A su vez, dentro de estos modos principales se proponen diferentes mecanismos. El estudio del proceso evolutivo a gran escala -es decir, el análisis de los patrones generales del cambio evolutivo a través del tiempo geológico- constituye la macroevolución. Este campo de estudio de la biología evolutiva se centra en el estudio de los procesos evolutivos que ocurren por encima del nivel de especie. La magnitud de la diferenciación genética requerida para la especiación depende del modo en que ésta se produzca. Entre el cambio microevolutivo que ocurre dentro de las poblaciones y el cambio evolutivo a gran escala existe un nexo que es justamente el proceso de especiación. El análisis del registro fósil revela diversos patrones de cambio macroevolutivo: la evolución convergente, la evolución divergente, el cambio filético, la cladogénesis, la radiación adaptativa y la extinción. La macroevolución puede ser interpretada como el resultado de una combinación de estos patrones. Se han presentado evidencias de un patrón adicional de macroevolución, conocido como modelo de los equilibrios intermitentes. Los defensores del equilibrio intermitente proponen que los cambios principales en la evolución ocurren como resultado de la selección que actúa sobre las especies, en el nivel macroevolutivo, así como la selección natural lo hace sobre los individuos, en el nivel microevolutivo.

El concepto de la especie. Una especie, desde un punto de vista biológico, es un grupo de poblaciones naturales cuyos miembros pueden cruzarse entre sí, pero no pueden hacerlo (ó al menos no lo hacen habitualmente) con los miembros de poblaciones pertenecientes a otras especies. En este concepto, el aislamiento en la reproducción respecto de otras especies es central.

En términos de la genética de poblaciones, los miembros de una especie comparten un reservorio génico común que está separado efectivamente de los de otras especies. La clave para mantener la integridad del reservorio génico es el establecimiento de una o varias barreras biológicas que aseguren el aislamiento genético. Desde una perspectiva evolutiva, una especie es un grupo de organismos reproductivamente homogéneo, pero muy cambiante a lo largo del tiempo y del espacio. En muchos casos, los grupos de organismos que se separan de la población original, y quedan aislados del resto, pueden alcanzar una diferenciación suficiente como para convertirse en una nueva especie. Este proceso, denominado especiación, ha ido ocurriendo durante 3.800 millones de años, dando origen a la diversidad de organismos que han poblado la Tierra en el pasado y en la actualidad.

Los mecanismos de aislamiento reproductivo -o MARs-, impiden que dos especies diferentes se crucen. Algunos mecanismos evitan que los individuos de distintas especies se fertilicen y, por lo tanto, el cigoto no se forma. Por esta razón, se los ha denominado mecanismos de aislamiento precigótico. Entre ellos, se pueden mencionar: 1) el aislamiento ecológico o en el hábitat; 2) el aislamiento etológico o sexual; 3) el aislamiento temporal o

estacional; 4) el aislamiento mecánico; 5) el aislamiento por especificidad de los polinizadores; 6) el aislamiento gamético y 7) el aislamiento por barreras de incompatibilidad.

Sin embargo, cuando las especies no se han diferenciado lo suficiente, los mecanismos de aislamiento precigótico no están consolidados, y se pueden producir apareamientos interespecíficos y formarse cigotos híbridos. En estos casos, generalmente operan los llamados mecanismos de aislamiento postcigótico, que impiden que los cigotos lleguen a desarrollarse, o que los híbridos alcancen el estado adulto. Entre ellos están: 1) la inviabilidad de los híbridos; 2) la esterilidad genética de los híbridos, o la esterilidad en el desarrollo; 3) la esterilidad cromosómica o segregacional de los híbridos y 4) el deterioro de la segunda generación híbrida.

Según las especies de que se trate, el complejo proceso que va desde el cortejo en los animales (o la floración en las plantas) a los hijos híbridos reproductores (F1) o su descendencia (F2), puede estar interrumpido en diferentes etapas. En la naturaleza, el aislamiento es, en general, el resultado de más de uno de estos mecanismos. Los dos tipos de mecanismos de aislamiento tienen las mismas consecuencias: impiden el intercambio génico entre poblaciones de distintas especies.

