

DIVERSIDAD: BIODIVERSIDAD EDÁFICA Y GEODIVERSIDAD

J. J. IBÁÑEZ MARTÍ y A. GARCÍA-ÁLVAREZ

Centro de Ciencias Medioambientales, CSIC, Madrid

Resumen. La diversidad es considerada como un atributo de las biocenosis, relacionado con importantes procesos ecológicos, y suele ser usada como un descriptor de la estructura de los ecosistemas, por cuanto se piensa que es el resultado de la interacción entre sus especies. Aunque el concepto de diversidad parece claro e intuitivo, su cuantificación plantea numerosos problemas y los procedimientos utilizados son muy variados. No obstante pueden ser agrupados en las siguientes categorías: (i) índices de riqueza, (ii) modelos de abundancia y (iii) algoritmos basados en la abundancia proporcional de los objetos.

El suelo es un subsistema con entidad propia dentro de los ecosistemas terrestres, que deriva del hecho de ser receptor neto de un flujo de energía contenido en la necromasa que se incorpora. Esta circunstancia da lugar a una gran diversidad estructural de la biocenosis heterótrofa que es capaz de utilizar dicha energía, aunque también pueden reconocerse una considerable cantidad de mecanismos funcionales que dotan al suelo de una enorme diversidad funcional. Sin embargo, existen muy pocos antecedentes, tanto en la literatura ecológica como en la de las CC. de la Tierra, sobre geodiversidad y las relaciones entre biodiversidad y diversidad de suelos.

En este trabajo se abordan los aspectos metodológicos más actuales para la medida de la diversidad en los ecosistemas, al tiempo que se indican los problemas específicos de su aplicación al medio edáfico, aunque se exponen resultados obtenidos en unidades abióticas (paisajes de suelos, edafotaxa o unidades geomorfológicas y litológicas) que son semejantes a los que aparecen en la literatura ecológica para los organismos vivos.

Palabras Clave. *biodiversidad, suelos, geodiversidad, biodiversidad edáfica, variabilidad espacial y variabilidad temporal, leyes potenciales, sistemas no lineales, biogeodiversidad y ambientes mediterráneos.*

INTRODUCCIÓN AL ESTUDIO DE LA DIVERSIDAD

El concepto de diversidad es ampliamente utilizado en el ámbito de la ecología, aunque actualmente los especialistas distinguen varios tipos de diversidad biológica (Fig. 1). El enfoque más común suele asociarse al estudio del número de especies biológicas presentes en un determinado ecosistema, bioma, etc., pero cada vez se habla más de

la diversidad de los recursos genéticos. Otras aproximaciones profundizan en diversos aspectos estructurales de los ecosistemas. En este sentido cabe mencionar que la diversidad es considerada como un atributo de las biocenosis, relacionado con importantes procesos ecológicos (sucesión, madurez, estabilidad, etc.). Así, por ejemplo, para algunos autores, la diversidad parece aumentar en muchos casos conforme transcurre la sucesión ecológica (Magurran 1988). Adicionalmente, la

diversidad suele ser usada como un descriptor de la estructura de los ecosistemas, por cuanto se piensa que es el resultado de la interacción entre sus especies (Margalef 1972; Patil y Taillie 1979; Williams *et al.* 1994; May 1995). Aunque el concepto de diversidad parece claro e intuitivo, en la práctica su cuantificación ofrece numerosos problemas (Peet 1974), como veremos posteriormente y, en consecuencia, se han propuesto numerosos índices y modelos matemáticos para su estudio (Kempton y Taylor 1976; Magurran 1988). Por otro lado, el concepto de biodiversidad se encuentra más estrechamente vinculado con el inventario y conservación de las especies biológicas. Una de las definiciones más populares de diversidad ha sido propuesta por Roszenweig (1995), que la refiere en los siguientes términos:

“El concepto de diversidad consta de dos premisas primarias y dos juicios de valor insoslayables. Las premisas consisten en las propiedades estadísticas comunes a cualquier mezcla de objetos, con independencia de que estos sean bolas de colores diferentes, segmentos de DNA que codifican diferentes proteínas, especies o cualquier otro rango taxonómico, tipos de suelos, hábitats de un paisaje, etc. Cada uno de estos conjuntos de objetos pose dos propiedades fundamentales: (i) el número de diferentes tipos de objetos (p. ej. especies, tipos de suelos) que se encuentran mezclados en la muestra; y (ii) el número o la abundancia relativa de cada uno de estos objetos. Los juicios de valor son: si las clases seleccionadas son lo suficientemente diferentes como para ser consideradas tipos distintos; y (ii) si los objetos pertenecientes a una clase determinada son lo suficientemente similares para poderse considerar que pertenecen al mismo tipo. Sobre éstos elementos se sustenta la cuantificación de la diversidad biológica.”

A pesar del impacto de estos conceptos en el campo de la ecología, desafortunada-

mente apenas se han abordado estudios que demuestren su relevancia en el análisis de las estructuras abióticas de los ecosistemas y paisajes (Ibáñez 1995, 1996; Ibáñez *et al.* 1990, 1995a, 1995b, 1997, 1998a, 1998b). La caracterización y cuantificación de la diversidad de suelos, fisiografía, litología, etc., como recursos no renovables a escala humana, debería ser considerada a la hora de estimar el valor ecológico de un territorio (Ibáñez 1995; Ibáñez *et al.* 1995a). Paralelamente, este tipo de aplicaciones puede ser útil para explorar, cuantificar y comparar la complejidad de los paisajes de suelos, el modelado terrestre, etc.

Recientemente, estimulados por los movimientos conservacionistas y la cobertura mediática recibida por la Convención sobre Biodiversidad (UNEP, 1992) diversos investigadores de las ciencias de la tierra han comenzado a abordar el tema de la conservación de los recursos naturales no biológicos. EL Patrimonio Geológico y la Geodiversidad adquieren así un valor científico, cultural, educativo y/o recreativo, con independencia de su naturaleza: formaciones y estructuras geológicas, modelados del terreno, depósitos sedimentarios, minerales, rocas, fósiles, suelos y otras muchas manifestaciones de la geosfera que permiten conocer, estudiar e interpretar la historia geológica de la Tierra, los procesos que la han modelado, los climas y paisajes del pasado y presente y el origen y evolución de la vida sobre este planeta. De este modo, en la Declaración de Girona sobre el Patrimonio Geológico de 1997 se dice:

“La conservación de los Lugares de Interés Geológico es absolutamente necesaria e indisoluble con la del Patrimonio Natural y Cultural en general, (...) Cualquier política ambiental y de conservación de la Naturaleza que no contemple adecuadamente la gestión del Patrimonio Geológico, nunca será una política ambiental correcta. Es necesario que los responsables de las diferentes administraciones públicas y centros de investigación,

técnicos, científicos, investigadores, ambientalistas, naturalistas, ecologistas, periodistas y educadores, se movilicen activamente en una campaña de sensibilización del conjunto de la población a fin de lograr que el Patrimonio Geológico, indudable cenicienta del Patrimonio, deje de serlo, en beneficio de todos”.

Esta tarea comienza a ser abordada por iniciativas tales como:

- Comisión de Patrimonio Geológico de la Sociedad Geológica de España (<http://tierra.rediris.es/SGE/>)
- Sociedad Española para la Defensa del Patrimonio Geológico y Minero (SEDPGYM) (<http://www.inicia.es/de/sedpgym>)
- European Association for the Conservation of the Geological Heritage (ProGEO) (<http://www.sgu.se/hotell/progeo/>)
- El Foro PatriGeo de la Red Iris (MCyT).

(ii) legislación; (iii) utilización didáctica de los lugares de interés geológico; (iv) patrimonio geológico, ordenación del territorio y estudios de impacto ambiental; (v) geoturismo; (vi) geoparques y museos, etc. Del mismo modo, la UNESCO estudia crear la etiqueta de “Geoparque”, equiparable a la de “Reserva de la Biosfera”.

Sin embargo, la práctica totalidad de estas iniciativas, al estar en sus comienzos, tienen una proyección mayoritaria meramente conservacionista. En otras palabras, se basan en el inventario o catalogación de lugares de interés que se deberían preservar por sus valores intrínsecos y, al contrario que en los estudios de biodiversidad, no existen líneas de investigación desarrolladas para analizar y comparar científicamente los patrones espacio-temporales de los recursos involucrados y, menos aún, la de éstos y los biológicos. Tan solo existe una excepción, que corresponde a los suelos.

CUANTIFICACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD

Los diferentes procedimientos para estimar la diversidad, independientemente del sistema natural considerado, pueden ser agrupados en las siguientes categorías (Magurran 1988):

1. Índices de riqueza: número de objetos contenidos en un determinado espacio (p. ej. número de especies biológicas, *edafotaxa*, tipos de geformas, unidades litológicas).
2. Modelos de abundancia: modelos de distribución que mejor se ajustan para describir la distribución de determinados tipo de objetos (p. ej. series geométricas, logarítmicas, potenciales, exponenciales).
3. Algoritmos basados en la abundancia proporcional de los objetos. En este caso la diversidad es definida en función del número de los diferentes objetos presentes (riqueza) y de su abundancia relativa (equitabilidad).

DIVERSIDAD GENÉTICA	DIVERSIDAD TAXONÓMICA	DIVERSIDAD ECOLÓGICA
Megagenoma global	Reino (División)	Biosfera
↓	↓	↓
Comunidad	Phylum	Bioma
↓	↓	↓
Población	Clase	Paisaje
↓	↓	↓
Organismo	Orden	Ecosistema
↓	↓	↓
Célula	Familia	Ecosistema
↓	↓	↓
Orgánulos	Género	Mosaico
↓	↓	↓
Cromosomas	Especie	Hábitat-Nicho

FIGURA 1. Patrones jerárquicos y escalas de diversidad genética, taxonómica y ecológica (modificado de di Castri & Younès 1996)

Así, de modo orientativo, algunos de los temas abordados en PatriGeo son: (i) patrimonio geológico y parques naturales;

Índices de Riqueza

Cuando existe la posibilidad de acotar el área de estudio en el *continuum* espacio-tiempo, así como de reconocer la totalidad de los objetos presentes, la estimación de la riqueza es muy útil. Si por el contrario, sólo podemos obtener una muestra de la población, es necesario distinguir entre *riqueza numérica* (Kempston, 1979) y *densidad* de los objetos (Hurlbert, 1971). Así, por ejemplo, en el caso de los inventarios de suelos y geomorfología, la primera consistiría en la razón entre el número de diferentes *taxa* encontrados (*edafotaxa*, unidades geomorfológicas) y el de objetos inventariados. Por el contrario la densidad da constancia del número de *taxa* por superficie muestreada. El inventario de las especies o *edafotaxa*, por ejemplo, de un determinado hábitat o localidad es necesario para la conservación de los recursos y el diseño de las reservas naturales que los alberguen (McBratney 1992, 1995; Ibáñez 1995, 1996; Ibáñez *et al.* 1998b; 2001b). Sin embargo existe una gran dificultad, a veces insuperable, a la hora de obtener un censo completo. Por estas razones se han desarrollado diversos algoritmos con vistas a estimar aproximadamente la riqueza total de la población (S_{\max}), a partir del inventario de ciertas muestras representativas de la misma (S_{obs}). Estos índices, por tanto ofrecen una valoración de la "integridad" del inventario, a la par que permite comparar la riqueza entre distintas localidades. La estimación de S_{\max} también está justificada para evaluar si, en términos esfuerzo y dinero, está justificado o no continuar muestreando (cuanto más se acerquen los valores de S_{\max} y S_{obs} menos lo está). Uno de los métodos más simples sería el denominado curva de acumulación de especies (p. ej. Soberón y Llorente 1993). Entre los más conocidos destacan los estimadores de Chao (1984, 1987), Chao y Lee (1992), los métodos de rarefacción (Heck *et al.* 1975; James y Rathbun, 1981), el denominado "Jackknife" (Heltshe y Forrester, 1983;

Palmer 1991). Entre los métodos no paramétricos cabe mencionar el propuesto por Smith y van Belle (1984). Colwell y Coddington (1994, 1995) y Southwood y Henderson (2000) entre otros ofrecen un sumario de los índices más utilizados para estimar S_{\max} .

Índices de Diversidad

Los índices basados en la distribución proporcional de los objetos son, en cualquier caso, los más utilizados en ecología. En ellos, la diversidad se divide en dos componentes bien diferenciados: riqueza y equitabilidad. Esta subdivisión es bastante lógica, por cuanto para dos unidades espaciales con el mismo tamaño e idéntica riqueza, la más diversa es aquella en donde la distribución de objetos distintos es equiprobable (todos los objetos distintos o *taxa* tendrían el mismo número de elementos o estos ocupan la misma extensión). En este sentido cabe mencionar que los distintos índices dan diferente peso a la riqueza y equitabilidad. De cualquier modo Hill (1973) y Magurran (1988) demuestran que la mayor parte de los índices propuestos en la literatura están estrechamente correlacionados. Así, por citar tan solo uno de los múltiples ejemplos, Bulmer (1974) y May (1975) demostraron que para muestras grandes, el índice de diversidad de Shannon se vincula al índice de diversidad α de las series logarítmicas mediante la siguiente relación matemática $H \cong 0.577 + \text{Ln}\alpha$, en donde 0.577 es la constante de Euler. Por estas razones, a pesar de la gran cantidad de índices que se han propuesto en la bibliografía, tan solo expondremos algunos ejemplos.

El índice de diversidad más utilizado proviene de la Teoría de la Información. Se trata del denominado índice de Shannon (Shannon 1948). Desde este contexto, la diversidad es equivalente al grado de incertidumbre o información existente al extraer al azar, o encontrar, un determinado elemento de un tipo de objeto determinado (p. ej. *taxa*) en la población muestreada. En otras palabras

cuantas más especies se presenten y cuanto más equitativamente estén distribuidas, mayor será la incertidumbre para encontrar un elemento de un tipo determinado dentro del espacio muestral. Más aún, el índice de Shannon posee estrechas conexiones matemáticas con el desarrollado por Boltzmann, con objeto de determinar la entropía estadística de los sistemas termodinámicos. Por esta razón, Shannon denominó a su algoritmo Índice de Entropía. Su expresión matemática es:

$$H' = \sum_{i=1}^{i=n} p_i \times \ln p_i$$

donde H' es la entropía negativa, negentropía o diversidad, y p_i la proporción de individuos o elementos de una determinada clase u objeto (p. ej. especies biológicas, tipos de suelos). El verdadero valor de p_i no suele conocerse (ya que sólo puede estudiarse una muestra de la población real), por lo que se estima mediante n_i/N , donde n_i es el número de individuos del objeto considerado (o su ocupación relativa del espacio), y N el número total de individuos (o el área total de la unidad espacial muestreada). Los valores de H' pueden variar entre 0 (ln de 1), si todos los individuos o elementos pertenecen al mismo tipo de objeto, y $\ln N$, si el número de objetos es igual al número de individuos. El índice (S) alcanza valores máximos; para una riqueza dada, cuando todos los objetos están representados por el mismo número de elementos. Un índice semejante y, también procedente de la Teoría de la información es el de (Brillouin 1956), el cual se calcula mediante la ecuación:

$$HB = \frac{\ln N! - \sum \ln n_i!}{N}$$

La principal diferencia entre estos dos índices estriba en que el de Shannon no depende del tamaño muestral, al contrario que el de Brillouin. Aunque diversos autores coinciden en que el segundo es más apropiado que el primero, en la práctica la mayoría

de los autores siguen haciendo uso del índice de Shannon debido a la facilidad de su cálculo (Magurran, 1988). La aplicación del índice de Shannon para la estimación de la biodiversidad ha suscitado algunas polémicas (Ibáñez *et al.* 1998a, 1998b; Odeh 1998; Camargo 1999; Ibáñez y de Alba, 1999, 2000). Desde el punto de vista matemático Martín y Rey (2000) muestran que no existen razones para rechazar su uso, tal como propusieron Ibáñez *et al.* (1990, 1995 y 1998a). Ciertos ecólogos como Camargo (1999) critican la aplicación de las herramientas para la estimación de la diversidad a recursos naturales (refiriéndose concretamente a los suelos) que varían más de un modo continuo que discreto por lo que sus clasificaciones son artificiales, al contrario que las biológicas que son naturales. Algunos edafólogos matemáticos (Odeh y Finke, com. pers.) son de la misma opinión. Sin embargo, Ibáñez *et al.* (2001c) responden que el dilema naturalia / artificialia se remonta a las controversias ya suscitadas entre Linneo y Buffon en el siglo XVIII, sin que se haya resuelto hasta la fecha. Más aún Ibáñez *et al.* (2001c) basándose en argumentos epistemológicos y filosóficos, demuestran como el mencionado dilema sólo puede entenderse en el contexto de una filosofía empirista actualmente obsoleta, mientras que la esencia de “naturalidad” o “artificialidad” es un problema ontológico y no científico, como también apuntan diversos taxónomos en el campo de la biología, o al discutir sobre el concepto de especie. Efectivamente, para muchos de ellos los organismos biológicos, al menos en muchos taxones, también pueden variar de un modo continuo, más que discreto (Sattler 1986; Ibáñez *et al.* 2001c). En consecuencia sus críticas carecen de sentido. Por otro lado, si se usan los argumentos del continuum edáfico, la cuantificación de la diversidad de ecosistemas y biocenosis, por ejemplo, también quedaría descartada, por variar estos del mismo modo que los suelos (Ibáñez *et al.* 1998b, 2001c). Otros muchos

ecólogos de prestigio opinan que existen las mismas dificultades conceptuales y epistemológicas para estimar la diversidad de cualquier recurso, con independencia de su naturaleza (ver la definición de Rosenzweig 1995). Del mismo modo, Ibáñez *et al.* (1999) constatan como la estructura matemática de las clasificaciones biológicas (Minelli 1993) y edafológicas es exactamente la misma, no existiendo argumento alguno para pensar que una es más natural que la otra (ver también Mosterín 1984).

Como puede deducirse de lo anterior, las herramientas para la estimación de la edafo-diversidad soslayan la distribución espacial de los objetos. Este último aspecto concierne a lo que se ha convenido en denominar análisis de la variabilidad espacial y es objeto de estudio de la geoestadística, entre otras disciplinas (McBratney 2000). En la naturaleza, los valores de H' suelen oscilar entre 1.5 y 3.5, excediendo raramente de 4.5 bits, cuando la base logarítmica es igual a 2 (Margalef 1972). La entropía máxima H_{max} para una cierta riqueza se da cuando la distribución de objetos es equiprobable, es decir, si en términos matemáticos se cumple la condición:

$$H' = H_{max} = \ln S$$

donde S es la riqueza. La relación entre negentropía observada y negentropía máxima puede utilizarse como estima de la equitabilidad E (Magurran 1988), cuya expresión matemática sería:

$$E = H'/H_{max} = H'/\ln S$$

De este modo, E puede adquirir cualquier valor entre 0 y 1, donde 1 representa la condición de equiprobabilidad en la distribución de los elementos entre objetos, ya sea en número o en área, y 0 la posibilidad menos equitativa. Existen otras alternativas para estimar E , sin

embargo, Magurran (1988) demuestra que, como en el caso de la diversidad, todas están correlacionadas.

Modelos de distribución de abundancia

Willis (1922) y Willis y Yule (1922) constataron como todos inventarios, e incluso la estructura matemática de las taxonomías biológicas, se ajustan a un modelo de distribución muy general que denominaron "Hollow Curves" [curvas huecas] (Figura 2). Desde entonces se ha demostrado que este modelo es ubicuo, tanto en las estructuras bióticas como en las abióticas, así como en los aspectos sociales y económicos (May, 1975; De Cola 1985; Ibáñez y Carrera 1999; Ibáñez *et al.* 2001a). Se trata de una serie geométrica, en su sentido más amplio, a la que pertenecen todos los modelos que discutiremos a continuación. Ibáñez *et al.* (2001a) comprueban su existencia en la distribución de abundancia de los *edafotaxa* en las islas del Egeo (ver más adelante) y en las taxonomías edafológicas (Figura 3).

Los *modelos de distribución de abundancia* (ADMs en su terminología inglesa), también denominados relaciones $S:N$ por Southwood y Henderson (2000). (p. ej. series geométricas, series logarítmicas, distribuciones lognormales, distribuciones gamma, leyes potenciales, modelos de palo quebrado o bastón roto, etc.) son herramientas estadísticas que los ecólogos han aplicado durante décadas para analizar las regularidades intrínsecas en diversas entidades biológicas y ecológicas, abstractas o delimitadas en el espacio y/o el tiempo (Tokeshi 1993). En consecuencia, como en el caso de los índices de riqueza y diversidad, resulta interesante aplicar estas técnicas en el ámbito de otros recursos naturales no biológicos, con objeto de detectar las similitudes y diferencias entre las entidades de estos recursos (Ibáñez *et al.* 1995, 1998a). Los ADMs son, al menos desde el punto de vista matemático, las herramientas que ofrecen una descripción más

completa de la información. Sin embargo su uso es más complicado de lo que pudiera parecer a simple vista, dando lugar a contro-

versias interminables, como en el caso de los índices de diversidad (Tokeshi 1993; Ibáñez y de Alba, 2000).