Algunos biólogos han planteado que, para la conformación de una especie, no resultan tan fundamentales los mecanismos que la aíslan de otras especies, sino aquellos que permiten que sus miembros se reconozcan entre sí, y así puedan aparearse. Estos mecanismos se han denominado "sistemas específicos de reconocimiento de pareja" o SERP y constituyen una manera alternativa de considerar la integridad de la especie. En lugar de analizar los aspectos negativos, es decir, los impedimentos para cruzarse con otras especies (MARs) se pueden considerar los aspectos positivos, es decir, aquellos que poseen como atributo (SERP). Sin embargo, estos dos enfoques pueden resultar complementarios si se acepta que los sistemas de reconocimiento de pareja son considerados un mecanismo más de aislamiento.

La especiación. De acuerdo con el concepto biológico de especie, el establecimiento del aislamiento reproductivo es determinante en el origen de nuevas especies, de modo que ambos procesos están, sin duda, estrechamente relacionados. Algunos modelos proponen que las barreras de aislamiento reproductivo se establecen gradualmente, como un resultado secundario de la diferenciación entre dos poblaciones que se enfrentan a diferentes presiones selectivas. Otros, proponen que el aislamiento reproductivo puede establecerse rápidamente, iniciando el proceso de especiación.

Se han propuesto numerosos modelos para explicar el proceso de especiación, sin embargo, aún no se ha encontrado el modelo de especiación universal, capaz de explicar todos los casos. De todas maneras, los modelos de especiación, capaces de representar las principales modalidades de formación de especies, resultan de gran utilidad para comprender este proceso. Tomando en consideración el modo en que se establecen los mecanismos de aislamiento reproductivo, la magnitud del tiempo involucrado en la especiación y el papel de la selección natural en la divergencia, los procesos de especiación pueden ser

clasificados en dos grandes categorías. Una de ellas es la especiación por divergencia adaptativa, que corresponde al establecimiento gradual del aislamiento reproductivo.

Los esquemas (Fig. 1) representan diferentes modelos de especiación por divergencia adaptativa, según el escenario espacial en que se desarrolla el proceso. a) Cuando la divergencia ocurre en territorios separados, se trata de especiación alopátrica. b) La especiación parapátrica ocurre en poblaciones que divergen en territorios adyacentes. c) La especiación simpátrica ocurre por diferenciación de subambientes dentro de una misma población que ocupa un único territorio. Otro mecanismo propuesto, es la especiación instantánea o cuántica que corresponde al establecimiento brusco del aislamiento reproductivo (Fig. 2). Los esquemas (Fig. 2) representan tres situaciones que pueden dar lugar a procesos de especiación cuántica peripátrica. a) Cuello de botella que provoca la reducción drástica del tamaño poblacional. b) Fundación de un aislado poblacional por migración. c) Retracción del área de distribución de la población central y establecimiento de pequeños aislados poblacionales periféricos. El problema de la especiación constituye una importante discusión entre los biólogos evolucionistas, ya que se relaciona con la naturaleza del proceso de especiación y con la cantidad de tiempo necesario para que se origine una nueva especie. Esto sustenta diferentes interpretaciones del patrón de la historia de la vida en su conjunto reflejado en el registro fósil.

Sustentabilidad

Como se puede deducir, el proceso evolutivo de la especiación y su complemento, es decir, la extinción de las especies, es un proceso indispensable para la continuidad espacio-temporal de la vida en este planeta. Los labores antropogénicos y la intervención directa o indirecta del hombre, como ingeniero y arquitecto de ecosistemas, provocan la reorganización paisajista, reducción y/o la pérdida parcial o total de los hábitats productivos (promotores de la creación y continuación de los seres vivos en la tierra) con la consecuencia de potenciación de la tasa de extinción y la mitigación simultánea de la probabilidad de la especiación. La adaptación de los fundamentos del desarrollo sustentable y el respecto a la integridad ambiental como el mantenimiento del equilibrio ecológico, la mitigación de la fragmentación y la invasión de especies a nuevas hábitats, la conservación de los recursos naturales, la prevención de la sobrecosecha, etc. constituye la clave vertebral para la salida del hombre del estado actual de la crisis ambiental y para la mejora de la calidad de vida de todos los seres de una forma integral y armónica y acorde con las leyes naturales.

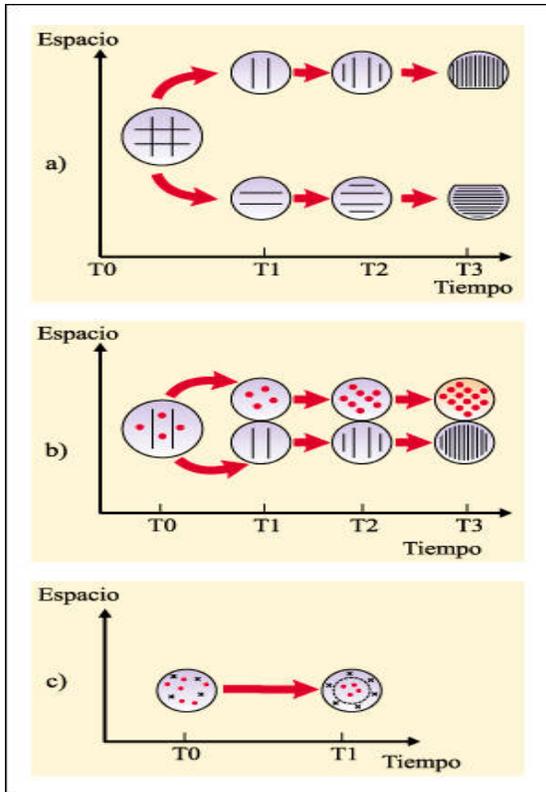


Figura 1. Modos de especiación. peripátrica.

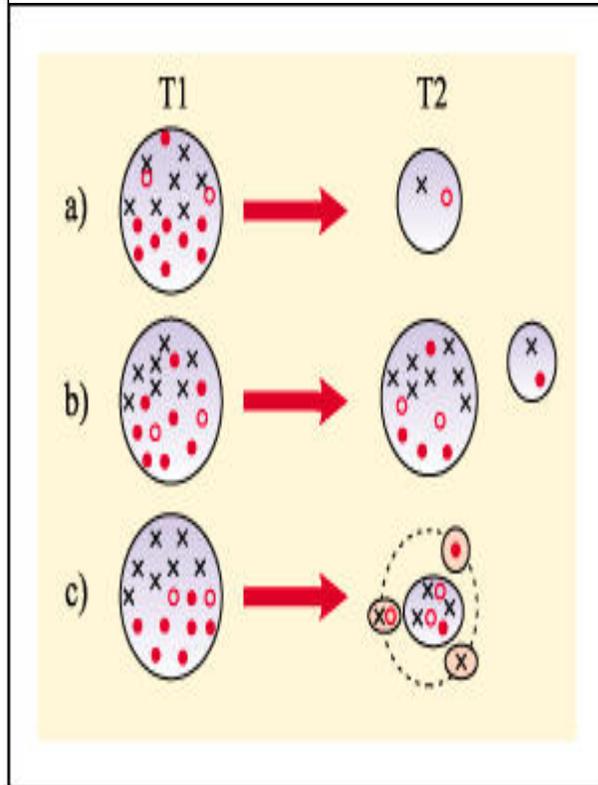


Figura 2. Especiación cuántica peripátrica.

Conclusiones

La biodiversidad, junto con el calentamiento global y el desarrollo de sistemas sustentables, dentro del marco de sustentabilidad, forman los tres principales ejes de la ecología del Siglo 21 (llamado la *Iniciativa de Biosfera Sustentable* o IBS), surgiendo de las discusiones llevadas a cabo en el marco del Cumbre de la Tierra en Río de Janeiro en 1992. Hemos sido testigo del Protocolo de Kyoto sobre el control de las emisiones provenientes de los combustibles del origen fósil, y la reunión sobre la población en Cairo, con miras hacia la mejora de la situación frágil ambiental y la búsqueda de un equilibrio adecuado entre la tasa del consumo versus la disponibilidad y renovación de los recursos. Es urgente poner máximo énfasis en el pro de la mejoría del medio ambiente. El calentamiento global, la degradación del hábitat productivo y la pérdida de biodiversidad son amenazas reales y no hay que esperar para que se manifiesten en impacto de los cuatro jinetes de Apocalipsis ambiental o el cuarteto demoníaco. El desarrollo sustentable captura la esencia de toda la filosofía de los fundamentos ambientales y las acciones necesarias para mitigar el deterioro ambiental e ir hacia un espacio y tiempo con dignidad ecológico que promueve y garantiza la sobrevivencia armónica de los seres en esta planeta.