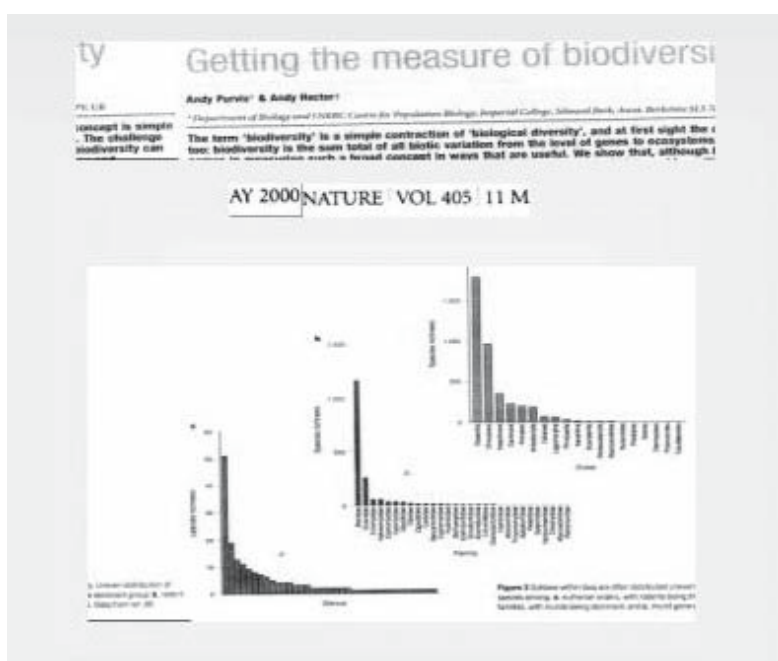


FIGURA 2: Las “Hollow Curves” en los inventarios de biodiversidad

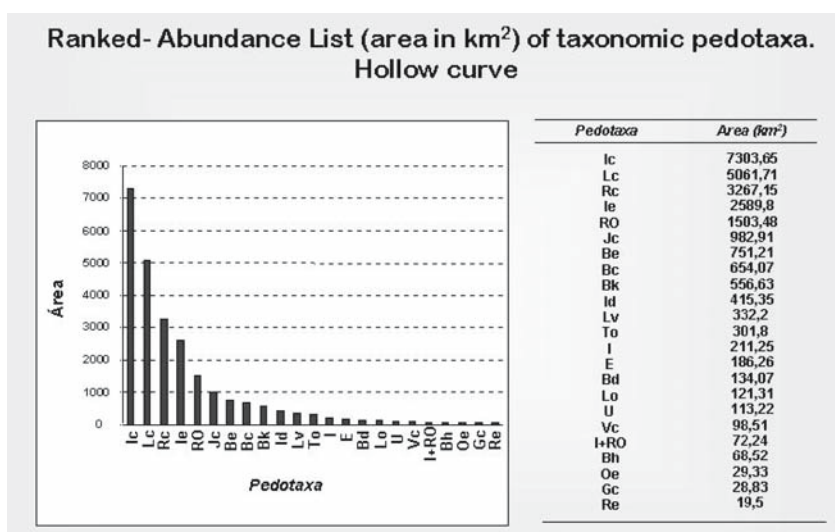


FIGURA 3: Las “Hollow curves” en el mundo edafológico (edafotaxa en las islas del Egeo)

Más recientemente se han propuesto otro tipo de modelos, incorrectamente denominados biológicos. Estos últimos pueden dividirse entre los modelos orientados a la partición de nicho y los que no lo son (Tokeshi 1993). De acuerdo con este autor, los modelos biológicos son más útiles que los mencionados con anterioridad (a los que denomina estadísticos) en lo que se refiere a la interpretación del ensamblaje de especies en comunidades. Sin embargo, nuestra opinión, así como la de algunos matemáticos que los han analizado (p. ej. J Caniego y F. San José de la ETSI Agrónomos, UPM) es que éstos sólo constituyen modelos de fragmentación de objetos, ya estudiados en el ámbito de las matemáticas, por lo que su "significación biológica" es tan cuestionable como la de los modelos estadísticos. Más aún, a menudo sus resultados pueden formalizarse igualmente mediante ciertos modelos de distribución estadísticos. Por otro lado, algunos ecólogos están haciendo uso de modelos de simulación con vistas a testar los modelos previos propuestos en la literatura. Finalmente, Frontier (1987) introdujo una familia de modelos a los cuales denomina de Zipf-Mandelbrot, previamente usados en contextos lingüísticos y socioeconómicos y posteriormente modificados por Mandelbrot con vistas al análisis fractal del contenido de información (Zip 1949, 1965, Mandelbrot 1975; 1977, 1982, Tokeshi 1993).

A pesar de que en la bibliografía se han detallado numerosos modelos de distribución de abundancia, la mayor parte de los trabajos publicados tan solo suelen tener en cuenta cuatro: series geométricas, logarítmicas, logaritmo normal y palo quebrado. Las razones son explicadas por Magurran (1988) y según esta autora existe un orden secuencial de estos modelos de menor (en las distribuciones geométricas unos pocos objetos son muy abundantes, mientras que la mayoría son muy infrecuentes o ocupan escasa extensión) a mayor (palo quebrado) grado de equitabi-

lidad de los datos. Las distribuciones logarítmica y normal logarítmica, se caracterizan por tener grados de equitabilidad intermedios entre las dos anteriores. De acuerdo al modelo de palo quebrado, el número o la extensión ocupada por cada taxa u objeto distinto estudiado se distribuiría de manera similar a un palo roto, aleatoria y simultáneamente en trozos de todos los tamaños (MacArthur y Wilson 1963, 1967).

Al representar los datos en los denominados gráficos de rango-abundancia (Figs 4 y 5; ver también resultados y discusión en el apartado de geodiversidad), las series geométricas y logarítmicas tienden hacia líneas rectas (Figs 6 y 7), mientras que las distribuciones logaritmo normales y de bastón roto (o palo quebrado) se comportan del mismo modo cuando los datos de los datos del rango, pero no los de abundancia han sido sometidos a una transformación logarítmica (Fig 8) (Whittaker, 1970, 1972, 1977; May 1975).

Mientras el análisis de los patrones de abundancia de las especies pueden, en teoría, ser estudiados en cualquier tipo de comunidad (Hughes 1986), estos sólo son relevantes si se pueden conocer *a priori* los cambios en los mencionados patrones asociados a las perturbaciones naturales o las degradaciones antrópicas. En otras palabras primero deben conocerse los modelos a los que se ajustan comunidades "verdaderamente" inalteradas, para posteriormente centrarse en los cambios debidos a las modificaciones mencionadas. Así, por ejemplo, May (1975, 1981) encuentra que la mayor parte de las comunidades inalteradas, la distribución de especies suele ajustarse con preferencia a la serie normal logarítmica. Sin embargo, las comunidades pobres en especies (primeros estadios de una sucesión ecológica) o sujetas a estrés, suelen ajustarse a las series con menor equitabilidad (logarítmica y geométrica). Lo mismo parece ser cierto para pequeñas muestras de comunidades extensas. De este modo el cambio de ajuste de una distribución lognormal a

otra geométrica o logarítmica ha sido utilizado como indicador indirecto de impactos ambientales (Gray, 1979, 1981, 1983; Gray y Mirza, 1979; Gray y Pearson, 1982). En el caso de las pequeñas muestras tomadas de extensos conjuntos de especies, el ajuste a las series geométricas y logarítmicas ha sido justificado por el modo de distribución espacial de los organismos vivos (Tokeshi 1993). En

efecto si los individuos de las especies se distribuyeran uniformemente o aleatoriamente a lo largo de una comunidad el ajuste debiera ser a una lognormal. Sin embargo este no suele ser el caso, sino que aparecen agrupados en lo que se denomina “distribuciones contagiosas”. Bajo estas circunstancias es donde las distribuciones menos equitativas desplazan también a las más equitativas.

**Ranked-Abundance List of the models and observed values
(Logarithmic scale)**

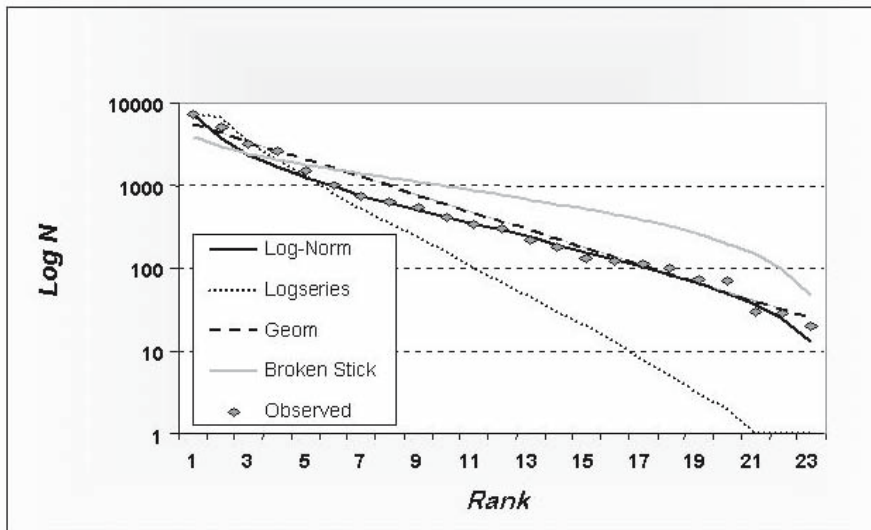


FIGURA 4. Representación Rango-Abundancia. Distribución de edafotaxa en las islas del Egeo

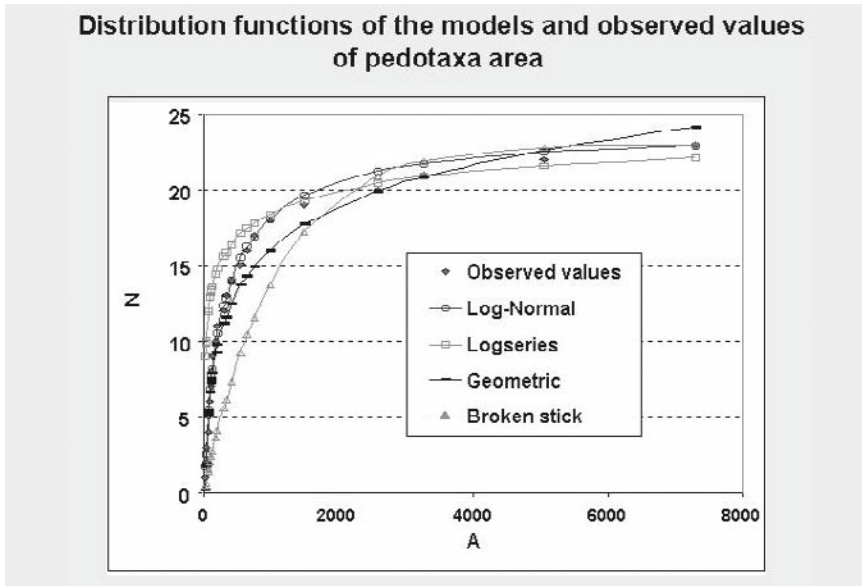


FIGURA 5. Representación de los datos de la figura 4 en un gráfico de funciones de distribución

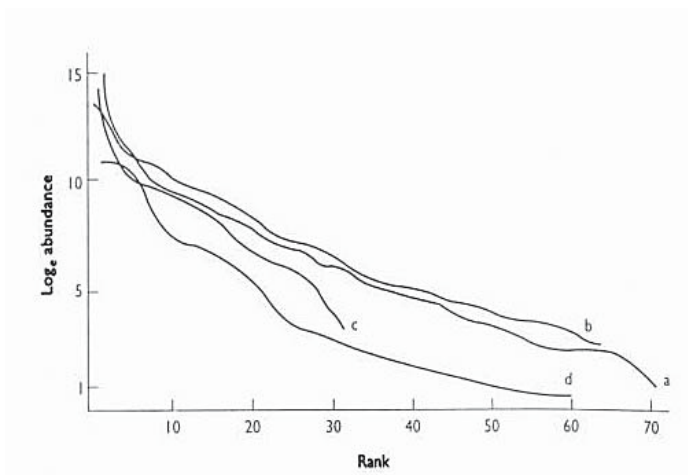


FIGURA 6. Tendencia de la representación en gráficos de rango-abundancia para comunidades marinas de peces

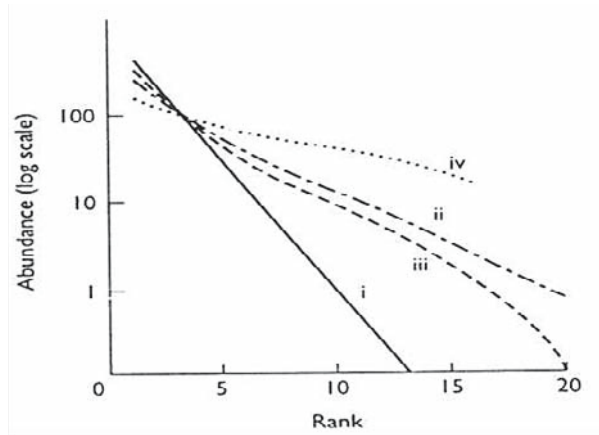


FIGURA 7. Representación en gráficos de rango-abundancia de las series: geométrica (i), logarítmica (ii), logaritmo-normal (iii) y el modelo de palo quebrado (iv)

Por otro lado, de los primeros comentarios del párrafo anterior se desprende la necesidad de (i) elaborar un inventario georreferenciado y (ii) monitorizar los cambios acaecidos en el tiempo. No es posible una buena monitorización sin un inventario previo. Mientras en los primeros estudios se trabajaba mayoritariamente sólo con inventarios, debido al tiempo requerido para la monitorización,

actualmente los responsables de las políticas científicas sólo desean invertir en ésta última, soslayando la necesidad de disponer de inventarios (p. ej. de biodiversidad y suelos). Se trata de un ejemplo de cómo las políticas científicas pueden ser una barrera para el avance del conocimiento científico a la par que despilfarradores de unos recursos financieros escasos.

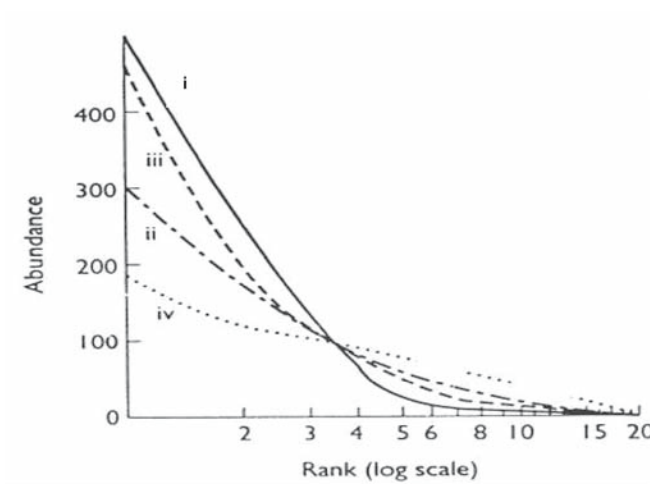


FIGURA 8. Gráfico de rango-abundancia con el rango en escala logarítmica. Serie: geométrica (i), serie logarítmica (ii), distribución logaritmo-normal (iii) y modelo de palo quebrado (iv)

En el apartado siguiente se detallarán las características de diferentes modelos de distribución de abundancia (ADMs), y se abordará su proyección actual en ecología. Seguidamente, en otro apartado, se presentarán ejemplos de su aplicación a ejemplos edafológicos concretos (p. ej. Las Islas Británicas y del Egeo, así como a la Península Ibérica). En otro apartado, se esbozarán ciertas consideraciones sobre la posible huella de estructuras fractales (p. ej. la ubicuidad del exponente $z=0.25$ de las denominadas curvas especies-área o SPARs).

Series Geométricas

Si suponemos que el primer *taxa* ocupa una fracción (K) de un hábitat previamente vacío, y los siguientes *taxa* colonizan secuencialmente la misma fracción K del espacio restante dejado por las anteriores, hasta terminar por colmatarlo, en un gráfico de rango abundancia obtenemos la línea recta que corresponde a una serie geométrica, tal como mostró Motoruma en 1932. Este modelo también ha sido denominado hipótesis de “apropiación” o “relleno” del nicho (niche-pre-emption hypothesis). El modelo fue muy utilizado en la descripción

de la diversidad de plantas vasculares en los ambientes templados (McNaughton y Wolf 1970; Whittaker, 1970, 1972). May (1975) muestra que la aproximación de Odum *et al.* (1960), que expresa los resultados en términos del número de especies y sus respectivas abundancias (Fig. 9) en lugar de utilizar un gráfico de rango-abundancia, da lugar al mismo modelo de distribución.

Series logarítmicas (o logseries)

Originalmente propuestas por Fisher (Fisher *et al.* 1943), como una de las mejores distribuciones para describir la abundancia de las especies, ha sido posteriormente criticada por la ausencia de bases biológicas (teoría) en lo concerniente a la interacción de las especies (Kempston y Taylor 1974; May 1975). Al principio fue ampliamente aceptada, debido a que la abundancia en el reino animal, especialmente de insectos, se ajustaba bastante bien a este modelo, cuando se representaba en gráficos de rango-abundancia. Las especies, estarían alineadas de mayor a menos abundancia, siguiendo la siguiente serie:

$$\alpha x, \alpha x^2/2, \alpha x^3/3$$

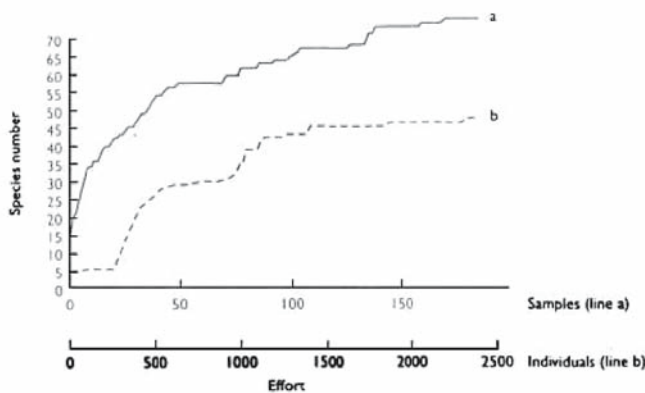


FIGURA 9. Representación de la serie geométrica en un gráfico de especies-abundancia

Cabe señalar que α también a sido propuesta por diversos autores como índice de diversidad (Magurran 1988). Las logseries también podrían considerarse como una aproximación adecuada a las distribuciones de tipo gamma, de máxima varianza, poco utilizadas en los estudios de biodiversidad y de las cuales la binomial negativa es una de las más conocidas (Kempton y Taylor 1974). Los modelos de tipo gamma suelen aparecer como resultado de fenómenos en los que interaccionan dos procesos distintos. May (1975) sugiere que las series geométricas, o lo que es lo mismo, la hipótesis de “apropiación” de nicho, se adaptan a situaciones en las que el hábitat se va rellenando secuencialmente, suponiendo que las especies alcanzaran dicho hábitat a intervalos uniformes de tiempo: Por el contrario, la aparición de las logseries tendría lugar cuando las mencionadas especies llegaran a intervalos de tiempo irregulares, o mejor dicho al azar. (Boswell y Patil 1971). Como ya se ha indicado serie se aproxima a una línea recta, al representarse en un gráfico de rango-abundancia (Fig. 7). En términos más formales, la relación entre el número de especies S y el de individuos N puede expresarse mediante la siguiente ecuación:

$$S = \alpha \log_e [1 + N/\alpha],$$

en donde, como ya comentamos α puede considerarse como un índice de diversidad. Alternativamente, si se hace más énfasis en el parámetro de muestreo X , el número esperado de especies en una muestra de N individuos, S_N , puede obtenerse a partir de la siguiente expresión:

$$\alpha X^N / N$$

Williams (1947, 1964) elaboró una tabla y un gráfico con vistas a estimar α , partiendo del número total de especies e individuos recolectados (obviamente en aquella época no se disponía de computadores).

Distribución logaritmo-normal (Lognormal)

Preston (1948) sugirió que las distribuciones logaritmo-normales eran las que mejor explicaban las pautas de distribución de abundancia de las especies, bajo las siguientes premisas: (i) que los individuos se distribuyeran entre las especies normalmente (es decir según una campana de Gauss) y (ii) que el crecimiento de las poblaciones fuera geométrico (ver también Williams, 1964). May (1975) detalla el conjunto de “razones” biológicas por las que las distribuciones logaritmo-normales pueden aplicarse tanto a comunidades en equilibrio como a otras oportunistas. Preston (1948, 1960, 1962a y 1962b) analizó el ajuste de numerosos muestreos, confeccionando gráficos cartesianos en los cuales se representaban las frecuencias de las especies frente a sus respectivas clases de abundancia en escala logarítmica (Fig. 10). Este autor hizo uso de los logaritmos en base 2, de tal modo que cada clase u “octava” significaba una duplicación del tamaño de la población. En este tipo de gráfico, la abundancia de las especies en el pico de la curva corresponde a la moda de la distribución (N_0) mientras que las “octavas” (R) se calculan mediante la siguiente expresión matemática:

$$R_i = \text{Log}_2 (N_i / N_0)$$

Preston señaló que el tamaño de la muestra suele ser demasiado pequeño para detectar las especies que debieran aparecer en las octavas, que incluirían las especies más raras. Mas concretamente Preston comentaba que tales especies quedaban ocultas tras la “línea de velo”. En otras palabras, lo más normal es que los muestreos sólo recogieran aquellas especies que se sitúen a la derecha de la línea de velo. En la Fig. 10, puede observarse que, si la línea de velo alcanza N_0 o cualquiera de las octavas de signo positivo, la curva se aproxima a una línea recta como se muestra en la Fig. 8, con los ejes invertidos. Pero si los

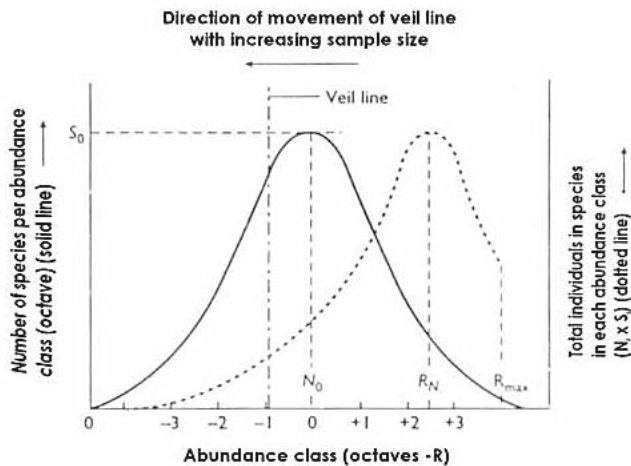


FIGURA 10. Representación de la serie logaritmo-normal en un gráfico de especies-abundancia

muestreos fueran lo suficientemente intensos, como expuso Southwood (1996) para los *Heteroptera*, se aprecia una curva en campana bastante completa, siendo las clases menos abundantes (singletons) las que corresponden a las especies denominadas “vagabundas”, “turistas” u “ocasionales”, según las preferencias de vocabulario. Preston reconoció que los gráficos de individuos agrupados por clase frente a las clases de abundancia (línea discontinua de la Fig. 10) podrían no describir la curva de campana completa, sino que quedaría truncada en su cresta la denominada “condición canónica”. En estas condiciones, $R_N = R_{max}$ (Fig. 10). Dicho de otro modo, según Preston, la distribución logaritmo-normal truncada finaliza en la mencionada cresta (a diferencia de lo que puede observarse en la Fig 10), y dificulta el ajuste de los datos. No obstante, tanto Bullock (1971) como Gage y Tett (1973) si lo consiguieron. Kempton y Taylor (1974) y Bulmer (1974) mostraron que el problema es más fácil de abordar si, como en las distribuciones logaritmo-normales de Poisson, se abordan los parámetros S_{obs} y σ^2 (la varianza). Como Preston (1948)

determinó, la constante de dispersión puede hallarse mediante la siguiente expresión:

$$a = (2\sigma^2)^{-\frac{1}{2}}$$

en la que α es independiente del tamaño muestral. En este sentido, una razón estadística muy útil resulta ser:

$$a = \frac{R_N}{R_{max}} = \frac{\ln 2}{2a(\ln S_{obs})^{\frac{1}{2}}}$$

Preston (1962) analizó una amplia cantidad de datos (en una época en la que no se disponía de los potentes ordenadores actuales) y comprobó que, para grandes valores de S_{obs} , por término general se cumplía que $\gamma \approx 1$. Del mismo modo, y bajo idénticas circunstancias (S_{obs} altos), Hutchison (1953) había observado que, en la mayoría de los casos, $a \approx 0.2$. Una explicación plausible de estos resultados fue aportada posteriormente por May (1975). En consecuencia los datos parecían ajustarse preferentemente a un tipo muy concreto de distribución logaritmo-nor-

mal, denominada canónica truncada. Todos estos desarrollos matemáticos son actualmente conocidos bajo la denominación de Teoría Lognormal (Rosenzweig 1998, 1999).

Modelo de palo quebrado de MacArthur (MacArthur's broken stick model)

Al desarrollar un análisis teórico de cómo un nicho ecológico evoluciona mediante un proceso de fragmentación, que también podría aplicarse a una superficie del modelado terrestre que, partiendo de unos sedimentos jóvenes, más o menos homogéneos en su composición, da lugar a distintos *edafotaxa* según avanza la edafogénesis, MacArthur (1957, 1960, 1964, 1965) postuló tres diferentes modelos. Uno de ellos fue el que recibió más atención y se le denomina "broken stick model" (traducido al castellano como palo quebrado, vara quebrada, bastón roto, etc.). Este asume que el nicho se divide como un palo que se fragmenta simultáneamente al azar en piezas de todos los tamaños. La abundancia del trozo más frecuente (especie, *edafotaxa* o cualquier otra categoría) puede obtenerse mediante la siguiente expresión:

$$N_i = \frac{N_T}{S_{obs}} \sum_{n=i}^{S_{obs}} \frac{1}{n}$$

La estructura matemática del modelo fue investigada posteriormente por Webb (1974). Este modelo da lugar a una distribución de abundancia de especies más equitativa que en los descritos anteriormente. La distribución sólo presenta un parámetro (S_{obs}). Una razón habitualmente calculada en los estudios faunísticos es f , la cual puede definirse como el número total de individuos (N_T) dividido por la abundancia de la especie menos frecuente. Del algoritmo anterior se desprende que en el modelo de MacArthur tal razón correspondería a N_T/N_{obs} y, como May (1975) mostró poco después, $f = S_{obs}^2$. Ibáñez *et al.* (1998a) muestran como la fragmentación de la edafosfera a escala global en diferentes tipos de *edafotaxa*, de acuerdo a las Claves

de Suelos de la FAO (1971/1981), se ajusta al 100% a este modelo.

Los problemas de los Modelos de Distribución de Abundancia (DAMs)

Ibáñez *et al.* (2001a) resumen las principales limitaciones de los modelos de distribución de abundancia descritos en ecología y edafología. Estas serían: (i) la anarquía metodológica existente a la hora de organizar y ajustar los datos brutos a los distintos modelos propuestos (May 1975; Tokeshi 1993); (ii) la enorme disparidad y las notables deficiencias en los diseños de muestreo, que dificultan la comparación de resultados y, por tanto, la detección de regularidades (Tokeshi 1993); (iii) en pocas investigaciones se han probado simultáneamente las distintas distribuciones propuestas en la literatura; (iv) generalmente la elección de los modelos a ensayar varía según las épocas, ya que está condicionada por teorías de moda y los criterios de autoridad del "establishment;" (v) la dificultad de las pruebas de bondad de ajuste a la hora de detectar cuales son los modelos que mejor se adaptan a los datos (Magurran 1988); (vi) establecer que modelos deberían utilizarse, en función del tamaño muestral y las características de los datos; (vii) la falta de criterios para delimitar en el espacio y el tiempo las entidades analizadas (Tokeshi 1993); (viii) la existencia de modelos potenciales de distribución que se ajusten mejor a los datos que los utilizados hasta la fecha; (ix) el hecho de que los modelos de distribución de abundancia a los que se ajustan los datos, varían con la intensidad del muestreo, el tiempo de observación o el área considerada, para entidades cuya delimitación espacial es inherentemente ambigua (May 1975; Tokeshi 1993; Rosenzweig 1995, 1998, 1999).

Debido a la confusión que existe en la bibliografía sobre los modelos de distribución de abundancia, comenzamos a reexaminar el contenido de las publicaciones sobre el tema según su cronología. En realidad,

como en el caso de los índices de diversidad, las conclusiones que pueden extraerse de este ejercicio intelectual pertenecen más al campo de la sociología de la ciencia, que a ésta última. Es imposible detallar aquí toda su historia. Tan sólo se harán unos breves comentarios.

En primer lugar, existen dudas razonables de que buscar una “significación biológica” a los modelos haya sido una actitud fructífera. Los escenarios se ajustan a unos modelos o no. La significación biológica, que en un momento dado parece improbable o se desconoce, puede resultar más plausible tiempo después. Por estas razones modelos que al principio resultaron rechazados fueron aceptados con posterioridad. Así por ejemplo, el ajuste a una potencial era descartado debido a su falta de “sentido biológico”. Pero con la emergencia de la geometría fractal comenzaron a encontrarse explicaciones plausibles a esta distribución.

Por otro lado, las dificultades de cálculo de los primeros tiempos, debido a la ausencia de computadores, sesgaron los modelos analizados. Del mismo modo el peso de las diversas escuelas “invisibles” (o criterios de autoridad) han condicionado a lo largo de la historia las preferencias de los especialistas. Más aún, la inercia histórica se ha traducido en que sólo se tuvieron en cuenta ciertos modelos de distribución, entre todos los existentes en la literatura matemática. Así, si seleccionamos un conjunto determinado de datos que aparecen en la bibliografía y utilizamos programas informáticos actuales sobre modelos de distribución, al ajustar esos datos se comprobará que, generalmente, suele haber una o más distribuciones que se ajustan mejor que las que los autores daban por válidas en su momento. Por ello es muy común que datos que parecían ajustarse a una distribución logaritmo-normal, a una serie geométrica o a una logarítmica, se ajusten mejor a una potencial o al modelo Weibull. Finalmente hay que advertir que los mismos

datos pueden ajustarse a diferentes distribuciones según los programas informáticos empleados, los test de bondad de ajuste escogidos, la agrupación de los datos brutos en clases, o según la base logarítmica utilizada.

A pesar de todas estas dificultades nadie debe dudar que resulta necesario analizar a que modelos de distribución se ajustan unos datos. El problema es que un buen ajuste requiere una cantidad de datos que es inusual en la mayoría de los muestreos realizados hasta la fecha y recogido en las diferentes publicaciones. En consecuencia los resultados de los ajustes a modelos de distribución deben ser interpretados con suma precaución.

Diversidades α , β y λ

En función de la escala utilizada es posible distinguir entre varios tipos de diversidad. Whittaker (1972,1977) (ver también las ligeras modificaciones propuestas por Southwood y Henderson 2000) distingue cuatro tipos distintos: (i) diversidad puntual o α (que correspondería a la parcela de muestreo representativa de una comunidad o habitat y edafológicamente a un polipedión), (ii) diversidad β (p ej. biocenosis, asociaciones de suelos o geoformas), (iii) diversidad γ (ecosistemas y asociaciones de suelos en un paisaje) y (iv) diversidad ϵ (diversidades de tipo regional). La diversidad de tipo ϵ correspondería pues a la interacción de las diversidades precedentes.

En la bibliografía ecológica se denomina diversidad β a cualquier algoritmo que sirva para estimar la distancia o su opuesto, la similitud, entre dos entidades espaciales cualesquiera (paisajes de suelos, biocenosis etc.) en función de los objetos que las integran (especies biológicas, *edafotaxa*) [ver Tabla 1, adaptada al tema de la edafodiversidad]. Con tal motivo se ha propuesto una gran cantidad de algoritmos distintos (Magurran 1988). Sin embargo, cuando se habla de biodiversidad no suele tenerse en cuenta la diversidad β . Además, hay que mencionar que algunos autores restringen el concepto de diversidad

β a una medida de la tasa y extensión de los cambios en la composición de especies que ocurren a lo largo de un gradiente, al pasar de unos hábitats a otros

TABLA 1. Ejemplo de aplicación de las diversidades de escala y diversidades β en el ámbito de la cartografía de suelos, a escala 1:250.000 (Ibáñez *et al.* 1997)

Estructura del paisaje	Jerarquía de unidades cartográficas de suelos	Escala	Diversidad de escalas	β diversidad
Micro-hábitat	polipedón	(10^4 - 10^1 ha)	Diversidad puntual	Diversidad entre pedones
Hábitat	unidades de mapeo menores	(10^2 - 10^3 ha)	Diversidad α	Diversidad entre unidades de mapeo
Paisaje	unidades de mapeo mayores	(10^4 - 10^5 ha)	Diversidad γ	Diversidad ínter paisajística
Región	región de suelos	($\geq 10^6$ ha)	Diversidad ϵ	Diversidad interregional

Existen relaciones implícitas entre estos estudios y los análisis de variabilidad espacial mediante técnicas geoestadísticas. Así, por ejemplo, suele ser muy frecuente que la varianza incremente con el logaritmo de la distancia (McBratney 1995). Ciertos trabajos parecen demostrar que un aumento del área muestral va acompañado de un cambio en los modelos de distribución, de tal modo que incrementan su equitabilidad (p. ej. de las series geométricas y logarítmicas suelen cambiar a logaritmo-normales o distribuciones de palo quebrado). Esto parece ser cierto tanto para la biodiversidad, como para ciertas estructuras abióticas (Magurran 1988; Ibáñez *et al.* 1995a, 1998a). Como ya comentamos anteriormente, los estudios sobre la diversidad de las estructuras abióticas del paisaje (que denominaremos geodiversidad) apenas se han abordado. ¿Existen elementos comunes entre biodiversidad y geodiversidad?

LA DIVERSIDAD EN EL ESPACIO Y EL TIEMPO

Relaciones especies-área (SPARs) y la teoría de la biogeografía insular

El tema de las relaciones entre el número de especies y el tamaño del área muestreada, también conocido en la literatura anglosajona

como *curva especies-área* (SPARs) es una de las líneas de investigación que más interés ha despertado en los estudios sobre diversidad (Miller y Wiegert 1989; Durrett y Levin 1996). Tales relaciones han sido utilizadas para estimar las dimensiones mínimas requeridas en el análisis de las comunidades biológicas y para determinar áreas óptimas de reservas naturales. Sin embargo, al margen de la riqueza, otros índices de diversidad han sido poco estudiados en relación con el área. En líneas generales, los resultados obtenidos hasta el momento parecen demostrar que al incrementar el tamaño del área diez veces se duplica el número de especies. Es decir se presentan funciones potenciales o de escala (MacArthur y Wilson 1967). Estos últimos autores proponen el siguiente algoritmo:

$$S = C \cdot A^z$$

donde *S* es la riqueza, *A* el área muestreada, *C* una constante empírica y *z* la pendiente de la curva que se obtiene al representar gráficamente el logaritmo del número de especies de una muestra frente a su tamaño. *C* y *z* varían de un grupo taxonómico a otro (p. ej. aves o plantas vasculares) y de un área geográfica a otra. El valor de *z* para el conjunto de la fauna mundial oscila, según el taxón, entre

0.15 y 0.35 (Wilson 1992). Cuanto menor es la estimación de z más disminuye el número de especies al reducirse el área. Los altos valores de z también parecen correlacionarse positivamente con la heterogeneidad topográfica del área (Pianka 1983). Probablemente, en muchas ocasiones, el área en sí misma sea menos importante que la “variedad” del modelado terrestre u otros factores del medio. Debe tenerse en cuenta que, al incrementarse el área suelen aparecer nuevos tipos de litologías estilos fisiográficos, tipos de suelos, micro y meso climas, etc. En cualquier caso, dado que al representar el logaritmo de S frente al logaritmo de A los datos se ajustan a una recta, sea cual fuere la escala espacial estudiada (Huggett 1995, Roszenweigh 1995, 1998), esta circunstancia sugiere que al menos algunas de las relaciones pudieran ser de naturaleza fractal (la pendiente de tales rectas es igual a $1 - D$, siendo D la dimensión fractal) (Sugihara y May 1990).

Sin embargo, como también ocurrirá en las relaciones especies-tiempo, vuelve a aparecer el tema de los modelos de distribución y, como corolario, el tipo de problemas mencionado en el apartado anterior. Hagamos pues un poco de historia.

La teoría de la biogeografía insular [Theory of Island Biogeography] (McArthur y Wilson 1963, 1967) parte de la premisa de que el número de especies que residen en una isla (o en un hábitat aislado) es el producto de un equilibrio entre las tasas de extinción y migración de especies que ocurren en ella. El objetivo de la teoría consiste en explicar la dependencia del número de especies respecto a aquellos factores ambientales que lo condicionan (p. ej. el área, la proximidad y magnitud de las áreas fuentes de donde proceden las especies, que en el caso de un sistema insular podría ser la distancia al continente más cercano).

Entre otras predicciones de esta teoría nos interesan especialmente dos: (i) que el patrón de distribución de abundancia más ubicuo,

tanto en las islas como en los continentes, es la distribución normal logarítmica, canónica truncada (McArthur y Wilson, 1965, 1967; May, 1975), y (ii) que el incremento del número de especies con el área se debe ajustar a una ley potencial (p. ej. MacArthur y Wilson 1967; May 1975, Auerbach y Shmida 1987, Williamson 1981, Rosenzweig 1995, 1998).

En la práctica, los datos requeridos para corroborar la teoría son bastante difíciles de obtener. Si bien es cierto que los primeros estudios realizados para comprobar la validez de la teoría ofrecieron evidencias empíricas que la respaldaban, también es cierto que posteriormente fueron detectándose, especialmente durante las décadas de los 80 y 90, anomalías que suscitaban críticas y un interminable debate que incluía su modificación o rechazo definitivo (para comprobar la naturaleza del debate y las distintas posturas pueden consultarse entre otras las contribuciones de Simberloff 1976; Auerbach y Shmida 1987; Rosenzweig 1995, 1998, 1999; Gaston y Williams 1996, O'Neill, 2000). Al margen de estas controversias, muchos ecólogos consideran que existe un “impresionante cuerpo de evidencias empíricas” que sustenta la validez de sus principios, ecuaciones y predicciones (O'Neill, 2000). Las investigaciones y debates más recientes se centran sobre varias premisas interrelacionadas, tales como procesos estocásticos, dinámica de parches o fragmentos, dinámica de rutas, estados de equilibrio vs estados de no equilibrio y diversidad de hábitat.

Aunque la teoría fue originalmente propuesta para explicar los patrones de biodiversidad en sistemas insulares (tanto para las denominadas islas “oceánicas” –de origen volcánico– como para las de naturaleza continental, separadas de los continentes por las subidas del nivel del mar), también ha dado resultados satisfactorios para “islas” o “parches” de fragmentos de bosques en “un mar” de tierras agrícolas, charcas, cuevas, comunidades relictas de origen glaciar en las

cimas montañosas, etc. (Coleman *et al.* 1982; Rosenzweig 1995).

De hecho, las condiciones de equilibrio asumida por los autores de la teoría para obtener distribuciones logaritmo-normales requieren ser corroboradas. Cada vez existen más evidencias de que tanto las comunidades, como los paisajes de suelos y los geomorfológicos, por ejemplo, suelen encontrarse permanentemente alejados del equilibrio termodinámico. Un problema de esta teoría estriba en que las distribuciones logaritmo-normales suelen requerir la existencia de grandes y heterogéneos ensamblajes de especies. Sin embargo esto no significa que en la naturaleza puedan aparecer pequeñas comunidades, con un número relativamente escaso de especies. Unas situaciones y otras son igualmente posibles. Sin embargo la teoría de la biogeografía insular tan solo es aplicable a las primeras por definición. Sería ilógico pensar que, aun en el caso de que se diera el mencionado equilibrio (hay muchas evidencias en contra) tan solo las comunidades grandes lo alcanzaran (Tokashi 1993). Del mismo modo, el ajuste a los modelos geométrico y logarítmico de las comunidades sometidas a estrés (Stenseth 1979), pudiera no ser tan ubicuo como se pensó en un primer momento. En consecuencia resulta un poco ingenuo plantear la cuestión como una correspondencia uno a uno de estas relaciones y reconsiderar otras posibilidades.

Finalmente cabe señalar que numerosos ecólogos consideran que la Teoría de MacArthur y Wilson es corroborada simplemente cuando los datos se ajustan a una distribución potencial, y que en el caso de las islas este debe tener un exponente $z = 0.25$. Ibáñez *et al.* (2001a) constatan como las relaciones *edafotaxa*-área en sistemas insulares se ajustan a esta distribución con el exponente mencionado, sin embargo los suelos no emigran o se extinguen y, que nosotros sepamos, la composición y diversidad de los suelos de estas unidades geográficas

no depende de su distancia a los continentes más próximos.

Las curvas especies-área –SPARs- y la teoría lognormal

Ya desde principios de siglo los botánicos percibieron que el número de especies tiende a incrementarse conforme lo hace el área muestreada (Arrhenius 1921, 1923; Gleason 1922, 1925, Cain 1938). Sin embargo resulta más difícil averiguar como varía la importancia relativa de los procesos implicados y como éstos cambian de acuerdo a la escala de observación (Shmida y Wilson, 1985).

Para Tokeshi (1993) los mecanismos subyacentes a las relaciones especies-área o “SPARs” son, como mínimo, oscuros y pueden incluir: (i) la heterogeneidad del habitat, ya que cuanto mayor es el área es también mayor es el número de microhabitats y, como corolario el de las especies albergadas en ellos (Bell *et al.* 1991); (ii) susceptibilidad a la extinción (al incrementar el área también lo hacen las poblaciones, reduciéndose las probabilidades de las extinciones locales); y (iii) susceptibilidad a la inmigración (las áreas con superficies más extensas reciben un mayor número de inmigrantes de las áreas colindantes que las nutren. Sin embargo, Connor y McCoy (1979) propusieron el mecanismo denominado “muestreo pasivo” como razón fundamental, ya que al aumentar la superficie muestreada se recolectan más especies, como una mera consecuencia del proceso de muestreo. En consecuencia, esta última alternativa carece de significación biológica y podría ser responsable también del incremento de la diversidad de otros recursos (p. ej. de *edafotaxa*). Sin embargo las cosas no parecen ser tan sencillas, por cuanto el muestreo pasivo ni elude ni puede refutar los anteriores, que también son bastante razonables (Tokeshi 1993). Siguiendo este hilo argumental Tokeshi rechaza que para corroborar o refutar el origen biológico de las SPARs deba hacerse uso del muestreo

pasivo como hipótesis nula, tal como propusieron Connor y McCoy (1979). Se han realizado muy pocos estudios en los que se hayan analizado todos estos factores simultáneamente. Por otro lado, resulta más lógico pensar que sea la interacción de los factores previamente mencionados, actuando simultáneamente, pero con distinta intensidad según las comunidades, taxa, ambientes y escalas, la que determina los resultados obtenidos en las SPARs (Williamson 1988, Tokeshi 1993). Sin embargo, el que obtengamos las mismas SPARs al analizar la diversidad de los suelos, pone otra vez en entredicho la continua búsqueda de mecanismos biológicos que realizan los ecólogos a la hora de teorizar sobre este proceso. Geología, suelos, modelado terrestre, clima, etc. son factores interrelacionados que no pueden descartarse. Incluso en ciertos casos, como las Islas Canarias, bajo todos ellos subyace la dinámica de la tectónica de placas como mecanismo más plausible que da cuenta de la SPARs (Ibáñez *et al.*, pendiente de publicación).

La relación o relaciones matemáticas exactas que vinculan las especies S con el área A , suponiendo que el resto de los factores determinantes posibles, tales como la localización geográfica y la distancia a las fuentes de donde proceden los inmigrantes, puedan permanecer constantes, lo cual es difícil de demostrar, siguen siendo materia de debate (Johnson y Raven 1973; Connor y Simberloff 1978; Gilbert 1980; McGuinness 1984; Williamson 1988). En principio, la mencionada relación podría ser expresada mediante dos ecuaciones diferentes. Una de ellas es una curva exponencial logarítmica $S = a \ln [1 + bN]$ (Hopkins, 1955) y puede acaecer bajo la suposición de que los individuos recolectados en una región o área concreta, constituyen una muestra al azar de una población mayor (Preston, 1969). Gleason fue el primero en proponerla (Gleason 1922, 1925) con la siguiente formalización:

$$S = G + K \log A$$

[o en la nomenclatura de May (1975)]

$$S = \alpha \text{ Log } A]$$

en donde K , G o α son constantes positivas. Sin embargo la más popular, o la que cuenta con más adeptos y ha recibido más respaldo en la literatura científica, es la que refiere que el logaritmo de S es proporcional al logaritmo del área más una constante. En otras palabras, S es proporcional a la potencia de A (Preston 1960, 1962a, 1962b; Kilburn 1963, 1966; MacArthur y Wilson, 1967; May 1975; Schoener 1976; Claridge y Wilson 1978; Connor y McCoy 1979; Coleman 1981; Sugihara 1981; Lawton y MacGarvin 1986; Williamson 1988) y puede expresarse como:

$$S = cA^z \quad \text{ó} \quad \ln S = \log c + z \ln A$$

en donde c y z son constantes positivas, igual que en la ecuación exponencial logarítmica. Esta ecuación fue ya propuesta a principios de siglo por Arrhenius (Arrhenius 1921, 1923). Las observaciones de campo sirven para determinar los parámetros c y z , mediante un análisis de regresión lineal de la ecuación potencial en su expresión logarítmica, aunque lamentablemente solo suele determinarse z , por lo que Gould (1979) se lamenta de la falta de atención que se ha prestado al parámetro c . El mayor énfasis a la hora de interpretar los resultados ha consistido en argumentar las razones de porqué z cambia en función del grupo taxonómico estudiado y del grado de aislamiento del área estudiada.

Se ha escrito *ad nauseam* sobre los valores de z , que es la pendiente de la recta de regresión entre el $\ln S$ y el $\ln A$. En el caso de las islas la relación entre el $\ln S$ y el $\ln A$ no da lugar exactamente a una recta, al asumir que el modelo de distribución de abundancia subyacente es una expresión lognormal canónica ($\gamma = 1$). La regresión lineal puede sobre estimar ligeramente las expectativas teóricas y, por ejemplo, para Preston (1962b)

$z = 0.262$ y para McArthur y Wilson (1967) $z = 0.263$, mientras que según May (1975) el valor exacto de la asíntota debería ser teóricamente 0.25 (May, 1975). Pensamos que se trata de una discusión bizantina por cuanto (i) como ya se ha mencionado no suele disponerse de datos suficientes (ii) los muestreos siempre son aproximaciones que no permiten llegar a discernir cifras al nivel de una centésima y (iii) la mayor parte de los expertos consideran que los datos corroboran la teoría cuando se obtienen valores de z entre 0.2-0.4 (Preston 1962b: McArthur y Wilson 1963; 1967; May 1975). Estas circunstancias indujeron a Connor y McCoy (1979) a sugerir que no podría descartarse que los valores fueran el resultado de artefactos matemáticos. Posteriormente Sugihara (1981) ofreció pruebas para refutar esta aseveración. Es materia de duda si el estrecho rango que z alcanza en los sistemas insulares posee alguna significación biológica. En cualquier caso, los valores de este parámetro en los continentes son casi siempre sensiblemente menores (Roszenweigh 1995, 1998). Y esto es lo que resulta más intrigante, a nuestro modo de ver.

May (1975) observa que los argumentos de Preston a favor de la ecuación potencial y los rangos de valores detectados para el parámetro z en poblaciones con un gran número de especies e individuos requerirían un modelo de distribución de abundancia logaritmo-normal canónico o simplemente logaritmo-normal, es decir sin la premisa de canonicidad suministrada por el valor del parámetro " γ " (al menos si γ está en la horquilla 0.6-1.70) y asumiendo que este permanece constante entre las islas consideradas.