Referencias

Arita, H.T. & L. León. 1993. Diversidad de mamíferos terrestres. Ciencias, No. Especial 7: 13-22.

- Badii, M.H. 2004. Desarrollo sustentable: fundamentos, perspectivas y limitaciones. *InnOvaciOnes de NegOciOs*, 1(2): 199-227.
- Badii, M.H. & I. Ruvalcaba. 2006. Fragmentación del hábitat: el primer jinete de Apocalipsis. *Calidad Ambiental*, XII(3): 8-13.
- Badii, M.H. & I. Ruvalcaba. 2007. Sustentabilidad en función de estabilidad y complejidad. *Daena*, 2(1): 71-88. www.daenajournal.org.
- Badii, M.H. & J.L. Abreu. 2006a. Sustentabilidad. *Daena*, 1(1): 21-36. www.daenajournal.org.
- Badii, M.H. & J.L. Abreu. 2006b. Metapoblación, conservación de recursos y sustentabilidad. *Daena*, 1(1): 37-51. www.daenajournal.org.
- Badii, M.H., A.E. Flores, H. Bravo, R. Forughbakhch & H. Quiróz. 2000. Diversidad, estabilidad y desarrollo sostenible. Pp. 381-402. In: M.H. Badii, A.E. Flores & J.L. Galán (eds.). *Fundamentos y Perspectivas de Control Biológico*. UANL, Monterrey.
- Berger, W.H. & F.L. Parker. 1970. Diversity of planktonic Foraminifera in deep sea sediments. *Science*, 168: 1345-1347.
- Berry E.P. 2001. Diversidad y Endemismo en los Bosque Neotropicales de Bajura. *Ecología y Conservación de Bosque Neotropicales*. LUR. Págs. 83 –96.
- Botero, R.E. 1989. Insectos en los Paramos: Maravillas en la Coevolución Entre Plantas y Animales. Tesis de Grado Universidad de Caldas. Facultad de Agronomía.
- Bray, J.R. & J.T. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities in southern wisconsin. *Ecol. Monogr.* 27: 325-349.
- Brillouin, L. 1962. *Science and Information Theory*. 2nd. ed. Academic Press, N. Y.
- Canales Andrade, S. 1999. *Ética y Ecología; tercera parte: situación del mundo actual*. UNAM. México.
- Chardon C.E. 1981. Apuntaciones sobre el origen de la vida de los Andes. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. 8(30): 183-202.
- Clifford, H.T. & W. Stephenson. 1975. *An Introduction to Numerical Classification*. Academic Press, London.
- Cody, M.L. 1975. Towards a Theory of Continental Species Diversity Bird Distributions over Mediterranean Habitat Gradients. Pp. 214-257. En: M. L. Cody y J. M. Diamond (eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. H. U. Press, Cambridge.
- Currie, D.J. & V. Paquin. 1987. Large-scale biogeographic patterns of species richness of trees. *Nature*, 329: 326-327.
- DeLong, R., W.G. Gilmartin & J.G. Sipmsom. 1973. Premature births in California sea lions: Association with high organochlorine pollutant residue levels. *Science*, 181: 1168-1170.
- Dice, L.R. 1945. Measures of the amount of ecological associations between species. *Ecology*, 26: 297-302.
- Dirzo, R. 1990. La biodiversidad como crisis ecológica actual ¿qué sabemos? *Ciencias*, 4: 48-55.
- Ezcurra, E. 1990. ¿Por qué hay tantas especies raras? La riqueza y rareza biológicas en las comunidades naturales. *Ciencias (Biotropica No. especial)*4: 82-88.
- Fisher, R.A., A.S. Corbert & C.B. Williams. 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.
- Flores, O. & P. Gerez. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo, UNAM-CONABIO, México. 439 pp.
- Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*. Blackwell, Oxford.
- Halffter, G. 1992. La diversidad de Iberoamérica. *Acta Zoológica Mexicana*. Vol. Especial 1992., Inst. de Ecología, SEDESOL y CYTED. México.
- Halffter, G. & E. Ezcurra. 1992. ¿Qué es la Biodiversidad?. En: *La Diversidad Biológica de Iberoamérica*, pp. 3-24. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*. Volumen especial de 1992. G. Halffter compilador. CYTED-D, Programa Iberoamericano de C. &T. para el Desarrollo. México D. F. 389 pp.
- Hernández, C.J., B.T. Walschburger, Q.R. Ortiz & G.A. Hurtado. 1992. Origen y Distribución de la biota Suramericana y Colombiana. En: *La Diversidad Biológica de Iberoamérica*, pp. 3-24. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*. Volumen especial de 1992. G. Halffter compilador. CYTED-D, Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo. Méx. D. F. 389 pp.
- Hooghiemstra, H., T. Van Der Hammen & A. Cleef. 2001. Paleocología de la Flora Boscosa. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. LUR. 43 – 58
- Horn, H. 1966. Measurement of “overlap” in comparative ecological studies. *Am. Nat.* 100: 419-424.
- Jaccard, P. 1912. The distribution of the flora in the alpine zone. *New Phytol.* 11: 37-50.