Como ya se ha indicado anteriormente, mientras las comunidades compuestas por un gran número de individuos y especies suelen ajustarse a un modelo logaritmo-normal, las submuestras pequeñas de dichas comunidades, las de escaso tamaño y las que están sujetas a estrés ambiental, suelen hacerlo a

las series logarítmicas, en las cuales la clase modal (la más abundante) corresponde las especies que cuentan con un solo individuo (Fisher *et al.*, 1943, Williams 1947, 1964). Cuando trasladamos este modelo de distribución de abundancia adimensional a una curva especies-área, encontramos que las áreas pequeñas sostienen una sobreabundancia de especies (Coleman *et al.* 1982). Resumiendo, mientras Fisher *et al.* (1943) y Williams (1947) sostiene que la expresión logarítmica de las SPARs es el resultado de una distribución de abundancia logarítmica, bajo la premisa de que el incremento del tamaño de la población con la superficie muestreada del hábitat se escala linealmente, Preston (1962a,b), MacArthur y Wilson (1967) y May (1975) demuestran que la distribución logaritmo-normal canónica, bajo la misma asunción de linealidad, da lugar a una SPARs que se ajusta generalmente a una ecuación potencial. Por tanto las últimas han sido consideradas como las más universales y son, a su vez las más ampliamente aceptadas por la comunidad científica (ver Connor y McCoy, 1979; Sugihara, 1981). Además es frecuente que las muestras pequeñas se ajusten simultáneamente a los dos modelos de SPARs mencionados o a la distribución geométrica (Taylor 1978; May 1975; Routledge 1980, Coleman *et al.* 1982; Tokeshi, 1993. Merece la pena mencionar que muchos de estos autores consideran que el modelo de distribución de abundancia logarítmico corresponde, de hecho, a una manifestación real de las series geométricas que deberían darse en teoría. Ambos son parecidos y poco equitables.

Sin embargo, a nuestro modo de ver, resulta curioso un hecho que solo suele aparecer en la literatura sobre fractales. Se trata de que, en la práctica, cuando unos datos se ajustan bien a una distribución logaritmo-normal, usualmente también lo hacen a una ley potencial. (Korvin 1992; Ibáñez *et al.* 1999). ¿Cómo discernir entonces entre ambas?. No hay respuesta hasta el momento,

si se soslayan las embarazosas interpretaciones biológicas.

Por otro lado, también resulta imperativo señalar que el ajuste de las SPARs a una ley potencial o a una función de tipo exponencial, como son las series logarítmicas, no implica necesariamente que el ensamblaje de las especies en un modelo de distribución de abundancia obedezca a una logaritmo-normal o a una logarítmica respectivamente. No hay argumentos matemáticos ni evidencias empíricas suficientes para postular una correspondencia biunívoca de este tipo. (Connor y McCoy 1979).

Las Curvas especies-tiempo o SPTIs

Preston (1960), a partir de evidencias empíricas, propone que en realidad las variables tiempo y espacio son intercambiables. Por lo tanto el número de especies recolectados al incrementar el área muestreada o el tiempo de duración de un muestreo (de hecho una monitorización) dan lugar al mismo tipo de curvas o modelos de distribución. Por estas razones, diversos ecólogos hablan de curvas especies-tiempo o SPITs- (Rosenzweig 1998), mientras que la posibilidad de intercambiar tiempo y espacio recibe el termino de *conjetura ergódica* (Rosenzweig 1998).

Existen muchos menos estudios y evidencias sobre este aspecto por lo que la conjetura ergódica y las SPITs permanecen como meras hipótesis. Rosenzweig (1995, 1998, 1999) acumula evidencias, pero en la mayoría de los casos trabaja con datos del registro fósil y este hecho acarrea numerosas dificultades que no son posibles detallar aquí.

Años antes de que se publicara el índice de Shannon, el conocido matemático Volterra (1937, en Margalef 1996) propuso el siguiente algoritmo:

$$A = \int_{\infty}^{\infty} \sum_{i=1}^{\infty} (a_i \cdot n_i \cdot \log N_i) dt$$

Como puede observarse, ésta expresión es muy similar a la propuesta por Shannon,

con la excepción de que integra el valor de la diversidad para un periodo de tiempo determinado. Así, por ejemplo, el intervalo temporal podría ser un ciclo anual. Si esto fuera así, la ecuación nos daría el valor de la diversidad de especies, no de un inventario realizado en un espacio concreto y en un momento determinado, sino a lo largo de todo el ciclo anual, con independencia de que las especies estén presentes o no sincrónicamente (p. ej. plantas vasculares anuales que germinan, crecen y mueren en distintas estaciones, o especies de aves migratorias que anidan en una misma región pero que no cohabitan al mismo tiempo). Si se considerara el tiempo transcurrido a lo largo de una sucesión ecológica determinada, la ecuación de Volterra nos informaría sobre el conjunto de la diversidad que acaecería a lo largo de toda la sucesión (algo semejante, por ejemplo, al número de especies de plantas vasculares que incluye una serie de vegetación, según el método sinfitosociológico). Para periodos de tiempos geológicos, esta fórmula aportaría información acerca del crecimiento o decrecimiento de la biodiversidad en el devenir evolutivo. Obviamente, existen otros intervalos temporales que aportarían información sobre procesos biológicos distintos a los aquí comentados.

Pero si en lugar de integrar en el tiempo, integráramos en el espacio, este algoritmo ofrecería información sobre la variación de la diversidad en el espacio. Se trata de una línea de investigación que no ha sido abordada con anterioridad, según la información que disponemos. Quizás esta perspectiva pudiera ser fructífera si llega a ser posible encontrar una vía de aproximación mediante técnicas probabilísticas, para el análisis de la variabilidad espacial (p. ej. la geoestadística o las cadenas de Markov).

Finalmente cabe señalar que para el caso de los suelos, Saldaña (1997) analiza la edafodiversidad de una cronosecuencia de terrazas. De hecho una cronosecuencia esta

relacionada, en sentido edafológico, con la mencionada hipótesis ergódica, por cuanto también espacio y tiempo se consideran en muchos aspectos intercambiables. Aunque la autora no analiza ni las SPARS ni las SPITs, detecta que los patrones de distribución de abundancia se ajustan a una logaritmo-normal, como predice la teoría ecológica. Sin embargo, de nuevo, los suelos no son organismos vivos *s.s.* Por su parte Phillips (2001), al estudiar otra cronosecuencia de terrazas detecta ajustes a una ley potencial.

Diversidad y energía

Ciertos autores afirman encontrar evidencias de la existencia de ciertas relaciones entre la riqueza de especies y el balance de energía del área estudiada. En otras palabras, para regiones del mismo tamaño y en ausencia de estrés hídrico, la más diversa sería aquella que recibiera una mayor radiación solar. Se trata de la denominada *hipótesis especies-energía* (Wright 1983). Una manera indirecta de estimar la energía solar recibida consiste en calcular la evapotranspiración potencial (Currie y Paquin 1987). Los resultados obtenidos tanto por Wright (1983) como por Currie y Paquin (1987) inducen a pensar que la evapotranspiración, o el insumo energético, puede ser un indicador de la producción primaria y, en consecuencia, de la energía consumida por las biocenosis. Este hecho es consistente con la hipótesis, reiteradamente mencionada en la bibliografía ecológica, de que los insumos de energía en un ecosistema son repartidos entre sus especies integrantes y que, por tanto, el total utilizable condiciona el número de especies por unidad de área (Huggett 1995).

Wyllie y Currie (1993) analizan la influencia conjunta del área y el insumo de energía sobre la riqueza de especies de angiospermas, mamíferos y aves en islas mediante el siguiente modelo de regresión múltiple:

$$\log S = a + b \log A + C \log G$$

en donde S es la riqueza de especies, A el área de la isla, G la energía por unidad de área y a , b y c coeficientes de regresión. Estos autores estiman la energía indirectamente a través de distintas variables (radiación solar, evapotranspiración, producción primaria neta y latitud). Los resultados obtenidos fueron bastante satisfactorios.

Obviamente la “intuición” que debió dar lugar a estos estudios procede de la observación de que los ambientes tropicales húmedos son los más ricos en especies. ¿Ocurriría lo mismo con otras clases de organismos?. Recientemente se han expuesto pruebas de lo contrario. Así, por ejemplo, ciertos autores dicen haber recopilado pruebas de que las zonas áridas y semiáridas de los trópicos tienen, en cierto sentido, más biodiversidad de especies de mamíferos que las zonas húmedas (Mares, 1992).

Cualquier recurso y proceso natural, por continua que sea su variación en el espacio y/o tiempo, puede subdividirse en clases discretas para su análisis, aunque ello conlleve una cierta pérdida de información (Ibáñez *et al.* 1998b). Benito (1997, en Ibáñez *et al.* 1997) comenta:

“La proporción de trabajo geomorfológico o de modificación del modelado que realizan los eventos de elevada magnitud y baja frecuencia, frente a la atribuible a eventos frecuentes de baja magnitud (evento medio anual) resulta ser especialmente importante en zonas de características climáticas áridas y semiáridas. En zonas semiáridas la proporción de denudación, producto de eventos extremos, puede superar en un centenar de veces la realizada por eventos medios anuales, y en zonas desérticas puede alcanzar hasta más de 1000 veces. En estas zonas las precipitaciones muestran una gran variabilidad estacional e interanual, siendo generalmente escasas y, cuando se producen, tienen un carácter torrencial. En zonas de escasa cubierta vegetal, la curva de aforos de sedimentos relaciona la

concentración de sedimento en suspensión y el caudal, según una ecuación del tipo:

$$y = aQ^b$$

donde y es la carga de sedimentos, Q es el caudal y a y b son constantes con valores que oscilan entre 2.0 y 3.0 (Leopold et al. 1964)".

La expresión anterior se trata en todo caso de una ecuación potencial.

Ibáñez *et al.* (1995d) e Ibáñez y Carrera (1999), al analizar las relaciones entre leyes potenciales y fractales presentan numerosos ejemplos de procesos no biológicos que suelen seguir leyes potenciales. En consecuencia, que el incremento del número de especies con el área o el tiempo se ajuste a una ley potencial (como también lo hacen la magnitud y frecuencia de los terremotos, tormentas y descargas fluviales o el tamaño de las islas y lagos en función de su abundancia) es un proceso bastante generalizado. Probablemente este hecho deba analizarse no intentando buscar interpretaciones biológicas, sino otras de mayor rango en la jerarquía [p. ej. dinámica de los sistemas no lineales al borde del caos] (Ibáñez *et al.* 1997; Ibáñez y Carrera 1999). También se han propuesto modelos fractales basados en leyes potenciales a la hora de explicar la estructura del modelado terrestre en función de su erosión (Turcotte 1992).

Diversidad taxonómica, diversidad sistemática y diversidad filogenética

Toda la discusión precedente se ha circunscrito a lo que podríamos denominar diversidad taxonómica, la más utilizada, independientemente del tipo de objeto analizado (organismos, *edafotaxa*, tipos litológicos, etc.). Sin embargo resulta obvio, aunque no trivial, reconocer que no todos los *taxa* poseen el mismo valor, ni en los estudios de biodiversidad, ni en los de biología de la conservación. Por ejemplo, no debería asignarse

la misma diversidad a 10 especies del mismo género que a 10 pertenecientes a 10 géneros diferentes y lo mismo es cierto para los *edafotaxa* (Usher 1985). Sin embargo dar distinto peso o valor a distintos *taxa* es una tarea llena de problemas. Esta aproximación podría ser mejorada si se conociera la distancia o disimilitud taxonómica entre los objetos estudiados o, lo que es lo mismo, la diversidad sistemática y la diversidad filogenética. Para profundizar en este último tema recomendamos la monografía de Hawksworth (1995) y los trabajos de Vane-Wright (Vane-Wright *et al.* 1991). De hecho la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza junto a otras instituciones (IUCN *et al.* 1980) reconoce la necesidad de tener en cuenta el rango taxonómico a la hora de estimar la diversidad, ya que de otro modo se soslayan las diferencias de diversidad genética y, en consecuencia, la posible pérdida de caracteres en las extinciones. No es lo mismo la extinción de una especie de una familia pluriespecífica que la de otra monoespecífica. Vane-Wright *et al.* (1991) fueron los primeros en proponer un índice para estimar la diversidad *inter-taxa*, que incluía tanto su rango taxonómico como la riqueza de especies. Desde entonces, este concepto y las herramientas para su estimación han ido refinándose (Williams 1994, 1996; Williams y Gaston 1994; Gaston 1996a; Vane-Wright 1996).

Para Humphries *et al.* (1995) es factible asumir que la "moneda" de la diversidad son los caracteres (p. ej. en términos edafológicos estos podrían ser las propiedades y horizontes denominados de diagnóstico) y que los modelos de distribución de dichos caracteres entre organismos son esenciales para estimarla. La estimación de la diversidad de caracteres puede ser calculada haciendo uso de indicadores tales como los taxones o subrogados de estos (en el ámbito de la edafología estos indicadores subrogados o indirectos podrían ser los propios factores formadores). Saldaña e Ibáñez (en preparación) intentan trasladar

esta aproximación para la estimación de la edafodiversidad o diversidad edafogenética.

Asimismo, para diversos recursos naturales (p. ej. suelos, modelado terrestre, clima), la aproximación taxonómica podría sustituirse por otra que entendiera los recursos como una colección de atributos (caracteres) que varían en un *continuum* espacio-temporal y no como entidades compuestas de taxa discretos. También el mundo vivo puede considerarse como un *continuum* cuando contemplamos la filogenia en su conjunto (Green 1991). Desde esta perspectiva, en edafología y ciencias afines puede hacerse uso de las técnicas geostatísticas, tales como los variogramas de atributos concretos (Odeh 1998), como una medida de distancia (McBratney 1995). Este modo de proceder permite el cálculo de las varianzas de los distintos atributos de un área determinada. Cuando se necesitan considerar varios atributos conjuntamente puede elaborarse un variograma de su combinación lineal (McBratney 1995). Más aún, como en el caso de la varianza, el gradiente de la relación logaritmo-lineal puede ser útil para estimar la diversidad en diferentes localizaciones.

DIVERSIDAD Y VARIABILIDAD ESPACIAL

Al margen de la diversidad taxonómica, las metodologías descritas también pueden ser utilizadas para determinar otro tipo de elementos, como la diversidad de estratos vegetales dentro de una comunidad, así como procesos y funciones [diversidad funcional] (Magurran 1988).

En un principio podría pensarse que debiera existir algún tipo de vínculo entre los conceptos de variabilidad espacial y diversidad. De hecho en la literatura sobre edafodiversidad muchos geostatísticos utilizan ambos vocablos como sinónimos. Sin embargo, como vamos a mostrar, las posibles relaciones no son triviales en absoluto. Un

determinado objeto natural, en un espacio concreto, puede ser muy diverso y poseer al mismo tiempo escasa variabilidad espacial, o viceversa. Con objeto de demostrar esta paradoja aparente escogeremos un ejemplo concreto.

Saldaña *et al.* (1993, 1997, 1998) y Saldaña e Ibáñez (en fase de publicación) realizaron un muestreo anidado de suelos a varias escalas en una topo-cronosecuencia del río Henares. Con este propósito se abrieron y analizaron más de 300 calicatas de suelos. Estos autores comprobaron que la variabilidad espacial de las propiedades de suelos estudiadas decrece desde los depósitos más recientes (terrazas jóvenes del Holoceno) a los más antiguos (terrazas pliocuaternarias antiguas). De hecho, la estimación de los semivariogramas de algunas propiedades edáficas en las terrazas jóvenes demostraron albergar un efecto “nugget” puro, lo cual implica una total ausencia de correlación espacial, o lo que es lo mismo, la imposibilidad de predecir los valores de la variable entre calicatas separadas por pocos metros. Por tanto, no debe extrañar que la dimensión fractal “D” de ciertas propiedades fuera cercana a 2 (Saldaña *et al.* 1998). Por el contrario, al aumentar la edad de las terrazas, decrecía la variabilidad espacial de los parámetros analizados, lo que implica un proceso de uniformización de las propiedades de los materiales edáficos y una correlación espacial creciente entre las observaciones. De estos datos puede concluirse que el incremento en la edad de las terrazas determina que las variables muestren variogramas no transitivos, con varianza limitada dentro del rango de observación seleccionado (Saldaña *et al.* 1996, 1998). Así mismo, el número de modelos standard a los que se podían ajustar los semivariogramas de las observaciones, decrecía al aumentar la edad de las superficies muestreadas. Si entendemos tales modelos como objetos matemáticos, podría decirse que existía una mayor diversidad de tipos de

variabilidad en los paisajes de suelos jóvenes que en los maduros. Desde esta perspectiva, diversidad y variabilidad espacial se encontraban positivamente correlacionadas.

Por el contrario, Saldaña e Ibáñez (en fase de publicación) comprueban que la diversidad de tipos de suelo aumentaba continuamente conforme lo hacía la edad de las terrazas. De este modo, la diversidad de *edafotaxa* y la variabilidad espacial de las propiedades de suelos se encontraban correlacionadas negativamente. Una posible interpretación de los resultados sería la siguiente. Sobre las superficies recientes, la variabilidad espacial de las propiedades analizadas es casi aleatoria, lo que implicaría la presencia de materiales deposicionales muy heterogéneos en su disposición y composición. Con el tiempo, los procesos edafogénicos uniformizan las heterogeneidades iniciales del material parental, dando lugar a correlaciones espaciales y, como corolario, a una transformación de la variabilidad aleatoria en sistemática, mucho más fácil de predecir. Por el contrario, el incremento de la diversidad de *edafotaxas* con el transcurso del tiempo sugiere un proceso de cristalización de las heterogeneidades espaciales primarias (sistemas altamente desordenados) en estructuras más complejas y ordenadas, a la par que fácilmente discernibles, dando lugar a la emergencia progresiva de *edafotaxa* diferentes. Es decir, el sistema que constituye el *continuum* edafósferico va alcanzando con el tiempo un mayor grado de diversidad y complejidad. Se trata de un proceso característico de los sistemas complejos autoorganizativos al borde del caos, caracterizados por la presencia de diversas cuencas de atracción.

TEORÍA DE LOS SUBCONJUNTOS ANIDADOS EN LOS ESTUDIOS DE BIODIVERSIDAD

Como en el caso del incremento del número de *taxa* con el área muestreada, otro

de los hechos aceptados por los estudiosos de la biodiversidad y por los de la biología de la conservación, es que todos los recursos naturales, una vez clasificados, no se distribuyen al azar por la superficie terrestre. Por el contrario, a menudo, unos *taxa* o unidades tipológicas aparecen correlacionados espacialmente con los otros, ya sea positiva o negativamente.

Uno de los patrones más simples y extendidos en la distribución de *taxa* ha sido denominado como "subconjuntos anidados" por Patterson y Atmar (1986). Dado un conjunto de replicas de un mismo hábitat que varían en su riqueza, tales como las especies o los *edafotaxa* en las islas de un archipiélago, los hábitats menos diversos tienden a ser subconjuntos de los hábitats que ensamblan un mayor número de especies. Un grupo de hábitats perfectamente anidado, lo cual es inusual pues siempre existe una cierta cantidad de ruido, sería aquel en el que si un *taxa* está presente en un hábitat o isla de menor tamaño, también lo está, necesariamente, en los de mayor extensión (que serían los más diversos según la teoría de las SPARs). Por el contrario, si un taxón se encuentra ausente de un determinado conjunto, también lo estará en los menos extensos y, como corolario, también en los menos diversos. Los *taxa* pueden ser ordenados por el número de sus respectivas ocurrencias o apariciones entre los hábitats muestreados. A su vez, estos últimos también pueden ordenarse de acuerdo a su riqueza en *taxa*. Una matriz de presencias-ausencias ordenada de esta forma, se caracterizaría, en los hábitats perfectamente anidados por poseer una diagonal nítida. Este procedimiento de ordenamiento es muy semejante al que se elabora en los inventarios fitosociológicos. Los patrones que se obtienen, aunque con cierta cantidad de ruido, han sido documentados para una gran cantidad de *taxa* biológicos en los hábitats, archipiélagos y biomas más dispares, cuando se ordenan en orden decreciente de tamaños (Patterson 1990; Wright y Reeves

1992). También ocurren a escalas especiales muy distintas (Patterson 1990).

En los últimos años se han propuesto diversos procedimientos para medir el grado de ajuste o distancia en las matrices de presencias-ausencias y poder compararlo con el que se obtendría en una matriz perfectamente anidada (ver la revisión de Cutler 1998). Entre estos procedimientos destacan (i) *N* (Patterson y Atmar 1996); (ii) *U* (Cutler 1991); (iii) *C* (Wright y Reeves 1992); y (iv) *T* (Atmar y Patterson 1993). Cutler (1994) analiza las bondades y debilidades de estas y otras técnicas de medida.

Generalmente la significación estadística de estos patrones, respecto a los perfectamente anidados, se determina comparando un índice de anidamiento respecto a matrices aleatorias generadas por los métodos de simulación de Monte Carlo. Con vistas a calcular la probabilidad de que una determinada matriz se aleje significativamente de otra aleatoria (simple ruido) se generan el mayor número posible de estas últimas, cuyo "calor", "aleatoriedad" o "entropía" se iguala a 100 °C (siendo la unidad de medida una mera convención). El grado en que la "temperatura característica de una matriz" se desvía de los 100 °C depende de su tamaño, forma y grado de relleno. Así, por ejemplo, tanto las matrices pequeñas, como las muy rellenas, las muy vacías o las de formas acusadamente rectangulares (en contraposición a las cuadradas) suelen caracterizarse por poseer temperaturas frías (muy por debajo de los 100 °C). A 0 °C, que sería la condición de anidamiento u orden perfecto, la mencionada diagonal separa nítidamente la parte rellena de la vacía en la matriz. Sin embargo, conforme incrementa la temperatura característica de una matriz, aparecen ausencias y presencias inesperadas, respectivamente, en las celdas más cercanas a la diagonal de frontera. Si el número de celdas inesperadamente rellenas es bajo, se asume que el ruido es aleatorio (en contraposición a coherente o estructurado).

El programa informático denominado "Nestedness Temperature Calculator" de Atmar y Patterson (1993, 1995) parece adecuado, con vistas a explorar diversos rasgos subyacentes al anidamiento, incluyendo su origen (Figura 11). La temperatura "*T*," calcula simultáneamente el grado de anidamiento para los *taxa* y sitios (réplicas). Con vistas a realizar este análisis, la matriz debe ser previamente "empaquetada", reordenando filas y columnas hasta conseguir maximizar su grado de anidamiento (o minimizar el número de celdas con valores inesperados). Este programa permite abordar el aludido empaquetamiento de forma automática (nosotros lo hemos comparado con empaquetamientos manuales, obteniendo resultados muy semejantes).

Cálculo de la temperatura de la matriz

Como ya se ha indicado, los conceptos de entropía, información, ruido, calor y estocasticidad estadística están estrechamente vinculados. Del mismo modo, los índices de Shannon y Brillouin procedentes de la teoría de la información, no son más que meros algoritmos para estimar la entropía del sistema, por lo que también se relacionan con los anteriores. Los procedimientos propuestos por Patterson y Atmar (1986) para estimar el calor o entropía "bio y edafogeográfica" de una matriz se sustentan en la distribución de las ausencias y presencias inesperadas de la matriz empaquetada. En una matriz perfectamente anidada el conjunto de los *taxa* presentes en cualquier isla o hábitat sería un perfecto subconjunto de los que aparecen en el hábitat o isla precedentes (recuérdese que en la matriz empaquetada se ordenan de mayor a menor tamaño). De acuerdo con Atmar y Patterson (1993), la fórmula para una celda *ij* dada, que contiene valores inesperados, es: $u_{ij} = (d_{ij} / D_{ij})^2$, en donde d_{ij} mide la distancia de la celda a la diagonal de frontera, mientras que D_{ij} es la longitud de la matriz en paralelo a la mencionada diagonal. Del mismo modo el total de valores inesperados para el con-

junto de la matriz es: $U = 1 / (mn) \sum \sum u_{ij}$. Sumando para las m filas y n columnas, la temperatura del sistema bajo estudio se estima haciendo uso de la constante K , siendo $K = 100 / U_{\max}$, y $T = kU$. Con objeto de com-

probar la bondad del ajuste de los datos a una distribución normal, los autores mencionados utilizan los tests de Shapiro-Wilks = W y de Kolmogorov-Smirnov = d .

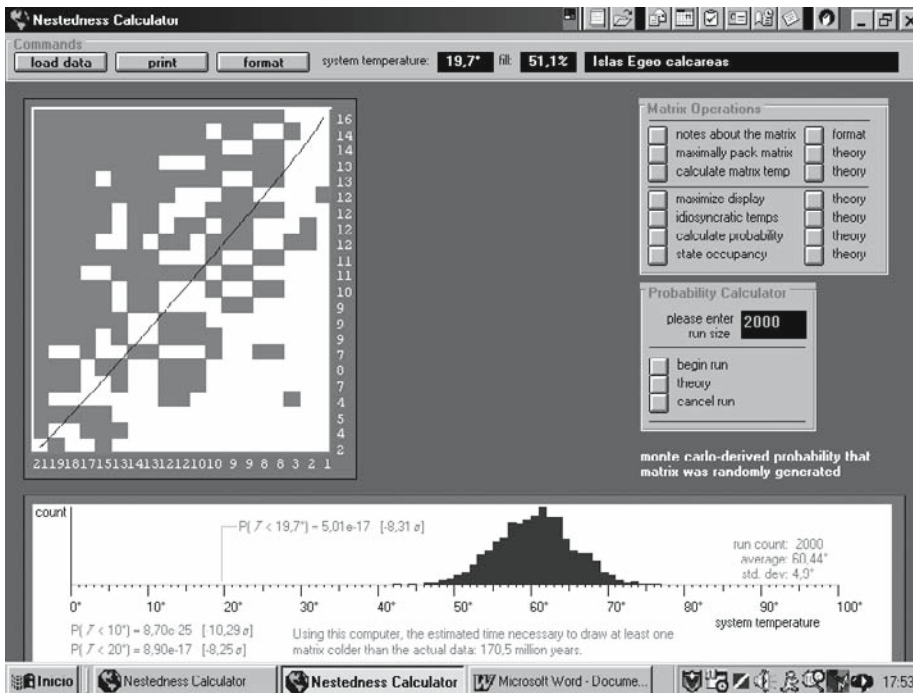


FIGURA 11. Una de las salidas gráficas del software Nested Calculator. Pueden observarse el empaquetamiento de la matriz, la diagonal de frontera y otros datos estadísticos. Los datos se ajustaron significativamente a un patrón de subconjuntos anidados

Temperaturas idiosincrásicas

Pueden presentarse dos formas de “ruido” que elevan la temperatura de una matriz: (i) la variación aleatoria de la estocasticidad ambiental y (ii) el ruido coherente generado por situaciones bio(edafo)-geográficas concretos. Los eventos aleatorios crean una banda uniforme, más o menos ancha, a lo largo de la diagonal de frontera, a la que denominan “ruido gris”. Por el contrario, los eventos coherentes producen “picos” idio-

sincráticos en *taxa* o hábitats (p. ej. islas), que son mucho más calientes (más alejados de la diagonal) que los de la temperatura global de la matriz. Las idiosincrasias entre los hábitats o islas pueden ser una consecuencia de la heterogeneidad de un hábitat no detectada, por ejemplo en *taxa* asociados a rasgos fisiográficos o tectónicos muy concretos, tal como ocurre con los Fluvisoles y Andosoles en las islas del Egeo, o de que el conjunto las unidades ambientales no han sufrido la misma

historia bio(edafo) geográfica (p. ej. entre las islas del Mar Egeo existen archipiélagos de origen continental, oceánico y mixto, lo cual marca diferencias en sus sismicidades y vulcanismos). Los *taxa* idiosincráticos podrían recolonizar una isla en sucesivas ocasiones, después de haberse extinguido en las mismas previamente. Aunque resulte curioso este último argumento también puede aplicarse a estructuras abióticas como los suelos. Así, por ejemplo, los Andosoles aparecen tras las erupciones. Sin embargo, bajo clima mediterráneo árido o semiárido, las propiedades ándicas son muy inestables. En consecuencia los Andosoles pueden “extinguirse” y convertirse en *edafotaxa* mucho más comunes (Cambisoles, Luvisoles). Pero una nueva erupción puede dar lugar a la “migración de nuevos andosoles”. Lo mismo es cierto para los *edafotaxa* cuya clasificación dependa de la presencia de horizontes mólicos o úmbricos, ya que estos pueden dar lugar a otros de tipo ócrico por cultivo, sobrepastoreo o incendios. Sin embargo los primeros vuelven a aparecer tras la restauración de la vegetación natural o ciertas prácticas agrosilvopastorales adecuadas.

EL PROBLEMA DE LA MEDICIÓN DEL ÁREA Y SUS VINCULACIONES CON EL TIEMPO: UNA PARADOJA INESPERADA

El problema de la medida y la escala de resolución

Para la mayoría de los biólogos de la conservación, una de las observaciones empíricas más importantes es que las superficies extensas contienen más especies que las pequeñas. Del mismo modo suelen opinar que con vistas a entender como se organizan las comunidades o para el diseño de reservas naturales, con el propósito de mantener la biodiversidad, ninguna relación es más informativa (Preston, 1960; Williamson, 1981; Rosenzweig, 1995). Se trata de una triviali-

dad. Sin embargo los mecanismos subyacentes siguen sin entenderse. Por estas razones algunos expertos dudan de si es el área *per se*, en sí mismo el mecanismo subyacente o si tiene alguna significación biológica (p. ej. Usher, 1991; Begon *et al.*, 1990; Huston, 1994; Rosenzweig, 1995, 1998, 1999; Durrent y Levin 1996). Hasta hace poco tiempo la Teoría de la Biogeografía de Islas (MacArthur 1960, 1965; MacArthur y Wilson 1963, 1967) ha sido el núcleo de referencia de los estudios de biodiversidad y biología de la conservación. Desde su publicación, muchos ecólogos, han utilizado exhaustivamente los archipiélagos como laboratorio natural, con vistas a explicar los mecanismos subyacentes a la generación de la biodiversidad, así como para ensayar numerosas técnicas para su estimación.

Sin embargo, también existen otras teorías e hipótesis alternativas a la Teoría de MacArthur y Wilson y entre las que está recibiendo mayores respaldos figura la denominada “Hipótesis de heterogeneidad del hábitat” Mientras la primera, como se ha visto, focaliza su atención en las tasas de migración y extinción en una superficie determinada, la segunda se fundamenta en la premisa de que el número de especies refleja simplemente la heterogeneidad del hábitat que tal área puede contener. Como corolario, presupone una relación unívoca entre extensión superficial y número de hábitats, lo cual parece lógico. Nuestros resultados al analizar la relación edafodiversidad-área fueron los mismos que para las SPARs (Ibáñez *et al.* 2001a). Es decir, obtuvimos una ley potencial con $z = 0.25$. Este hecho entra en contradicción con la Teoría de la Biogeografía de Islas pero no con la Hipótesis de Heterogeneidad del Hábitat. En principio, por tanto, no parece necesario apelar a ninguna interpretación biológica para explicar esta relación. Lo que resulta intrigante es reconocer si se trata también de un artefacto matemático o si, como mentamos, en la naturaleza existen unas leyes comunes

a la dinámica de los sistemas no lineales, ya sean bióticos o abióticos que den cuenta de estas regularidades. En cualquier caso resulta curioso saber que MacArthur (1964) expresó su sospecha de si realmente la pendiente de las SPARs es una medida indirecta de la diversidad de horizontal de los hábitats. Sin embargo, ninguno de sus seguidores pareció escuchar al progenitor de la Teoría de la Biogeografía de Islas. Ahora esta “sospecha” la defienden los rivales de su teoría en contra de lo que mantienen sus seguidores.

Recientemente algunos ecólogos han comenzado a reivindicar la implicación potencial de la diversidad topográfica como otro posible mecanismo subyacente en las SPARs (Gaston 1996a). De hecho se trata de otra trivialidad, pero al menos comienza a atenderse a factores “razonables” a los que antaño no se les prestó la debida atención. En muchos estudios sobre biodiversidad insular se tuvo en cuenta también la altimetría del relieve, encontrándose relaciones casi tan satisfactorias con la biodiversidad como las encontradas con el área (ver consideraciones de Gaston y Williams 1996, a este respecto). La cuestión resulta ser menos trivial cuando se constata que el área y el relieve no son variables independientes. Ibáñez *et al.* (2001a) comprueban sorprendentemente, en las Islas Británicas y las del Egeo, como al relacionar el área y el relieve obtenemos un ajuste a una ley potencial con $z = 0.25$. Este hecho sí es sorprendente o enigmático. Pero el tema no queda ahí. Quizás las discrepancias que aparecen en la literatura de la conservación y los estudios sobre diversidad se deban, al menos en parte, a que diferentes áreas de estudio reflejan diferencias en sus relieves (diversidad topográfica), suelos (edafodiversidad), geomorfología, etc. (Ibáñez *et al.* 1990, 1994, 1995a, 1995b, 2001b, Gaston y Williams 1996). No obstante, el problema sigue siendo complejo, como veremos posteriormente.

Se puede admitir que al incrementar el área se incrementa a la vez el número de

especies, porque vamos agrupando más hábitats. Pero ¿qué es un hábitat?, ¿cómo puede definirse?. Aquí aparece el primer elemento clave (Ibáñez *et al.* 1990, 2001b; Ibáñez y Carrera 1999; Gaston, 1996b). Es evidente que a mayor heterogeneidad existe un mayor potencial de especiación, como mencionan algunos autores. Sin embargo, si seguimos este hilo argumental, pasamos *mutatis mutandi* del tiempo ecológico al tiempo evolutivo. Complicamos, no simplificamos el problema. Por otro lado, incluso en los hábitats más homogéneos y pequeños, pueden considerarse en alguna medida muestras aleatorias (o como veremos posteriormente “anidadas”) de un hábitat mayor (Preston, 1962a, 1962b; Coleman *et al.* 1982). Aquí el problema reside en como definir y cuantificar operacionalmente un hábitat. Con todo seguridad diferentes grupos taxonómicos requieren distintas definiciones de hábitat.

Pero hay que tener en cuenta más circunstancias ya que, en contra de la opinión de especialistas muy afamados (Rosenzweig 1995), la medida del área no es un problema trivial, sino extremadamente difícil y por ahora irresoluble. Topamos aquí con lo que, en el ámbito de las matemáticas, se denomina el “problema de la medida de las superficies no rectificables”, y la topografía no lo es. Como ya mostró Mandelbrot en su libro seminal sobre fractales (1967, 1977, 1982), al incrementar la escala de resolución de un paisaje vamos inventariando más detalles de su topografía y este problema parece entrar en el ámbito de la geometría fractal (Frontier 1987; Ibáñez *et al.* 1994; Ibáñez y Carrera 1999; Gaston 1996a). Hasta la fecha tanto ecólogos como los edafólogos, así como otros estudiosos de los recursos naturales han estimado las áreas planimétricamente, cuando de hecho son rugosas y, como corolario, la superficie es mayor que su proyección en el plano. Actualmente disponemos de modelos digitales del terreno que pueden ofrecernos unas estimaciones más realistas, aunque tam-

bién groseras. Hay que reiterar que la medida de un segmento de la geosfera aumenta con la escala, es decir es mayor a escala 1:10.000 que a 1:50.000. ¿Cuánto más?: Se desconoce. Pero en el límite de precisión sería infinita. En un ensayo que realizamos en la Isla de la Palma con un modelo digital con resolución de hasta 10 metros por píxel (muy grosero para muchísimos propósitos como; por ejemplo, para una planta herbácea y mucho más aún para un microorganismo) detectamos que el área era un 15% superior a la que se determinaba planimétricamente (Ibáñez *et al.* datos pendientes de publicación). Con las matemáticas profundas y el problema del infinito hemos topado.

Los problemas de la medida a escala geológica. El caso de la erosión y sus repercusiones sobre la biodiversidad

Ibáñez *et al.* (1994) reconstruyen la evolución de una sección transversal al valle del Río Henares durante los últimos 2.5 millones de años. Los resultados muestran que el proceso de erosión fluvial a escala geológica, además de incrementar la riqueza y diversidad inicial de unidades litológicas, geomorfológicas, edáficas y fitosociológicas, también genera un aumento en los valores de la dimensión fractal de la topografía del transecto estudiado. El incremento de *D* implica que el espacio se ha dilatado por cuanto aumenta la rugosidad o heterogeneidad del terreno (llano antes de la incisión cuaternaria). En consecuencia se dilata el espacio biosférico y edafosférico. De este modo, el incremento de biogeodiversidad, la dimensión fractal del modelado y su dilatación espacial quedan conectados por un mismo proceso: la erosión. Por ello, estos autores intentan vincular teoría de la información, biodiversidad, geodiversidad, teoría de los sistemas complejos (al borde del caos) y geometría fractal.

Otro mecanismo implicado en la expansión del espacio a escala geológica es el del

crecimiento de las líneas de costa, que ganan terreno al mar según se acumulan allí los sedimentos transportados por las cuencas de drenaje. Por ejemplo, durante el Holoceno, se produjo un gran desarrollo deltaico como consecuencia de la erosión antrópica (p. ej. mediante deforestación) en las cabeceras montañosas de las cuencas (Maldonado 1972; Marqués 1984). De este modo, al menos a largo plazo, las relaciones entre erosión y pérdida de suelo no son triviales. Si bien la erosión puede generar la redistribución y pérdida de materiales edáficos, también lo es que incrementa el espacio edafosférico o la superficie ocupada por los suelos. Los paisajes de suelos iniciales, evolucionados y profundos, serían reemplazados por otros más someros y superficialmente extensos. Sin embargo, si con posterioridad el paisaje llega a estabilizarse por el efecto tampón de la cobertura vegetal, la edafogénesis avanzaría y, como consecuencia, alcanzaríamos un estado con mayor superficie y volumen de material edáfico. ¿Cuánto tiempo tardaría en equilibrar un proceso de incisión fluvial la pérdida inicial de suelos?. Se trata de una cuestión cuyas repercusiones aún están por esclarecer. Así pues, al menos a escala geológica, los procesos de incisión fluvial actúan como mecanismos de diversificación del paisaje e incluso como generadores de recursos edáficos, a largo plazo. ¿Podría ocurrir algo semejante a escalas espacio-temporales más breves?. Obviamente cuando la erosión hídrica conduce a procesos de peniplanización y pediplanización, el proceso sería inverso al de incisión.

LA CONSERVACIÓN DE LOS RECURSOS Y LOS MÉTODOS DE SELECCIÓN DE LAS ÁREAS A PRESERVAR

Uno de los problemas esenciales en biología de la conservación son los recursos limitados, de todo tipo, de los que se dispone.

A tal respecto, Vane-Wright y colaboradores (Vane-Wright *et al.* 1991; Vane-Wright 1996; Williams *et al.* 1996) reconocen una serie de principios a seguir: (i) eficiencia y complementariedad (la eficiencia deseada se alcanza cuando se maximiza la complementariedad (ver más abajo); (ii) vulnerabilidad y “triangle”; (iii) viabilidad e imperativo ecológico; y (iv) flexibilidad y redes orientadas al objetivo, en donde la flexibilidad podría definirse como el grado en que diferentes configuraciones de una red pueden satisfacer los objetivos de conservación, para un determinado número de sitios o el área total a preservar. Existe una abundante literatura en lo concerniente a la optimización del diseño espacial de reservas individuales o redes de reservas (Shafer 1990; Usher 1991; Vane-Wright, 1996). Lamentablemente, sin embargo, una buena parte de dicha literatura se basa acriticamente en la Teoría de la Biogeografía Insular y su premisa del equilibrio de las comunidades ecológicas (ver revisión de Vane-Wright, 1996). Sin embargo, dada la gran cantidad de situaciones que pueden acaecer en la naturaleza y la sociedad, así como la idiosincrasia inherente a cada ecosistema y *taxa* (cada río, bosque, pradera, suelo, etc., pueden atesorar elementos únicos merecedores de protección), una metodología que integre simultáneamente todos estos factores, es muy difícil, por no decir imposible, de elaborar.

La *forma* de una reserva ha sido considerada por muchos expertos como una propiedad importante. Nosotros no pensamos que esta aseveración sea válida para todos los *taxa*, comunidades, y menos aún para el caso de los suelos u otras estructuras abióticas. Para el diseño de reservas extensas la forma no suele ser importante. Por el contrario, cuando se requiere el diseño de una red de pequeñas reservas, especialmente en los países industrializados, esta propiedad puede ser crítica en muchas ocasiones. La paradoja con que se encuentra el experto es que, en la

última situación, suele encontrarse con muy pocas alternativas, debido al conflicto por los usos de un recurso limitado. Y al contrario, en las áreas más remotas del mundo, donde las reservas de suelo pueden ser muy grandes y por ello no generar tales conflictos, la forma carece de importancia. Para Game (1980)

“la diversidad de los suelos y otras heterogeneidades del hábitat (p. ej. geomorfología) deben ser maximizadas, mientras que ninguna forma a priori es mejor que otra”.

El criterio de *rareza o singularidad* da más valor a aquellos *taxa* que son infrecuentes en el área de estudio. Se han propuesto varios criterios al respecto (Van der Ploeg, 1986). El criterio de *naturalidad o representatividad*, por el contrario hace énfasis en conservar el mayor número posible de elementos de cualquier ensamblaje a conservar (p. ej. las especies de los ecosistemas o los *edafotaxa* de un paisaje de suelos) en un territorio o región concretos. De este modo la representatividad se despreocupa de aquellas especies que no se desarrollan de forma natural en el área de estudio (p. ej. especies invasoras, antrosoles, etc.). Sin embargo, a largo plazo, la percepción de estas últimas puede cambiar e incluso invertirse en sus términos (Usher, 1991). Así, por ejemplo, en ciertos países como EE.UU., hoy se conservan los viejos vertederos humanos por su valor para los estudios antropológicos. Del mismo modo ciertos antrosoles indígenas milenarios deben conservarse por la información que atesoran. Por tanto, los criterios de rareza y representatividad también son importantes, al contrario que el de la forma, con vistas al diseño de redes naturales de suelos (o de otros recursos abióticos) en una determinada región.

Criterios cuantitativos para la selección de áreas

El diseño de reservas naturales requiere elaborar estimaciones de diversidad que nos

informen del “*donde*” y del “*como*” debemos conservar, con vistas a decidir que combinación o combinaciones de enclaves susceptibles de ser conservados optimizan nuestros objetivos (Williams 1996). En consecuencia, se necesitan elaborar sistemas de medida y algoritmos sencillos que nos informen como seleccionar las áreas de tal forma que maximicen su “*complementariedad*” para mantener la mayor diversidad posible (Williams *et al.* 1996). Vane-Wright *et al.* (1991) fueron los primeros autores en formalizar el **Principio de Complementariedad**. Para estos autores significa el grado en que enclaves concretos, de forma aislada o combinados, albergan la mayor diversidad tipológica de un territorio. El concepto de complementariedad se encuentra vinculado a los de las diversidades β - y δ -. Sin embargo, al reducir la estimación de diversidad a un valor numérico, se pretende retener toda la información posible sobre los *taxa* presentes en los enclaves estudiados. Para Williams *et al.* (1996) las potencialidades del análisis cuantitativo de las áreas complementarias son dos: (i) fuerzan a los expertos a informar de forma explícita sus criterios y juicios (lo cual es importante, ya que las prioridades dependen de los juicios y objetivos de los especialistas, es decir, no son universales); y (ii) las herramientas cuantitativas pueden aportar información adicional a la ya mencionada. Es recomendable que estos métodos sean flexibles con vistas a que nos proporcionen diversas elecciones alternativas (combinaciones de enclaves), en función de su viabilidad, riesgos y costes [p. ej. conflictos socioeconómicos, competición con otros usos de la tierra, etc.] (Williams *et al.* 1996). Si el objetivo de la conservación es mantener todos los atributos y caracteres a través de indicadores subrogados, la flexibilidad debe ser contemplada como una expresión de la complementariedad. En este contexto, Pressey *et al.* (1994) introducen la noción de **irremplazabilidad** y una de las preguntas más frecuentes que suele realizarse es: ¿cual es el

número mínimo de enclaves requerido para representar todos los habitats y *taxa* en un área o región determinada?. Con este propósito, al menos cada *taxa* debe estar incluido en uno de los habitats seleccionados. (Williams *et al.* 1996). Esta aproximación presenta en la práctica un buen número de obstáculos. Estos últimos no solo afectan a los problemas de viabilidad y riesgo / persistencia, sino que también conciernen al significado de “completo” (conservación de todo; ¿de que todo?) (Williams *et al.* 1994). Obviamente la simple presencia de un *biotaxa* o *pedotaxa* no presenta toda la variabilidad intraespecífica o variación *intertaxa* de sus caracteres, lo cual es un atributo de la población y no de sus individuos constitutivos (en términos edafológicos el rango de variabilidad permisible de las propiedades del suelo en una sola unidad taxonómica). La única solución viable consiste en conservar todo el territorio o región considerada, justamente lo contrario que busca el criterio de áreas complementarias, debido a la irreductible competencia por los usos de la tierra. Sin embargo si el objetivo es preservar el mayor número de genes o caracteres (propiedades del suelo), al menos la selección de un conjunto mínimo de áreas que albergue sus subrogados (especies) posee al menos la ventaja de que siempre optimizará la selección respecto a cualquier otro criterio predeterminado que pudiera contemplar el mismo número de enclaves (Williams, 2000). Este tipo de “*eficiencia*” es de importancia capital. En la práctica, resulta más apropiado para maximizar la representación de la diversidad, permitiendo también responder a cuestiones capitales del tipo: ¿qué enclaves que solo contemplen el 1% del área de estudio pueden preservar el mayor número de *taxa* posibles? (Vane-Wright *et al.* 1991; Csuti *et al.* 1997).