- Lance, G.N. y W.T. Williams. 1967. Mixed-data classificatory programs. I. Agglomerative systems. *Aust. Comput. J.* 1: 15-20.
- Hurlbert, S.H. 1978. The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, 59: 67-77.
- Kattan, G. 1999. Investigaciones ecológicas a largo plazo: Un vacío temporal y espacial en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt. Biosíntesis No. 18.
- Kattan, G. 2001. Fragmentación: Patrones y Mecanismos de Extinción de Especies. *Ecología y Conservación de Bosque Neotropicales*. LUR. Págs. 561- 590
- López-Rojas, J. 2002. Diversidad faunística en la Selva Lacandona. *Tertulia # 3*, enero-marzo. CUID-UNICACH. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. 36 pp.
- López-Rojas, J. y T.A. Coutiño-Ramos. 2002. México un país megadiverso: El caso de los mamíferos terrestres.
- MacArthur, R.H. 1957. On the relative abundance of bird species. *Proc Nat. Acad. Sci.* 43: 293-295.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press, N. J. 179 pp.
- Martín Piera, F. 2001. Apuntes sobre Biodiversidad y Conservación de Insectos: Dilemas, Ficciones y Soluciones? Museo Nacional de Ciencias Naturales.
- Margalef, D.R. 1958. Information theory in ecology. *Gen. Syst.* 3: 36-71
- May, R.M. 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton. New Jersey.
- May, R.M. 1975. Pattern of species abundance and diversity. Pp 81-120. En: M. L. Cody y J. M. Diamond (eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press. Cambridge.
- McIntosh, R.P. 1967. An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. *Ecology*, 48: 392-404.
- McNaughton, S. J. 1968. Definition and quantification in ecology. *Nature*, 219: 180-181.
- Menhinick, E.F. 1964. A comparison of some species-individual diversity indices applied to samples of field insects. *Ecology*, 45: 859-861.
- Molina, F.J. 2001. La razón Económica; Economía y Biodiversidad. *Revista de la Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente*. No. 22 Págs. 12 - 17
- Morisita, M. 1959. Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Mem. Fac. Sci. Kyushu. Univ. Ser. E. Bio.* 3: 65-80.
- Motomura, I. 1932. A statistical treatment of association. *Jpn. J. Zool.* 44: 379-383.
- Mountford, M.D. 1962. An index of similarity and its application to classificatory problems. Pp. 43-50. En: P.W. Murphy (ed.). *Progress in Soil Zoology*. Butterworths. London.
- Nowak, R.M. 1991. *Walker's mammals of the world*. 5ª edición, John Hopkins University Press, Baltimore, USA.
- Ortiz Q.R. 1992. Modelos de Extinción y Fragmentación de Habitats. En: *La Diversidad Biológica de Iberoamérica*, pp.3-24. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.). Volumen especial de 1992. G. Halffter compilador. CYTED-D, Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo. México. 389 pp.
- Pielou, E.C. 1984. *The Interpretation of Ecological Data*. Wiley, N. Y.
- Preston, F.W. 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology*, 29: 254-283.
- Ramírez-Pulido, J. & A. Castro-Campillo. 1993. Diversidad mastozoológica en México. Vol. Especial (XLIV). *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat. México*.
- Ramírez-Pulido, J., A. Castro, J. Arroyo & F. Cervantes. 1996. Lista taxonómica de los mamíferos de México. *Occas. Papers Mus. Tex. Tech Univ.* 158: 1-62.
- Renkonen, O. 1938. Statistisch-Ökologische Untersuchungen über die Terrestrische Käferwelt Finnischen Bruchmoore. *An Zool. Soc. Zool-Bot. Fen. Vanamo.* 6:1-231.
- Restrepo, H. 1999. Estrategia y Marco de Acción Regional para la Conservación y la formulación de un Sistema Regional de Áreas Protegidas. Documento de trabajo Regional Noroccidental Uniparques. 18 p.
- Retana, O. G. & C. Lorenzo. 2002. Lista de los mamíferos terrestres de Chiapas: endemismo y estado de conservación. *Acta Zool. Mex.* (n.s.) 85: 25-49.
- Rodríguez, J.M. 2001. Las Especies Indicadoras. Cuadernos de Ecología. Módulo de Indicadores Biológicos para el Monitoreo de la Biodiversidad. P 51–63.