La selección de **áreas prioritarias** para la conservación de la diversidad puede realizarse mediante procedimientos distintos, tales como la selección de (i) puntos calientes

de riqueza (selección de las áreas más ricas en *taxa*); (ii) puntos calientes de rareza (p. ej. endemismos o, en el caso de los suelos, *edafotaxa* singulares al área); y (iii) conjunto de áreas complementarias (selección de áreas cuya combinación maximiza el número de *taxa* a preservar). McBratney (1992) hizo en el ámbito teórico una propuesta similar para la conservación de la edafodiversidad taxonómica. Los procedimientos de complementariedad distinguen entre áreas irremplazables y áreas flexibles, lo cual facilita a los planificadores el poder suministrar alternativas a la hora de la negociación (Williams *et al.* 1996). La complementariedad requiere también hacer explícito los *taxa* que justifican la elección de cada enclave a conservar. Sin embargo, no resuelve todos los problemas que, de hecho, se dan en la práctica, tales como la viabilidad, los riesgos de fracasar en el objetivo y los costes de la operación (Williams *et al.* 1996).

El método más popular de los mencionados anteriormente, aunque no probablemente el mejor, es el de los **puntos calientes de riqueza** (hotspots of richness). Para utilizar este método tan sólo se requieren datos de presencia-ausencia por enclave, región (o territorio administrativo, como suele ser el caso). También posee la ventaja de que basta conocer el número y no la identidad de cada *taxa*, por lo que permite extrapolar estimaciones de riqueza utilizando diferentes esquemas taxonómicos simultáneamente (“clasificaciones nacionales”). Por el contrario los **puntos calientes de rareza**, también denominados endemismos circunscritos (“narrow endemism”), son similares a los puntos calientes de riqueza, aunque centran su atención en *taxa* singulares. Este método posee la ventaja de requerir tan solo datos de estos últimos *taxa*. Para el caso de el diseño de reservas naturales de suelos, y teniendo en cuenta la naturaleza de las taxonomías edafológicas, esta aproximación no es viable, excepto en el caso de abordar estudios alternativos que

suministran mucha más información que la proporcionada por los inventarios de suelos basados en taxonomías. Sin embargo, también debe tenerse en cuenta que los suelos son bloques de memoria (p. ej. de los cambios ambientales del pasado) por lo que los paleosuelos (enterrados o no), deberían ser preservados. Esta forma de proceder coincide en algunos aspectos con los procedimientos denominados puntos calientes de rareza.

Cuando se identifica y prueba cualquier indicador subrogado para la estimación de la biodiversidad la aplicación de los métodos de complementariedad es igual de factible (Vane-Wright *et al.* 1991). Se trata de una práctica muy común en biología de la conservación. Como veremos más adelante, la edafodiversidad puede utilizarse como subrogado de la biodiversidad vegetal y de la del suelo. Por ejemplo, en términos edafológicos, si un área de la edafosfera está constituida por los *edafotaxa* Luvisol, Cambisol y Vertisol, mientras en otra la integran Luvisol, Cambisol y Andosol, esta última complementa a la primera por la presencia del Andosol (Figura 12). Conceptualmente, la complementariedad es independiente de la escala de resolución a la que se trabaje, aunque no lo sea el número de caracteres o *taxa* complementarios. Mientras las metodologías de puntos calientes de riqueza y rareza suelen fracasar a la hora de representar todos los *taxa*, como mínimo en una ocasión, las de complementariedad recogen todos los *taxa* dos o más veces, para un porcentaje concreto del área estudiada. Obviamente la metodología de los puntos calientes de riqueza proveerá un mayor número de *taxa* por cuadrícula o localidad, pero muchas de aquellas serán repeticiones de los *taxa* más ubicuos. Comparativamente los puntos calientes de rareza y la complementariedad darán lugar a una representación más equitativa de los *taxa*. Sin embargo la complementariedad incrementa el número de presencias para la mayor parte de las especies raras (Williams *et al.* 1996).

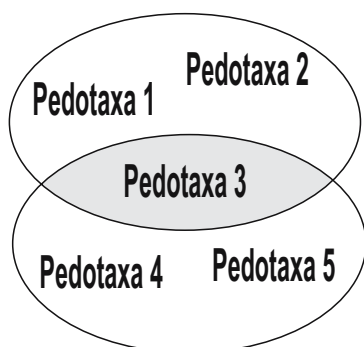


FIGURA 12: Un ejemplo elemental sobre el concepto de la selección de áreas basado en la complementariedad

En la literatura actual sobre biología de la conservación se puede constatar la existencia de diversos algoritmos con vistas a la selección de reservas, tales como: algoritmos heurísticos basados en la riqueza, algoritmos heurísticos basados en dar diferente peso (importancia) a las especies raras, algoritmos heurísticos como los anteriores en base a

procesos iterativos, simulación de templanzas, algoritmos de ramificación selectiva mediante programación lineal, etc. (Csuti, *et al.* 1997). Según Csuti *et al.* (1997), la mayor parte de estos procedimientos son alternativas aceptables. En términos generales creemos que los algoritmos basados en el concepto de áreas complementarias son los más aptos para resolver el diseño de redes de reservas de suelos. Información sobre los mismos puede encontrarse en los trabajos de Vane-Wright *et al.* (1991), Vane-Wright (1996), Csuti *et al.* (1997). En la Fig. 13 presentamos un ejemplo muy simple retocado a partir de otro propuesto por Williams (2000). Como puede observarse las áreas 2 + 3 se complementan perfectamente con vistas a albergar todos los *taxa* entre a y h. En este caso particular el punto caliente de riqueza sería el área 1, pero sería innecesario seleccionarlo. En situaciones mucho más complejas y frecuentes, los enclaves que no necesitan ser preservados pueden identificarse mediante un test de redundancia.

Áreas	a	b	c	d	e	f	g	h
1	•	•	X	X	X	X	X	•
2	X	X	X	X	•	•	•	•
3	•	•	•	•	X	X	X	X
4	X	X	X	•	•	•	•	•
5	•	•	•	•	•	X	X	X

FIGURA 13: Matriz para la selección de áreas complementarias. Pedotaxa

La creciente popularidad de los procedimientos para la estimación de áreas complementarias, ha dado lugar a una enorme proliferación de técnicas y variantes alternativas. En realidad la solución exacta a este problema puede alcanzarse mediante procedimientos de “búsqueda exhaustiva” de todos los posibles conjuntos de combinaciones. Sin embargo, no

es infrecuente que el número de localidades y *taxa* sea tan numeroso como para generar problemas de cálculo computacional (Kirpatrick 1983; Csuti *et al.* 1997). Técnicas del tipo “*branch-and-bound algorithms*” ofrecen soluciones óptimas, pero aún así pueden tardar varios días cuando se trabaja con unos pocos cientos de *taxa* y enclaves, lo que impide cual-

quier tipo de selección interactiva de las áreas prioritarias (Williams *et al.* 1996). En estos casos la alternativa más viable que, aunque no da resultados óptimos, sí ofrece al menos otros muy aceptables son los algoritmos heurísticos basados en estimaciones de la rareza. (Csuti *et al.* 1997). La ventaja práctica de las rápidas técnicas heurísticas ha llegado a ser apreciada por una buena parte de los expertos, como también ocurre en el ámbito de la sistemática, por cuanto se enfrentan a problemas de optimización similares (Faith, 1992, 1994). Más aún, la posible reducción en la eficiencia de estas últimas técnicas, al incorporar al procedimiento los test de redundancia, es muy escasa (Williams 2000).

LA OPCIÓN DE LOS INDICADORES SUBROGADOS PARA ESTIMAR LA DIVERSIDAD CON VISTAS A DISMINUIR LOS COSTES DE LAS EVALUACIONES

Si partimos de la premisa de que la mejor estimación de la biodiversidad se alcanza a nivel de especie, asumiendo que dichas especies manifiestan la mayor parte de la diversidad

genética que se relaciona con sus caracteres, es evidente que la cuantificación de la biodiversidad es difícil y costosa. En el caso de que nos encontremos ante el reto de disponer de escasos recursos económicos, debemos acudir a utilizar indicadores subrogados de la biodiversidad. Por un lado se pueden utilizar *taxa* a un mayor nivel jerárquico de las taxonomías biológicas (géneros, familias, etc.). Por ejemplo, Williams y Humphries (1996) constatan una correlación positiva satisfactoria entre el número de familias y especies contabilizadas en diversos inventarios. También pueden utilizarse otros subrogados, como vincular el número de ecosistemas y hábitats distintos que alberga una región y su diversidad específica. Sin embargo, actualmente se debate si existen correlaciones claras entre unos y otros, especialmente debido a la subjetividad que se produce en la práctica para la caracterización y cartografía de los ecosistemas (Williams 1996). En la elección de subrogados (p. ej. paisajes de suelos o diversidad de factores formadores en lugar de *edafotaxa*) debe alcanzarse un compromiso entre precisión de las medidas e información a bajo coste a la que puede acceder el experto (Williams 2000)

TABLA 2: Elección de subrogados con vistas a estimar la biodiversidad (Williams 1996)

TIPO DE SUBROGADO	Ventaja: Precisión de la medida de la diversidad de caracteres	Escala de subrogados para evaluar la diversidad de caracteres	Ventaja: Inventarios no costosos y unidades más aptas para la conservación de las especies
	Baja		Alta
<i>Subrogados ambientales</i>	↓	Riqueza de ecosistemas	↑
	↓	Riqueza de tipos climáticos	↑
	↓	Riqueza en clases del terreno	↑
	↓	Riqueza de clases de substratos	↑
<i>Subrogados de ensamblajes ambientales</i>	↓	Riqueza de unidades de paisaje	↑
	↓	Riqueza de hábitats	↑
<i>Subrogados de ensamblajes</i>	↓	Riqueza de tipos de comunidades	↑
	↓	Riqueza de tipos de vegetación	↑
<i>Subrogados taxonómicos</i>	↓	<i>Taxa</i> jerárquicamente superiores	↑
	↓	Especies / subespecies (riqueza)	↑
	↓	Taxonómica/filogenética (riqueza)	↑
	↓	Genes / riqueza de caracteres	↑
	Alta		Baja

A pesar del esfuerzo de los biólogos de la conservación, muchas de las relaciones entre posibles subrogados y la biodiversidad son muy mal conocidas. En consecuencia deben usarse con suma precaución, tras realizar los test y diseños oportunos, con vistas a detectar si las vinculaciones son aceptables. Una consecuencia de esta aproximación es que también suministra una “presunta” visión unificada de los tres niveles tradicionales de percibir la biodiversidad. En efecto, se parte de la diversidad genética como pilar de la estimación de la diversidad específica (estimación de la riqueza relativa del genoma) y de la ecosistémica (riqueza relativa de los diferentes procesos, que, en última instancia depende de los propios genes de las especies). Esta visión, defendida por Williams (1996, 2000), si bien es interesante a nivel conceptual, no nos parece más que un mero ejercicio intelectual. En cualquier caso, el uso de indicadores subrogados esta legitimado por la necesidad. Como veremos posteriormente, los autores han constatado que la edafodiversidad taxonómico es un excelente subrogado de la diversidad de especies y comunidades vegetales. Efectivamente, disponemos de datos aún no publicados que muestran como en la Península Ibérica, utilizando las cuencas de drenaje como una colección de muestras, la diversidad de la vegetación potencial esta fuertemente correlacionada con la de *edafotaxa*. En un apartado posterior abundaremos sobre otros resultados que apuntan en la misma dirección.

BIODIVERSIDAD EDÁFICA

El suelo es un subsistema con entidad propia dentro de los ecosistemas terrestres, que deriva del hecho de ser receptor neto de un flujo de energía contenido en la necromasa que se incorpora (García Álvarez 1989). Esta circunstancia tiene un carácter universal, al margen de la heterogeneidad de *edafotaxa* en el espacio y el tiempo, y da lugar a una gran

diversidad estructural de la biocenosis heterótrofa que es capaz de utilizar dicha energía, aunque también pueden reconocerse una considerable cantidad de mecanismos funcionales que dotan al suelo de una enorme diversidad funcional. La biocenosis edáfica *sensu stricto* está constituida mayoritariamente por microorganismos (bacterias, algas, hongos y protozoos), por la micro- y mesofauna, y por algún grupo conspicuo de macrofauna, como es el caso de los lumbrícidos. Según estimaciones actuales el número de especies de bacterias superaría la cifra de 30.000, los hongos incluyen más de 1.500.000 especies, las algas 6.000, los protozoos 10.000 y los nematodos 500.000 (Hawksworth y Mound 1991). Otros grupos de la fauna del suelo como colémbolos, ácaros u oligoquetos, también incluyen miles de especies y cada día se describen otras nuevas para la ciencia de todos los grupos mencionados.

A pesar de ello existen grandes complicaciones para identificar todas las especies de la microflora y la fauna edáficas presentes en un determinado suelo y ni la presencia de un elevado número de especialistas y la dedicación de una gran cantidad de tiempo, garantizan la identificación total. Todo ello nos da idea de la dificultad que presenta determinar la biodiversidad edáfica, en términos parecidos a la que se realiza, por ejemplo, con las especies vegetales presentes en un área determinada. Un problema añadido reside en la heterogeneidad espacial de la distribución (horizontal y vertical) de la biocenosis edáfica, que se concentra en los denominados “hot spots” de actividad (Coleman y Croosley 1996). Esta circunstancia se manifiesta hasta el extremo de que muestras recogidas a muy pocos centímetros de distancia, en un suelo con aparente uniformidad en sus propiedades físicas y químicas y en la disposición de la cobertura vegetal, presentan diferencias significativas cuando se realiza el recuento de los distintos grupos, sobre todo los más abundantes. Así, la condición de normalidad que

asumen muchos los modelos de distribución está ausente, y por ello empiezan a adoptarse aproximaciones estocásticas, entre ellas los métodos Monte Carlo citados con anterioridad, que han sido más utilizadas el estudio de variables abióticas.

La creciente necesidad, por parte de políticos y gestores, de disponer de criterios relevantes para hacer frente al progresivo deterioro y degradación del suelo, ha animado a diferentes autores a definir nuevos conceptos que, en muchas ocasiones, han sido utilizados como vicariantes del término biodiversidad. En la última década se han instalado en el ámbito de las ciencias del suelo los conceptos de *calidad del suelo* y *salud del suelo* (Doran y Parkin 1994, Larson y Pierce 1994, Doran y Safley 1997) que tratan de enlazar con la definición de sustentabilidad y resiliencia del suelo, basada en las denominadas “funciones del suelo” (Blum y Santelises (1994). Dichos conceptos utilizan como descriptores cierto número de variables bióticas sintéticas (biomasa microbiana, respiración del suelo, actividades enzimáticas, etc.), que están implicadas en procesos edáficos fundamentales, junto a otras características físicas y químicas del suelo. El concepto de calidad del suelo ha llegado a ser propuesto como paradigma para valorar la condición de sustentabilidad y como guía para las investigaciones y las políticas de conservación del suelo (Sojka y Upchurch 1999). Sin embargo ha ocasionado numerosas controversias y ha sido objeto de fuertes críticas (Sojka y Upchurch 1999), exponiendo la inconsistencia de un concepto que busca una aproximación holística al medio edáfico y reduce a un corto número de variables el criterio para la tipificación en suelos de diferente “calidad”, término que por otro lado tiene un componente teleológico, muy alejado de la dialéctica de los procesos naturales y los organismos implicados en ellos.

Debido a las dificultades para determinar la biodiversidad edáfica, en el sentido en que

se realiza en otras comunidades en las que el muestreo es más accesible, se han desarrollado líneas de trabajo que tratan de dilucidar las relaciones entre biodiversidad y funciones que tiene lugar en el subsistema edáfico (aunque no las funciones del suelo que mencionábamos anteriormente), asumiendo que existe una estrecha relación entre la riqueza de especies y los procesos clave que se desarrollan en el suelo, tales como las tasas de descomposición de la materia orgánica o el reciclado de nutrientes. De este modo se trata de conocer la incidencia de impactos sobre la microflora y la fauna edáficas, evitando algunas de las presunciones admitidas hasta el momento que atribuyen, por ejemplo, una relación directa entre la pobreza de diversidad de las comunidades epigeas (vegetación, avifauna, poblaciones de mamíferos, etc.) y la biocenosis del suelo.

ANTECEDENTES DE LOS ESTUDIOS DE GEODIVERSIDAD

Existen muy pocos antecedentes, tanto en la literatura ecológica como en la de las CC. de la Tierra, sobre geodiversidad y las relaciones entre biodiversidad y geodiversidad *s. l.* Por tanto, no resulta muy difícil realizar un examen exhaustivo de la misma. Exponemos a continuación un breve resumen.

Arnett y Conacher (1973) mostraron que la jerarquización de las cuencas de drenaje (proceso de estructuración temporal que podría, en principio, emular al de una sucesión ecológica) induce un incremento en la riqueza de unidades edafogeomorfológicas del sistema. Ibáñez *et al.* (1990) demostraron como la evolución o jerarquización de las cuencas incrementa su edafodiversidad o negentropía. Ibáñez *et al.* (1994) constatan que el proceso de incisión fluvial incrementa la riqueza y diversidad de los paisajes litológicos, geomorfológicos y edáficos, a la par que aumenta la dimensión fractal de la topografía. Así mismo, De Alba *et al.* (1993) com-

prueban como dentro de una misma cuenca, la riqueza y diversidad de unidades geomorfológicas aumenta según lo hace el rango o la jerarquía del cauce principal. Estos estudios han sido realizados en ambientes mediterráneos de Australia y España. En consecuencia, todo induce a pensar que según evoluciona un sistema con el tiempo, ya sea de carácter biótico o abiótico, se incrementa su diversidad y grado de organización espacial (Ibáñez *et al.* 1995d), como también predicen las Ciencias del Caos y de la Complejidad. Así pues, al menos a escala geológica, la erosión fluvial se comporta como un elemento generador de complejidad *s.l.* Dado que las cuencas son estructuras fractales, y que los mencionados estudios han sido elaborados a varias escalas, podemos postular que, desde esta perspectiva, los paisajes de suelos pudieran ser estructuras fractales (Ibáñez *et al.* 1995d).

Ibáñez *et al.* (1998a) muestran que, como en el caso de la biodiversidad, la estimación de la geodiversidad aumenta conforme lo hace el área muestreada. También comprueban como los modelos de distribución de los paisajes de suelos, suelen ajustarse preferentemente a las distribuciones logaritmo-normales, como sucede con los datos biológicos. Sin embargo, al pasar a escalas globales emergen distribuciones más equitativas (Ibáñez *et al.* 1998a), como en el caso de la biodiversidad. Finalmente, al dividir la edafosfera en función de la extensión ocupada por cada *edafotaxa*, se obtiene una distribución de palo quebrado, es decir la más equitativa (Ibáñez *et al.* 1997; 1998a).

Como puede observarse, al utilizar metodologías procedentes del campo de la ecología al estudio de las estructuras abióticas del paisaje, emergen rasgos comunes hasta hora insospechados. Estos indicios permiten inferir la posibilidad de una existencia de regularidades universales comunes a ambos. ¿Que propiedades organizativas comparten?. Probablemente que se trate de sistemas abiertos disipativos al borde del caos. Si esto es así,

podría abordarse la génesis de una nueva síntesis transdisciplinar que abarcara, al menos a la mayor parte de las estructuras y procesos de la superficie terrestre (Ibáñez y García-Álvarez 1991, Ibáñez *et al.* 1991, 1995a, 1997, 1998a y b). Al contrario de la opinión general (Gell-Mann 1995, Morin 1990) los procesos de autoorganización no parecen ser patrimonio de los sistemas biológicos (Ibáñez *et al.* 1991 & 1995a, 2001b, 2001c).

Williamson (1981) detecta la existencia de una ley potencial, o lo que es lo mismo una relación lineal en escalas logarítmicas, entre el número de unidades litológicas distintas y el área, a partir de mapas geológicos. Este autor concluye diciendo que:

*“Si este patrón fuera ubicuo, entonces, como mínimo, algunas SPARs detectadas para plantas vasculares podrían derivarse directamente de los patrones espaciales del ambiente abiótico en las cuales se desarrollan, mientras que las SPARs para el mundo animal se deberían también a los patrones bióticos, a los del mundo vegetal, o a los de ambos, simultáneamente” (ver también los resultados y argumentos expuestos Rafe *et al.* 1985).*

Cody (1983) observa que la diversidad de la avifauna en las islas del Golfo de California se incrementa con el área muestreada, lo cual es un resultado normal en la bibliografía ecológica. Este autor sugiere que sus resultados podrían deberse a la geomorfología de las cuencas de drenaje. Según Cody, las islas de mayor tamaño albergan cuencas de mayor rango (más estructuradas y jerarquizadas), en las que aparece un mayor número de unidades geomorfológicas de origen fluvial que en las cuencas de menor rango, características de las islas más pequeñas. Por tanto las primeras también disfrutan de más tipos de comunidades riparias. Esta misma hipótesis es defendida para las cuencas de drenaje continentales por Ibáñez *et al.* (1990, 1994), Saldaña *et al.* (1996) e

Ibáñez y Carrera (1999) los cuales hacen un análisis detallado de las relaciones entre rango (complejidad) de las cuencas y la edafodiversidad taxonómica. Aunque Ibáñez *et al.* (1990) no lo explicitan, de los resultados que se muestran en sus gráficas se deriva también una ley potencial entre el número de *edafotaxa* y el rango y tamaño de las cuencas. Posteriormente, Ibáñez y Carrera (1999) encuentran, para el conjunto de la Península Ibérica, leyes potenciales similares entre el rango y tamaño de las cuencas y la diversidad, tanto de fitocenosis potenciales como de *edafotaxa*. Ibáñez y De Alba (2000) postulan que la relación potencial entre el área y la edafodiversidad potencial debería ser ubicua. Phillips (2001) encuentra evidencias empíricas en ese sentido, al analizar las relaciones edafodiversidad-área en una cronosecuencia de terrazas en EE.UU. Por su parte, tanto Rafe (1983) como Usher (1985) exploran las relaciones especies-área en ambientes cársticos del Reino Unido, concluyendo que las clasificaciones micro-edafo-geomorfológicas de los hábitats analizados, son mejores predictoras del número de especies vegetales que el área *per se*.