- Scatena N.F. 2001. El Bosque Neotropical desde una Perspectiva Jerarquica. Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales. LUR. 23 – 41.
- Shannon, C.E. 1948. The Mathematical Theory of Communication. Pp. 3-91 En: C. E. Shannon y W. Weiner (eds.). The Mathematical Theory of Communication. Univ. Illinois Press. Urbana.
- Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. Nature, 168: 688.
- Sorensen, T. A. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociobiology based on similarity of species content and its application to analyses of vegetation in Danish commons. K dan Vidensk Selsk Biol. Skr. 5: 1-40.
- Southwood, T. R. E. 1978. Ecological Methods. 2nd. edition. Chapman & Hall, London
- Toledo, V.M. 1988. La diversidad biológica de México. Ciencias y Desarrollo. México.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of Siskiyou Mountains, Oregon and California. Ecol. Monogr. 30: 279-338.
- Whittaker, R.H. 1977. Evolution of Species Diversity in Land Communities. Pp. 1-67. En: M. K. Hecht, W. Steere y B. Wallace (eds.). Evolutionary Biology. Plenum, N. Y.
- Wilson, M. & A. Schmida. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. J. Ecol. 72: 1055-1064.
- Wolda, H. 1981. Similarity indices, sample size and diversity. Oecologia, 50: 296-302.

***Acerca de los autores**

El Dr. Mohammad Badii es Profesor e Investigador de la Universidad Autónoma de Nuevo León. San Nicolás, N. L., México, 66450. mhbadii@yahoo.com.mx

El Dr. J. Landeros es Profesor e Investigador de la UAAAN, Saltillo, Coah.

El Dr. R. Foroughbakhch es Profesor e Investigador de la Universidad Autónoma de Nuevo León. San Nicolás, N. L., México, 66450.

El Dr. José Luis Abreu Quintero es Profesor e Investigador del Spenta Graduate Institute de California at Mexico. San Nicolás, N. L., México, 66450. spentamex@yahoo.com

ANEXO A

La diversidad se mide por 2 elementos: el número de especies y la abundancia relativa de cada especie. Han surgido numerosos índices de diversidad, los cuales se dividen en dos grupos: de tipo α y β (Badii et al., 2000). En este anexo se mencionan los índices de más uso común según Badii et al., 2000.

1. Índices de diversidad : Estos índices miden la diversidad intra-comunidad y se dividen en 3 grupos.