Johnson y Simberloff (1974) observan que, al menos en el caso de las Islas Británicas, la edafodiversidad de los paisajes de suelos predice mejor la riqueza en plantas vasculares que el área, latitud, distancia al continente, y otras variables abióticas. Estos autores sugieren que el papel jugado por los suelos en la biodiversidad vegetal podría indicar que la heterogeneidad de las estructuras abióticas del hábitat, más que el área en sí misma, o los postulados de la Teoría de la Biogeografía Insular, serían los mecanismos subyacentes generadores de la diversidad biológica. En consecuencia el área podría ser en sí misma sólo un indicador indirecto de la diversidad de hábitat. Sin embargo, Johnson y Simberloff no se atreven postular ninguna hipótesis articulada y sugieren que: “*las pruebas definitivas deberían esperar*

la investigación de científicos ingeniosos que diseñaran un experimento crítico a este respecto”. Ibáñez *et al.* (2001b), vuelven a analizar los datos de Johnson y Simberloff (1974), detectando que tanto las SPARs, como las relaciones edafodiversidad-área, se ajustan a una ley potencial con un exponente cercano (plantas vasculares) o igual a 0.25 (Figura 14), tal como postula la Teoría de la Biogeografía Insular. Del mismo modo Ibáñez *et al.* (2001a), para el mismo archipiélago, detectan una relación potencial entre el área y el relieve (altitud máxima). Estos autores también muestran como los índices de diversidad incrementan con el área de estas islas, mientras que los algoritmos para la estimación de la S_{max} (riqueza máxima) y sus representaciones gráficas son idénticas a los mostrados para los datos biológicos en la literatura. Paralelamente, los modelos de distribución de abundancia se ajustan a series geométricas (equivalentes a pequeñas muestras) en las islas pequeñas o más erosionadas (equivalente a impacto ambiental), mientras que los ensamblajes de las islas grandes (y del conjunto de todas las islas, equivalente a una muestra grande) se ajustan a la distribución logaritmo-normal, como lo hacen los datos ecológicos bajo las mismas circunstancias. En otras palabras, detectan que los argumentos esgrimidos por May (1975) respecto a los DAMs para los organismos biológicos, también son válidos para entes abióticos, como son los suelos. Finalmente, Ibáñez *et al.* (2001a,) encuentran una relación potencial, con un exponente de 0.25, entre la edafodiversidad taxonómica y el área de las Islas del Egeo. Estos autores postulan, como Cody, que el incremento del tipo de suelos con el tamaño de la isla podría deberse al aumento paralelo del número de unidades geomorfológicas. Del mismo modo, encuentran relaciones potenciales entre el área y el relieve (altitud máxima de las Islas). Estos autores constatan la veracidad de los resultados y las conclusiones conocidas bajo el

término de ley de Korack (Korack 1938), en contra de las manifestaciones de Mandelbrot (1982.). Esta ley predice, partiendo también de los datos de las islas del Egeo, que la abundancia-tamaño de los sistemas insulares se ajusta a una ley potencial que, al menos para el caso del Egeo, posee un exponente

de 0.50. También cabe recordar aquí como las leyes de Horton (1945), ampliamente contrastadas concernientes a la evolución de las cuencas de drenaje también predicen que la relación abundancia-tamaño de estas unidades geomorfológicas se ajusta a una ley potencial.

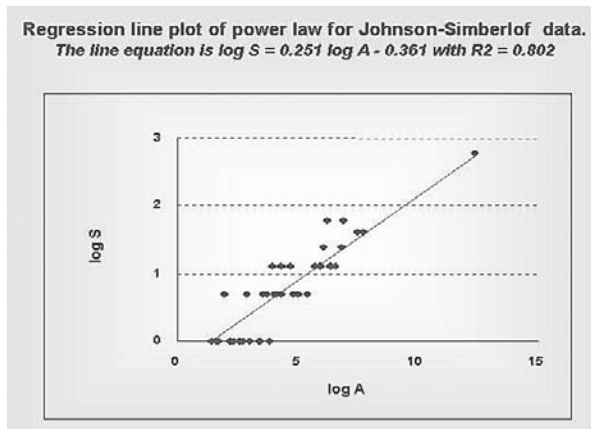


FIGURA 14: Distribución potencial de los edafotaxa en las islas del Egeo según el rango de tamaños ($z = 0.251$)

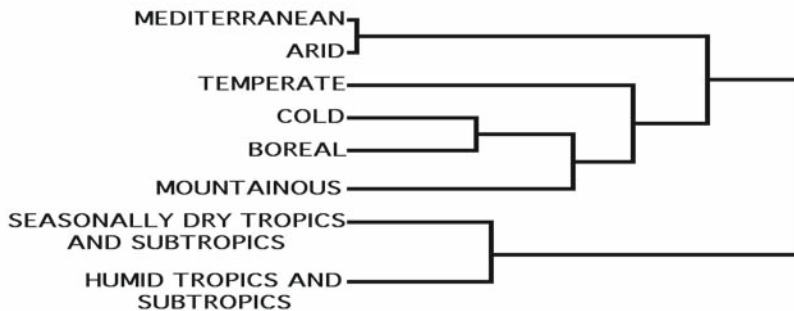


FIGURA 15: Dendrograma de la diversidad ϵ mostrando la relación entre los distintos edafomas en función de sus respectivas composiciones en edafotaxa

Por su parte, Ibáñez *et al.* (1995b, 1995c, 1998a) abordan un análisis de la diversidad β a escala continental, tanto de Europa como a escala planetaria. En el primer caso constatan como los paisajes de suelos mediterráneos, a

la par de ser más diversos que los de los climas templados, poseen estrechas afinidades entre sí. A nivel planetario se demuestra la existencia de una concatenación latitudinal clara, de la que sólo se desmarcan los eda-

fomas de alta montaña y los mediterráneos, teniendo todos los restantes más afinidad con sus vecinos que con los más lejanos (Figuras 15 y 16).

Finalmente, MacBratney (1992, 1995), Ibáñez (1995, 1996) e Ibáñez *et al.* (1998b, 2001b) propone el diseño de redes de reservas naturales de suelos, con vistas al mantenimiento de la edafodiversidad como parte integrante del patrimonio geológico. Ibáñez *et al.* (2001b), a partir de los resultados del Egeo ya mencionados, elaboran una metodología apta para el diseño de redes de reservas naturales de suelos capaces de preservar tanto la edafodiversidad taxonómica como la biodiversidad albergada en los suelos. Así, para el caso de los sistemas Insulares del Egeo, estos autores comprueban como son suficientes 45 km² de territorio para conservar toda la edafodiversidad presente en sus más de 10.000 km².

Al margen de lo ya indicado, los ensamblajes de *edafotaxa* en las islas del Egeo mostraron ser subconjuntos anidados (Ibáñez y Recatalá, datos pendientes de publicación) pasando la prueba de los tests estadísticos. Resulta sorprendente que en la proposición original de la teoría por sus autores se hablara de migraciones y extinciones como mecanismos generadores de tales subconjuntos. Sin embargo estos pueden sustituirse por vocablos edafogenéticos sin que se altere el resultado.

Como puede deducirse, las regularidades detectadas en las entidades abióticas ensayadas (paisajes de suelos, *edafotaxa*, unidades geomorfológicas y litológicas) son sorprendentemente semejantes a las mostradas en la literatura ecológica para los organismos vivos. Debido a que los resultados en ecología son interpretados en términos biológicos, los antecedentes señalados pueden ser relevantes al menos en tres aspectos diferentes (Ibáñez, 2001b): (i) ¿cuáles son las razones de las semejanzas y diferencias obtenidas entre los recursos bióticos y abióticos? (ii)

¿deberá la teoría ecológica modificar algunos de sus fundamentos una vez comprobadas las semejanzas mencionadas? y (iii) ¿cuáles son sus implicaciones para la gestión y evaluación ambiental?.

El primer apartado nos conduce a discernir entre regularidades de bajo nivel (biológicas, edafológicas) y de alto nivel (p. ej. aplicables al conjunto de los sistemas superficiales terrestres, tanto bióticos como abióticos). Mientras las primeras son necesariamente inconmensurables entre entidades de naturaleza tan dispar como *edafotaxa* y *biotaxa*, las segundas podrían analizarse mediante las herramientas disponibles en las denominadas ciencias de la complejidad. A pesar de ello existen indicios de que en ambos casos se comportan como estructuras disipativas, con patrones semejantes de autoorganización espacial y temporal que conducen hacia un incremento de su complejidad (Ibáñez *et al.* 1991 1995d; Phillips 1993, 1999). Los dos siguientes apartados parecen tener una respuesta explícita. Las implicaciones para el futuro de la edafología son mayores de lo que pudieran imaginarse. El análisis comparado de los recursos bióticos y edafológicos podría servir para corroborar o refutar algunas de las teorías vigentes, como la Teoría de la Biogeografía Insular (MacArthur y Wilson 1967), o la denominada Teoría Lognormal (Preston 1962a, b), sobre las cuales ya existen serias polémicas (Tokeshi 1993; Rosenzweig 1998) y proposiciones alternativas (Tokeshi 1993). Si esto es cierto, serviría para relanzar la edafología en ámbitos del conocimiento que hoy disfrutan de un gran prestigio, como lo es la conservación de los recursos biogeosféricos. Las implicaciones para la gestión y evaluación ambiental pueden ser amplias. Así, por ejemplo, en ausencia de los inventarios biológicos apropiados (muy frecuente en los países en vías de desarrollo), los mapas de suelos podrían utilizarse como indicadores de la biodiversidad de plantas vasculares

o la del propio suelo (Ibáñez *et al.* 2001b). Debe tenerse en cuenta que no existe ningún inventario exhaustivo de la biodiversidad del sistema edáfico, por cuanto tal tarea requeriría cuantiosas inversiones y la participación de un número de especialistas desproporcionado. Por el contrario, los mapas de suelos son muy comunes, incluso en los países poco desarrollados.

En lo que concierne al diseño de reservas naturales de suelos, nuestras conclusiones, basadas en los resultados previamente expuestos, así como por ciertas consideraciones teóricas son los siguientes: (i) la mejor entidad edafológica a considerar son las asociaciones o paisajes de suelos, ya que los *edafotaxa* forman parte de un *continuum* con vinculaciones estructurales y funcionales dentro de dichos paisajes, por lo que no tiene sentido conservarlos como tal sin riesgo de ser alterados; (ii) La unidad geomorfológica más apta para conservar los edafopaisajes es la cuenca de drenaje, por cuanto canaliza y mantiene la funcionalidad en los paisajes de suelo de los flujos de energía y materia; (iii) es posible maximizar la edafodiversidad de una reserva de suelos, seleccionando las

cuenclas con mayor diversidad de edafopaisajes y los edafopaisajes con mayor diversidad de *edafotaxa*. Por razones prácticas, las cuencas seleccionadas deben ser lo más pequeñas posibles, pero respetando los criterios (i) y (ii). En consecuencia, sugerimos un simple procedimiento anidado de dos pasos. Debe tenerse en cuenta que tanto en biología de la conservación, como en gestión ambiental, las cuencas van adquiriendo paulatinamente un mayor reconocimiento. Adicionalmente la rareza, por ejemplo algunos paleosuelos muy antiguos, y la representatividad son criterios adicionales que pueden tener interés en casos concretos, pero también son más difíciles de detectar debido tanto a la naturaleza de las clasificaciones edafológicas como a los procedimientos convencionales usados en el inventario de los suelos. Sin embargo, la naturalidad y la forma sólo son criterios a considerar bajo situaciones muy concretas. Por su parte, los métodos de selección de áreas basados en el concepto de complementariedad, en la mayor parte de los casos, ofrecen más ventajas sobre los sustentados en los puntos calientes de riqueza y rareza.

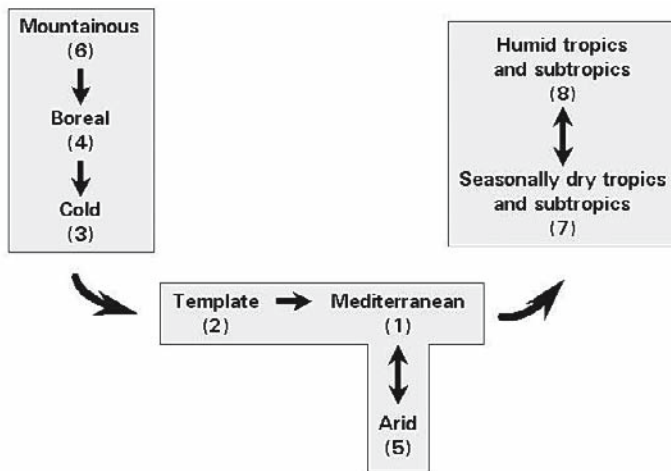


FIGURA 16: Árbol de conexiones mínimas (un tipo de análisis multivariante que muestra la relación latitudinal de los distintos edafomas en función de su composición de sus respectivas composiciones en *edafotaxa*)

Finalmente hay que indicar, como ya ha quedado patente, que los *edafotaxa* pueden ser utilizados como subrogados de la biodiversidad. La conservación de *edafotaxa* bajo distintos usos del suelo (vegetación potencial, pastos, matorrales, usos tradiciones sustentables, etc.) permite preservar, sin su conocimiento previo, la hasta ahora mal estudiada, aunque esencial, biodiversidad de los suelos. Un valor añadido en el diseño de reservas de suelos, especialmente cuando sobre ellas se desarrolla la vegetación potencial, es que pueden identificarse y catalogarse “suelos de referencia” (benchmark soils), con vistas al diseño y desarrollo de programas de monitorización de la calidad de los suelos, que tan de moda están hoy en día. Obviamente, los criterios utilizados para la confección de las taxonomías de suelos hasta la fecha, muy sesgados por criterios agronómico-productivistas, son muy mejorables con vistas a la conservación de los recursos edafológicos. Sin embargo, debido a que son los únicos universalmente aceptados y aplicados, especialmente los de la FAO y la USDA, también son los únicos que permiten abordar análisis comparativos (Ibáñez *et al.* 2001b, c). Hasta el momento los mapas de atributos o caracteres basados en herramientas geoestadísticas tan sólo permiten elaborar clasificaciones *ad hoc*, por lo que no cumplen con el criterio anteriormente aludido y no se puede comparar la edafodiversidad de distintos hábitats, regiones y biomas (Ibáñez *et al.* 2001c).

BIODIVERSIDAD Y GEODIVERSIDAD DE LOS PAISAJES MEDITERRÁNEOS

Los ambientes mediterráneos se encuentran entre los más diversos del planeta en cuanto a organismos vivos (Pianka 1983), suelos, litología, geomorfología, tipos de regímenes fluviales, subtipos climáticos, etc. (Ibáñez *et al.* 1992; 1995c, 1996, 1997, 1998a; Hobbs *et al.* 1995; Blondel y Aronson 1995). Según Rivas Martínez (1993) el clima mediterráneo

posee el mayor número de subtipos bioclimáticos del mundo. De acuerdo con Paton *et al.* (1995), la distribución de los suelos a escala planetaria se encuentra condicionada esencialmente por la tectónica de placas, ya que esta última determina también la distribución de los materiales litológicos y de los rasgos megatopográficos. Desde el punto de vista de la tectónica de placas, bajo clima mediterráneo se presentan todos los tipos de segmentos litosféricos posibles (Paton 1996): (i) centros de placa en Australia, Sudáfrica y Península Ibérica; (ii) márgenes compresivos en toda la Cuenca Mediterránea, California y Chile; (iii) Márgenes tensionales en ciertas áreas insulares como las Islas Canarias (Ibáñez *et al.* 1997, 1998a).

Por su parte, la Península Ibérica es una microplaca tectónica en si misma, por lo que alberga una enorme diversidad litológica, tectónica y fisiográfica. Como consecuencia de todo ello, la diversidad de *edafotaxa* por unidad de área, bajo clima mediterráneo, es la mayor del globo y la Península es la más edafodiversa de la vertiente norte de la Cuenca Mediterránea (Ibáñez *et al.* 1995b, 1995c, 1997, 1998a).

La enorme biodiversidad de los ambientes mediterráneos no es discutida por nadie, al contrario que su origen. Posiblemente, este último obedezca a la acción combinada de múltiples causas. Entre ellas cabría mencionar tanto la mencionada diversidad de clima, litología y suelos, como sus respectivas historias geológica y paleoecológica y, finalmente, la milenaria acción antrópica que ha actuado a modo de motor de especiación, condicionando las características de su biota en toda la Cuenca Mediterránea (Ibáñez *et al.* 1995c, 1996, 1997; Hobbs *et al.* 1995; Blondel y Aronson 1995). Quizás, en este contexto, debiera tenerse en cuenta la extraordinaria fragmentación espacial de los biomas mediterráneos a escala planetaria, si tenemos en cuenta su reducida extensión, así como las repercusiones que ello acarrea en

los mecanismos de especiación. De hecho, Schultz (1995) afirma que se trata del bioma más fragmentado de todos. Como consecuencia, la suma de sus historias paleoambientales es también enormemente diversa. Así, por ejemplo, debido a que los ambientes mediterráneos no sufrieron la erosión glaciaria pleistocena, permanece un gran número de superficies geomorfológicas antiguas con suelos policíclicos. En consecuencia también se presentan diversos tipos de cronosecuencias (p. ej. glacis encajados, sistemas de terrazas fluviales bajo antiguas superficies terciarias, terrazas marinas). Esta alta diversidad también es propiciada por la abundancia de subtipos climático.

Adicionalmente a la diversidad especies, la diversidad de biocenosis (β diversidad) en los ambientes mediterráneos también es excepcional (Hobbs *et al.* 1995; Blondel y Aronson 1995), tanto por la diversidad de hábitats (heterogeneidad espacial), como por la milenaria presión antrópica (p. ej. frecuencia de incendios intencionados, agricultura de rozas en áreas de montaña). Según Blondel y Aronson (1995), el mantenimiento de esta alta diversidad en mosaico requiere un régimen de perturbaciones en el espacio y el tiempo, mayoritariamente de origen humano, impredecible a corto pero no a largo plazo. De hecho, algunos autores consideran que estas estructuras paisajísticas se comportan, en sí mismas, como una metacomunidad (Blondel 1986, 1987). Desafortunadamente, como ya hemos mencionado, no se han investigado las posibles interacciones y retroalimentaciones entre las diversidades de distintos recursos (p. ej. los efectos de la edafodiversidad sobre la biodiversidad).

Es necesario precisar que los paisajes de suelos en la Cuenca Mediterránea no deben considerarse como sinónimos de los que se dan bajo climas mediterráneos. Ibáñez *et al.* (1998a) comentan como sobre los centros de placa (p. ej. las Mesetas Centrales españolas, aunque muy deformadas por los procesos tec-

tónicos), los *edafotaxa* suelen ser diferentes de los que surgen en los márgenes comprensivos de la cuenca Mediterránea *s.s.* En el primer caso, cuando no han sufrido la erosión de los hielos cuaternarios, aparecen suelos muy profundos y evolucionados sobre gruesos mantos de alteración. Por el contrario, en el segundo caso dominan los *edafotaxa* más someros y poco evolucionados. Sin embargo, estos últimos paisajes de suelos son también los de mayor edafodiversidad. Por ejemplo, en Australia y ciertos enclaves de la microplaca Ibérica, aparecen paleosuperficies, como las rañas pliocénicas, con suelos muy antiguos (Acrisoles, Alisoles, Plintosoles) que cubren saprolitas de decenas de metros de profundidad. Estas se estructuran verticalmente en horizontes de diferente morfología, según su grado de alteración. Cuando se localizan en piedemontes, los paleopaisajes mencionados suelen ir acompañados de corizas ferruginosas (ferricretas). Se trata de modelados, sedimentos y suelos muy semejantes a los de los trópicos secos con vegetación sabanoide. La antigüedad de estos enclaves sobrepasa la edad actualmente estimada para el origen del clima mediterráneo (Suc 1982, 1984). Son pues paisajes policíclicos que comenzaron sus avatares bajo condiciones subtropicales secas. Por tanto, resulta difícil identificar que suelos son típicos de los climas mediterráneos. ¿Existen *edafotaxa* cuya génesis es representativa de los climas mediterráneos?. La bibliografía está repleta de vaguedades e imprecisiones, al no tenerse en cuenta, la acción conjugada de todos los factores formadores y regiones mediterráneas del mundo simultáneamente (Ibáñez *et al.* 1997). Ibáñez *et al.* (1997) enfatizan sobre los rasgos más relevantes de los paisajes de suelos mediterráneos en el contexto global de la edafosfera. Ibáñez *et al.* (1997) y Dazzi y Monteleone (1998) sugieren que la acción antrópica ha generado una pérdida de edafodiversidad en los ambientes mediterráneos.

En un trabajo reciente Ibáñez (1997) propone utilizar criterios macrofitoclimáticos y tectónicos con vistas a la elaboración de un mapa de edafomas de Europa a escala 1: 10.000.000. El producto producido puede mejorarse si se segregan, adicionalmente, las áreas que sufrieron la erosión glaciocuaternaria de las que no la padecieron. El criterio macrobioclimático recoge la acción simultánea de los factores formadores como clima y vegetación. Por otro lado, la perspectiva

tectónica realiza la misma labor con la litología y fisiografía e introduce el factor tiempo a nivel edafológico, segregando los suelos monocíclicos de los policíclicos. Por tanto, esta metodología incluye la representación de todos los factores formadores de Jenny (1941, 1961, 1980). En la tabla 3 se expone la segmentación de la edafosfera de la Península Ibérica sobre la base de los criterios mencionados.