1. Índices de riqueza

1. Margalef (1958) = $(S - 1)/\ln N_t$

2. Whittaker (1960) = $S/(\log N_{\max} - \log N_{\min})$

3. Menhinick (1964) = $S/(N_t)^{1/2}$, Donde:

S = número de especies

N_t = número total de individuos en la comunidad

log = logaritmo decimal

ln = logaritmo natural

N_{\max} = número de individuos de la especie con máxima abundancia

N_{\min} = número de individuos de la especie con mínima abundancia

2. Índices basados en la abundancia relativa de especies

1. Shannon (1948) = $-\sum P_i \log P_i$

2. Brillouin (1962) = $1/N_t [\log (N_t! / N_1! N_2! N_3! \dots N_s!)]$

3. Simpson (1949) = $\sum (P_i)^2$

4. McIntosh (1967) = $[(1 - \sum (P_i)^2)^{1/2}]$

5. McNaughton (1968) = $(N_1 + N_2)/N_t$

6. Berger-Parker (1970) = N_{\max} / N_t , Donde:

P_i = abundancia relativa de "i"ésima especie

! = factorial

N_1 = número de individuos de especie más abundante

N_2 = número de individuos de segunda especie más abundante

3. Índices paramétricos:

1. Serie Geométrica (Motomura, 1932): $n_i = N_t C_k K(1 - K)^{i-1}$

2. Serie Logarítmica (Fisher et al., 1943): $N_t = a \ln [(1 + N_t)/a]$

3. Logaritmo Normal Truncado (Preston, 1948): $S_R = S_0 \exp(-a^2 R^2)$

4. Barra Rota (MacArthur, 1957): $S_n = [S(S-1)/N_t] (1 - n/N_t)^{S-2}$, donde:

n_i = número de individuos de "i"ésima especie, $C_k = [1 - (1 - K)^S]^{-1}$

K : Se estima en base a la siguiente iteración: $\{[K/(1-K)][(1-K)^S]\}/[1-(1-K)^S] = N_{\min}/N_t$

K = la proporción del recurso utilizado por cada especie

\ln = logaritmo natural

$a = N_t(1-X)/X$

X = una variable que se estima vía: $S/N = (1-X)/X[-\ln(1-X)]$

S_R = número de especies en octavo "R"

S_0 = número de especies en octavo moda

R = secuencia de octavos

$a = (2V)^{1/2}$

V = varianza

S_n = número de especies en la clase de abundancia con "n" individuos y otros símbolos como antes mencionados

2. Índices de diferenciación de diversidad Beta (): Miden la diversidad entre las comunidades.

Whittaker (1960, 1977) fue el primero en utilizar el término de diversidad tipo que esencialmente es equivalente a la diversidad entre hábitats de MacArthur (1965). Los índices de diversidad tipo estiman el grado de diferencia o similitud entre un rango de muestras, hábitats o comunidades en términos de la variedad de las especies encontradas en ellas. Estos índices se dividen en dos grupos. En conjunto con la diversidad tipo, se puede usar la diversidad tipo para medir la diversidad total de una área (Routledge, 1977).

1. Índices de diversidad tipo 1

Un acercamiento común a la diversidad tipo 1 es observar cómo la diversidad de las especies cambia a lo largo de un gradiente (Wilson y Mohler, 1983). Wilson y Schmida (1984) han clasificado estos índices en seis grupos basándose en la presencia-ausencia de especies.

1. Índice de Whittaker, 1960 (b_w): $b_w = (S/a) - 1$

2. Índice de Cody, 1975 (b_c): $b_c = [g(H) + l(H)]/2$

3. Primer índice de Routledge, 1977 (b_R): $b_R = S^2 / (2r + S) - 1$

4. Segundo índice de Routledge, 1977 (b_R): $b_i = \ln(T) - [(1/T) - e_i \ln(e_i)] - [(1/T) - a_j \ln(a_j)]$

5. Tercer índice de Routledge, 1977 (b_R): $b_E = \exp(b_I)$

6. Índice de Wilson y Schmida, 1984 (b_T): $b_T = [G(H) + L(H)] / 2a$, donde:

S = número total de especie registradas

a = promedio de diversidad de la muestra donde cada muestra tiene un tamaño estándar y la diversidad se mide como la riqueza de especies.

G(h) = número de especies que se agregan a lo largo de un transecto

L(H) = número de especies que se pierden a lo largo de un transecto

r = número de pares de especies con distribución traslapada

ln = logaritmo natural

e_i = número de muestras a lo largo del transecto conteniendo la especie "i"

a_j = la riqueza de especies de la muestra "j"

$T = \sum e_i = \sum a_j$

La selección del mejor índice entre estos seis depende de los siguientes criterios: 1) ser independiente del tamaño de la muestra, 2) ser aditivo, 3) ser independiente de la diversidad tipo β , y 4) poder estimar la tasa de cambio en la composición de las especies tanto en las comunidades homogéneas como heterogéneas. El índice de Whittaker, reúne la mayoría de los criterios con mínimo restricciones (Wilson y Schmida, 1984).

2. Índices de diversidad tipo β (coeficientes de similitud)

Debido a que la diversidad tipo β es el grado de variación en la composición de las especies entre áreas de diversidad tipo α , no hay razón por lo cual se deba investigarla *solamente* en términos de transectos o gradientes. Un acercamiento alterno a la diversidad tipo β es investigar el grado de asociación o similitud entre los sitios o muestras, usando técnicas ecológicas comunes de ordenación y clasificación (Greig-Smith, 1983; Pielou, 1984; Southwood, 1978). Existe un gran número de índices de tipo β (Clifford y Stephenson, 1975); sin embargo, en este trabajo se nombrarán solamente aquellos de uso común en la literatura. Estos índices se dividen en dos grupos.

2a. Índices binarios basado en la presencia-ausencia de especies

1. Jaccard (1912) = $C / (a + b - C)$

2. Sorensen (1948) = $2C / (a + b)$

3. Mountford (1962) = $2C / [2ab - (a+b) C]$

4. Dice (1945) = $C / \min(a, b)$, donde:

a = número de especies en la comunidad "a", b = número de especies en la comunidad "b"

c = número de especies comunes a ambas comunidades

min = escoger el valor mínimo

2b. Índices no binarios basado número y la abundancia relativa de de especies

1. Bray y Curtis (1957) = $1 - \frac{|n_{1i} - n_{2i}|}{n_{1i} + n_{2i}}$

2. Renkonen (1938) = $\min(P_{1i}, P_{2i})$

3. Lance y Williams (1976) = $\frac{|n_{1i} - n_{2i}|}{(n_{1i} + n_{2i})}$

4. Morisita (1959) = $\frac{2 P_{1i} P_{2i}}{P_{1i}^2 + P_{2i}^2}$

5. Horn (1966) = $(H_{\max} - H_{\text{dos}})/(H_{\max} - H_{\min})$, donde:

n_{1i} = número de individuos de "i"ésima especie en la comunidad uno

n_{2i} = número de individuos de "i"ésima especie en la comunidad dos

P_{1i} = proporción de "i"ésima especie en la comunidad uno

P_{2i} = proporción de "i"ésima especie en la comunidad dos

H_{\max} = el máximo valor esperado del índice de Shannon

H_{\min} = el mínimo valor esperado del índice de Shannon

H_{dos} = el índice de Shannon para ambas comunidades

$||$ = tomar el valor absoluto

Usualmente, es deseable hacer comparaciones entre muestras faunísticas y/o florísticas tomadas en diferentes sitios, en diferentes tiempos o por diferentes técnicas, por el investigador, el depredador o el herbívoro. La selección del mejor índice de similitud en estos casos depende en: 1) el tamaño de muestra y 2) la diversidad. En otras palabras, hay que explorar los efectos del tamaño de muestra y la diversidad alfa en este sentido. Se deben evaluar los valores reales de un índice de similitud en relación con el valor máximo esperado del índice, que es el valor que se obtiene para las muestras tomadas de forma aleatoria del mismo universo, con los mismos tamaños muestrales y la misma diversidad que la muestra real. Estos valores esperados difieren del valor máximo teórico, es decir, el valor que se obtiene para dos muestras idénticas. Además, la relación entre el valor esperado y el valor máximo teórico en todos los casos con la excepción del índice de Morisita, depende del tamaño de muestra y la diversidad alfa (Wolda, 1981).