TABLA 3: Edaforegionalización de España (Ibáñez *et al.* 1997)

VERTIENTES	<i>Cantábrica</i>	<i>Mediterránea</i>	<i>Atlántica</i>	<i>Islas Canarias</i>			
MACROBIOCCLIMAS	<i>Templado</i>	<i>Mediterráneo</i>	<i>Mediterráneo</i>	<i>Mediterráneo</i>			
SEGMENTOS DE PLACA	<i>Compresivo</i>	<i>Compresivo</i>	<i>Centro de Placa</i>	<i>Tensional</i>			
Superficie cubierta por cada edafotaxa	(%)	(%)	(%)	(%)			
Leptosoles	42.81	Calcisoles	37.66	Cambisoles	26.26	Cambisoles ¹	
Regosoles	25.90	Leptosoles	22.36	Calcisoles	22.14	Calcisoles ¹	42.58
Cambisoles	23.02	Regosoles	11.72	Leptosoles	18.65	Leptosoles ²	
Luvisoles	3.46	Luvisoles	6.63	Luvisoles	10.24	Regosoles ²	42.33
Calcisoles	1.83	Cambisoles	6.56	Regosoles	7.25	Luvisoles	7.78
Podzoles	1.41	Fluvisoles	5.92	Fluvisoles	5.30	Andosoles	5.20
Fluvisoles	0.56	Phaeozems	3.27	Acrisoles	3.35	Solonchaks	1.14
Histosoles	0.53	Gypsisoles	2.81	Vertisoles	2.05	Arenosoles	0.50
Phaeozems	0.48	Solonchaks	2.49	Arenosoles	1.75	Vertisoles	0.47
		Vertisoles	0.33	Planosoles	1.02		
		Acrisoles	0.13	Solonchaks	0.88		
		Andosoles	0.05	Gypsisoles	0.85		
		Planosoles	0.04	Phaeozems	0.21		
		Podzoles	0.03	Podzoles	0.04		
				Kastanozems	0.01		
Riqueza de edafotaxa	9	14	15	9			

(1): Cambisoles y Calcisoles suman el 42.58%; (2): Leptosoles y Regosoles suman el 42.33 %

REFERENCIAS

- Arnett, R.R. y Conacher, A.J. 1973. Drainage basin expansion and the nine unit land-surface model. *Aus. Geograph.*, 12: 237-249.
- Arrhenius, O. 1921. Species and area. *J. Ecol.*, 9: 95-99.
- Arrhenius, O. 1923. On the relation between species and area, a reply. *Ecology*, 4: 90-91.
- Atmar, W. y Patterson, B.D. 1993. The measure of order and disorder in the distri-

- bution of species in fragmented habitats. *Oecologia*, 96: 373-382.
- Atmar, W. y Patterson, B.D. 1995. The nestedness temperature calculator: a visual basic program, including 294 presence-absence matrices. AICS Res., Inc., University Park, New Mexico, and The Field Mus., Chicago.
- Auerbach, M. y Shmida, A. 1987. Spatial scale and the determinants of plant species richness. *Tree*, 2, 238-242.
- Begon, M., Harper, J.L. y Townsend, C. R. 1990. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. 2nd edn. Blackwell Sci. Publications, Boston, MA.
- Bell, S.S., McCoy, E.D. y Mushinsky, H.R. (Editors) 1991. *Habitat structure; The Physical Arrangement of Objects in Space*. 438 pp, Chapman and Hall, London.
- Blondel, J. 1986. *Biogéographie Évolutive*, Masson, París.
- Blondel, J. 1987. From biogeography to life history theory: a multithematic approach. *J. Biogeogr.*, 14: 405-422.
- Blondel, J. y Aronson, J. 1995. Biodiversity and ecosystems function in the Mediterranean Basin: human and non-human determinants. In (pp. 43-119), G.W. Davis & D.M. Richardson (eds.), *Mediterranean Type Ecosystems. The Function of Biodiversity*. Springer, Berlin, 366 p.
- Blum, W.E.H. y Santelises A.A. 1994. A concept of sustainability and resilience based on soil functions. In: Greenland, D.J. y Szabolcs, I. (eds). *Soil Resilience and Sustainable Land Use*. CAB International, Wallingford, pp535-542.
- Boswell, M.T. y Patil, G.P. 1971. Chance mechanisms generating the logarithmic series distribution used in the analysis of number of species and individuals. In: G.P. Patil, E.C. Pilelou and W.E. Waters (eds.) (pp. 99-130), *Statistical Ecology* Vol. 3. Penn State Univ. Press.
- Brillouin, L., 1956. *Science and Information Theory*. Academic Press, New York, 320 pp.
- Bullock, J.A. 1971. The investigations of samples containing many species. 1. Sample description. *Biol. J. Linn. Soc.*, 3: 1-21.
- Bulmer, M.G. 1974. On fitting the Poisson Lognormal distribution to species abundance data. *Biometrics*, 30: 101-110.
- Cain, S.A. 1938. The species-area curve. *Amer. Midland Nat.*, 19: 573-581.
- Camargo, J.A., 1999. On the concept of pedodiversity and its measurement. *Letter Geoderma*, 93: 335-338.
- Chao, A. 1984. Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* 11, 265-270.
- Chao, A. 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal matchability. *Biometrics*, 43: 783-791.
- Chao, A. y Lee, S.M. 1992. Estimating the number of classes via sample coverage. *Journal of the American Statistical Association*, 87: 210-217.
- Claridge, M. F. y Wilson, M.R. 1978. British insects and trees: a study in island biogeography or insect/plant coevolution? *American Naturalist*, 112: 451-456.
- Cody, M. 1983. The land birds.. In T.J. Case and M.L. Cody (eds.), (pp. 21-245) *Island Biogeography in the Sea of Cortez*, Berkeley, Univ. Of California.
- Coleman, B.D., 1981. On random placement and species-area relations. *Mathemat. Biosci.*, 54: 191-215.
- Coleman, D.C. y Crossley Jr., D.A. 1996. *Fundamentals of Soil Ecology*. Academic Press, San Diego, 205 pp.
- Coleman, M. D., Mares, M. D., Willig, M. R. y Hsieh, Y.H. 1982. Randomness, area, and species richness. *Ecology* 63: 1121-1133.
- Colwell, R. K. y Coddington, J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through

- extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B)*, 345: 101-118.
- Colwell, R.K. y Coddington, J.A. 1995. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation, In: D.L. Hawksworth, 1995. *Biodiversity: Measurement and Stimulation*. Chapman & Hall in association with the Royal Society, London, 140 p.
- Connor, E.F. y McCoy, E.D. 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *Am. Nat.*, 113: 791-833.
- Connor, E.F. y Simberloff, D. 1978. Species number and compositional similarity of the Galapagos flora and avifauna. *Ecol. Monogr.*, 48: 219-248.
- Csuti, B., Polasky, S. Williams, P.H. Pressey, R.L., Camm, J.D., Kershaw, M., Kiester, A.R., Dwons, B., Hamilton, R., Huso, M. y Shar, K. 1997. A comparison of reserve selection algorithms using data on terrestrial vertebrates in Oregon. *Biological Conservation*, 80: 83-97.
- Cutler, A.H. 1991. Nested faunas and extinction in fragmented habitats. *-Conserv. Biol.*, 5: 496-505.
- Cutler, A.H. 1994. Nested biotas and biological conservation: metrics, mechanisms, and meaning of nestedness. *Landscape Urb. Plan.*, 28:73-82.
- Cutler, A.H. 1998. Nested patterns of species distribution: Processes and Implications. In: M.L. McKinney and J.A. Drake (eds), (pp.212-231), *Biodiversity dynamics*, Columbia Univ. Press, N.Y 528 pp.
- Currie, D.J. y Paquin, V. 1987. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature*, 329: 326-327.
- Dazzi, C. y Monteleone, S. 1998. Consequences of human activities on pedodiversity of soils: a case study in a vineyard area in south-east Sicily. *Proceedings 16th ISSS Congress*, Montpellier, France.
- De Alba, S., Saldaña, A., Ibáñez, J.J., Zinck, A. y Pérez González, A. 1993. Repercusiones de la evolución de los sistemas de incisión fluvial sobre la complejidad de los paisajes geomorfológicos en áreas con superficies de tipo raña. In: Pinilla, A. (ed.), *La Raña en España y Portugal*. Monografía nº 2 del Centro de CC. Medioambientales, CSIC, Madrid.
- De Cola, L. 1985. The lognormal estimates of macroregional city-size distributions, 1950-1970. *Environment and Planning*, 17: 1637-1652.
- Di Castri, F. and Younès, T. 1996. Introduction: biodiversity, the emergence of a new scientific field. Its perspectives and constraints. In: (pp. 1-11), F. di Castri & T. Younès (eds.), *Biodiversity, Science and Development*. Towards a New Partnership. CAB Int., UK, 646 pp.
- Doran, J.W. y Parkin, T.B. 1994. Defining and assessing soil quality. In: Doran, J.W., Coleman, D.C., Bezdicek, D.F. y Steward B.A. (eds), *Defining Soil Quality for a Sustainable Environment*. Soil Science Society of America, Special Pub., 35. Madison, Wisconsin, pp 3-21
- Durrett, R. y Levin, S. 1996. Spatial models for species-area curves. *J. Theor. Biol.*, 179: 119-127.
- Faith, D.P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biol. Conserv.*, 61: 1-10.
- Faith, D.P. 1994. Phylogenetic patterns and the quantification of organismal biodiversity. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B*, 345: 45-58.
- FAO-UNESCO, 1971-1981. *Soil Map of the World*, 1:5,000,000. Vols 1-10. Paris, UNESCO.
- Fisher, R.A., Corbet, A.S. y 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.
- Frontier, S. 1987. Applications of fractal theory to ecology. In P. Legendre and L. Legendre (eds), 1987 (pp. 335-378),

- Developments in Numerical Ecology. Speinger Verlag, Berlin.
- Gage, I. y Tett, P.B. 1973. The use of log-normal statistics to describe the benthos of Lochs Etive and Crean. *J. Anim. Ecol.*, 42: 373-382.
- Game, M. 1980. Best shape of nature reserves. *Nature*, 287: 630-631.
- García Alvarez, A. 1989. Caracterización Biológica de Suelos Representativos de la Región Central. Una Aproximación al Conocimiento de la Dinámica del Subsistema Edáfico en Ambientes Mediterráneos. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 221 pp.
- Gaston, K. J. (ed.), 1996a. Biodiversity: A Biology of Numbers and Difference. Blakwell, 396 pp.
- Gaston, K. J. 1996b. Species richness: measure and measurement. In: K. J. Gaston (ed.) (pp. 77-113) Biodiversity: A Biology of Numbers and Difference. Blakwell, 396 pp.
- Gaston, K. J. y Williams, P.H. 1996. Spatial Patterns in taxonomic diversity. In: K. J. Gaston (ed.) (pp. 202-229) Biodiversity: A Biology of Numbers and Difference. Blakwell, 396 pp.
- Gell-Mann, M. 1995. El Quark y el Jaguar. Tusquets, Barcelona, 413.
- Gilbert, F.S. 1980. The equilibrium theory of biogeography: fact or fiction. *J. Biogeography*, 7: 209-235.
- Gleason, H.A. 1922. On the relation of species and area. *Ecology* 3: 158-162.
- Gleason, H.A. 1925. Species and area. *Ecology*, 6: 66-74.
- Gould, S.J. 1979. An allometric interpretation of species-area curves: the meaning of the coefficient. *Amer. Nat.*, 114: 335-343.
- Gray, J.S. 1979. Pollution-induced changes in populations. *Phil. Trans. R. Soc. London Ser. B*, 286: 545-561.
- Gray, J.S. 1981. Detecting pollution-induced changes in communities using the log-normal distribution of individuals among species. *Mar. Pollut. Bull.*, 12: 173-176.
- Gray, J.S. 1983. Use and misuse of the log-normal plotting method for detection of effects of pollution- a reply to Shaw *et al.* (1983). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 11: 203-204.
- Gray, J.S. y Mirza, F.B. 1979. A possible method for detecting pollution induced disturbance on marine benthic communities. *Mar. Pollut. Bull.*, 10: 142-146.
- Gray, J.S. y Pearson, T.H. 1982. Objective selection of sensitive species indicative of pollution-induced change in benthic communities. 1. Comparative methodology. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 9: 111-119.
- Green, D. M. 1991. Chaos, fractals and non-linear dynamics in evolution and phylogeny. *Tree*, 6: 333-337.
- Hawksworth, D.L. (ed.), 1995. Biodiversity: Measurement and Estimation. Chapman & Hall in association with the Royal Society, London, pp. 65-73.
- Hawksworth, D.L. y Mound, L.A. 1991. Biodiversity databases: the crucial significance of collections. In: Hawksworth, D.L. (ed.), *The Biodiversity of Microorganisms and Invertebrates: Its Role in Sustainable Agriculture*. CAB International, Wallingford, pp 17-29
- Heck, K.L., Jr., van Belle, G. y Simberloff, D. 1975. Explicit calculation of the rarefaction diversity measurement and the determination of sufficient sample size. *Ecology*, 56: 1459-1461.
- Heltshel, J. y Forrester, N. E. 1983. Estimating species richness using the jackknife procedure. *Biometrics* 39: 1-11.
- Hill, M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54: 427-432.

- Hobbs, R.J., Richardson, D.M. y Davis, G.W. 1995. Mediterranean-type ecosystems: opportunities and constraints for studying the function of biodiversity. In (pp. 1-42), G.W. Davis & D.M. Richardson (eds.), *Mediterranean Type Ecosystems. The Function of Biodiversity*. Springer, Berlin, 366 p.
- Hopkins, B., 1955. The species area relations of plant communities *J. Ecol.*, 43: 409-426.
- Horton, R.E. 1945. Erosional development of streams and their drainage basins: hydrophysical approach to quantitative morphology. *Geol. Soc. Am. Bull.*, 56: 275-370.
- Huggett, R.J. 1995. *Geocology: An Evolutionary Approach*. Routledge, London, UK, 320 p.
- Hughes, R.G., 1986. Theories and models of species abundance. *American Naturalist*, 128: 879-899.
- Humphries, C.J., Williams, P.H. y Vane-Wright, R.I. 1995. Measuring biodiversity value for conservation. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 26: 93-111.
- Hurlbert, S.H., 1971. The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, 52: 577-586.
- Huston, M.A., 1994. *Biological Diversity*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 681 pp.
- Hutchinson, G.E. 1953. The concept of pattern in ecology. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 105: 1-12.
- Ibáñez, J.J., 1995. Pedodiversity: pedometrics and ecological research. *Pedometron.*, 4: 2-5.
- Ibáñez, J.J., 1996. A introduction to pedodiversity analysis. *ESSC Newsletter*, 1/1996: 11-17.
- Ibáñez, J.J., Carrera, C., 1999. Diversity and Scaling Laws. International Workshop on Chaotic Dynamics and Fractals in Geosciences. E.T.S.I. Agrónomos, Madrid, (September 14-17), Madrid (dissertation).
- Ibáñez, J.J. y De Alba, S. 1999. On pedodiversity concept and its measurement. A Reply. *Geoderma*, 93: 339-344.
- Ibáñez, J.J. y De Alba. 2000. Pedodiversity and scaling laws: sharing Martín and Rey's opinion on the role of the Shannon Index. as a measure of diversity. *Geoderma*, 98: 5-9.
- Ibáñez, J.J. y García Álvarez, A. 1991. Los suelos y el cambio global. Un enfoque histórico-termodinámico. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 28: 349-375.
- Ibáñez, J.J., Carrera, C., Caniego, J., López-Lafuente, A. y San-José, F. 2001a. Pedodiversity and soilscapes area-relationships in Aegean islands. Pedometrics 2001: Application of Pedometrics. 4th Conference of the WG on Pedometrics, IUSS (oral presentation and proceedings, Gent, September, 2001).
- Ibáñez, J.J., De-Alba, S., Bermúdez, F.F. y García-Álvarez, A., 1995a. Pedodiversity concepts and tools. *Catena*, 24: 215-232.
- Ibáñez, J.J., De-Alba, S. y Boixadera, J., 1995b. The pedodiversity concept and its measurement: application to soil information systems. In: D. King, R.J.A. Jones and A.J. Thomasson (Editors), *European Land Information System for Agro-Environmental Monitoring*, JRC, EU, Brussels, pp. 181-195.
- Ibáñez, J.J., De-Alba, S. y García Álvarez, A. 1995d. Aportaciones del caos a las ciencias de la tierra (estructura, evolución y dinámica del modelado terrestre. In: (pp. 43-80), Ibáñez, J.J. & Machado, C. (Editores), *Análisis de la Variabilidad Espacio-Temporal y Procesos Caóticos en Ciencias Medioambientales*, Geoforma-CSIC, 308 p. Logroño.
- Ibáñez, J.J., De-Alba, S., Lobo, A. y Zucarello, V., 1998a. Pedodiversity and global soil patterns at coarser scales (with Discussion). *Geoderma*, 83: 199-201.

- Ibáñez, J.J., Fernández-Seoane, L., and García-Álvarez, A. 2001. Proposal for Scientific Rationality, Quantitative Criteria and Practical Implications in the Design of a Network of Natural and Semi-Natural Soil Reserves (pp. 37-39). 4th International Conference - Pedometrics 2001: Applications of Pedometrics. International Union of Soil Sciences (Gent, September 19-21, 2001).
- Ibáñez, J.J., García-Álvarez, A., González-Rebollar, J.L. & Imeson, A.C. 1995c. Mediterranean soils and Climatic Change: An overview. In: S. Zwerver, R.S.A.R. van Rompaey, M.T.J. Kok & M.M. Berk (eds.) Climate Change Research: Evaluation and Policy Implications (pp.751-756). Studies in Environmental Sciences n° 56B, Elsevier, Amsterdam.
- Ibáñez, J.J., González-Rebollar, J.L., García Álvarez, A. y Saldaña, A. 1997. Los goecosistemas mediterráneos en el espacio y el tiempo. In: J.J. Ibáñez, B. Valero & C. Machado (Editores) (pp. 27-130), La Evolución del Paisaje Mediterráneo en el Espacio y el Tiempo. Implicaciones en la desertificación. Geoforma, Logroño, 478 p.
- Ibáñez, J.J., Jiménez-Ballesta, R. y García-Álvarez, A., 1990. Soil landscapes and drainage basins in Mediterranean mountain areas. *Catena* 17: 573-583.
- Ibáñez, J.J., Jiménez, R. y García-Álvarez, A. 1991. Sistemología y termodinámica en edafogénesis. II. Suelos, estructuras disipativas y teoría de catástrofes. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 28: 237-254.
- Ibáñez, J.J., López-Lafuente, A. y Lobo, A. 1996. Cambio climático y acción antrópica en el Mediterráneo. Lecciones del Pasado. In: (pp. 183-204), Erosión y Recuperación de Tierras en Áreas marginales. T. Lasanta & J.M. García Ruíz (eds.), Instituto de Estudios Riojanos & Soc. Esp. Geomorf., Logroño.
- Ibáñez, J. J., Montanarella, L. y Boixadera, J. 2001c. The search of a new paradigm in pedology: a driving force for new soil classification approaches. . International Symposium on Soil Classification; FAO, USDA Natural Resources Conservation Service, European Soil Buró, HSSS, HWARD (October 8th-12th, 2001, Budapest-Velence). (en prensa).
- Ibáñez, J.J., Pérez, A., Jiménez-Ballesta, R., Saldaña, A. y Gallardo, J., 1994. Evolution of fluvial dissection landscapes in Mediterranean environments. Quantitative estimates and geomorphological, pedological and phytocenotic repercussions. *Z. Geomorph. N.F.*, 38: 105-119.
- Ibáñez, J.J., Ruíz-Ramos, M., Carrera, C., 1999. Diversity, Power Laws and Fractals in Mental Constructs: Biological and Pedological Taxonomies. International Workshop on Chaotic Dynamics and Fractals in Geosciences. E.T.S.I. Agrónomos, Madrid, (September 14-17), Madrid (dissertation).
- Ibáñez, J.J., Saldaña, A. y De-Alba, S., 1998b. In Discussion of: J.J., Ibáñez, S., De-Alba, A., Lobo, A. V., Zucarrello, Pedodiversity and global soil patterns at coarser scales *Geoderma*, 83: 206-214.
- IUCN, UNEP, WWF. 1980. World Conservation Strategy: living resource conservation for sustainable development. IUCN, Gland, Switzerland.
- James, F. C. y Rathbun, S. 1981. Rarefaction, relative abundance, and diversity of avian communities. *Auk*, 98: 785-800.
- Jenny, H. 1941. Factors of soil formation. McGraw-Hill, N.Y., 281 p.
- Jenny, H. 1961. Derivation of state factor equation of soil and ecosystems. *Soil. Sci. Soc. Am. Proc.*, 25: 385-388.
- Jenny, H. 1980. The Soil Resource: Origin and Behaviour, Springer, N.Y.

- Johnson, M.P. y Simberloff, D.S. 1975. Environmental determinants of island species numbers in the British Isles. *J. Biogeography*, 1: 149-154.
- Johnson, M.P. y Raven, P.H. 1973. Species number and endemism: *The Galapagos Archipelago revisited*. *Science*, 179: 893-895.
- Kempton, R.A., 1979. Structure of species abundance and measurement of diversity. *Biometrics*, 35: 307-322.
- Kempton, R. A. y Taylor, L.R. 1974. Log-series and log-normal parameters as diversity determinants for the *Lepiloptera*. *J. Anim. Ecol.*, 43: 381-389.
- Kempton, R. A. y Taylor, L. R. 1976. Models and statistics for species diversity. *Nature*, 262: 818-820.
- Kilburn, P.D. 1963. Exponential values for the species-area relation. *Science*, 141: 1276.
- Kilburn, P.D. 1966. Analysis of the species area relation. *Ecology*, 47: 831-843.
- Kirkpatrick, J.B. 1983. An iterative method for establishing priorities for the selection of nature reserves: an example from Tasmania. *Boil. Conserv.*, 25: 127-134.
- Korak, J. 1938. Deux types fondamentaux de distribution statistique. *Bull. De l'Institut International de Statistique*, 30: 295-299.
- Korvin, G., 1992. *Fractal models in Earth Sciences*. Elsevier, The Netherlands, 396 pp.
- Larson, W.E. y Pierce, F.J. 1994. The dynamics of soil quality as a measure of sustainable management. In: Doran, J.W., Coleman, D.C., Bezdicek, D.F. y Stewart B.A. (eds), *Defining Soil Quality for a Sustainable Environment*. Soil Science Society of America, Special Pub., 35. Madison, Wisconsin, pp 37-51
- Lawton, J.H. y MacGarvin, M. 1986. The organization of herbivore communities. In: J. Kikkawa and D.J. Anderson, *Community Ecology: Pattern and Process* (pp. 163-186). Blackwell, Oxford.
- Leopold, L. B., Wolman, M. G. & Miller, J. P. 1964. *Fluvial Processes in Geomorphology*. Freeman, San Francisco, CA, 522pp.
- MacArthur, R.H., 1957. On the relative abundance of bird species. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 43: 293-295.
- MacArthur, R.H., 1960. On the relative abundance of species. *American Naturalist*, 94: 25-36.
- MacArthur, R.H. 1964. Environmental factors affecting bird species diversity. *American Naturalist*, 98: 387-397.
- MacArthur, R.H., 1965. Patterns of species diversity. *Biol. Rev.*, 40: 510-533.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17, 373-387.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, 203 pp.
- Magurran, A.E., 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Croom Helm, London, 179 pp.
- Maldonado, A. 1972. El Delta del Ebro. Estudio Sedimentológico y Estratigráfico. *Bol. Estratigráfico* 1, 486 pp. Barcelona
- Mandelbrot, B.B., 1967. How long is the coast of Britain. Statistical self-similarity and fractional dimensions. *Science*, 156, 636-638.
- Mandelbrot, B.B. 1975. Stochastic models of earth's relief, the shape and fractal dimension of the coastlines, and number-area rule for islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 72: 3825-3828.
- Mandelbrot, B.B. 1977. *Fractals, Fun, Chance, and Dimension*. W.H. Freeman, San Francisco, CA.
- Mandelbrot, B., 1982. *The Fractal Geometry of Nature*, 468 pp. W.H. Freeman.
- Mares, M. A. 1992. Neotropical mammals and the myth of Amazonian biodiversity. *Science*, 255, 976-979.
- Margalef, R., 1972. Homage to E.Hutchinson, or why is there an upper limit to diversi-

- ty?. *Trans. Connect. Acad. Art Sci.*, 44: 211-235.
- Margalef, R. 1996. *Diversidad y Biodiversidad: el Lenguaje y el Diccionario de la Vida*. Conferencia pronunciada en la Residencia de Estudiantes del CSIC (15 de Octubre de 1996).
- Marqués, M. A. 1984. *Les formacions Quaternàries del Delta del Llobregat*, 281 pp; Insti. d'Est. Catalans, Arxius Secció Ciències, 71, Barcelona.
- Martín, M.A. y Rey, J.M. 2000. On the role of Shannon's entropy as a measurement of heterogeneity. *Geoderma*, 98: 1-3.
- May, R.M., 1975. Patterns of species abundance and diversity. In: M.L. Cody and J.M. Diamond (Editors), *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard Univ. Press, Cambridge, MA., pp. 81-120.
- May, R.M. 1981. Patterns in multispecies communities. In: R.M. May (Editor), (pp. 197-227). *Theoretical Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford..
- May, R.M., 1995. Conceptual aspects of the quantification of the extent of biological diversity. In: D.L. Hawksworth (Editor), *Biodiversity. Measurement and estimation*. Chapman and Hall in association with the Royal Society, London, pp. 13-20.
- McBratney, A.B., 1992. On variation, uncertainty and informatics in environmental soil management. *Australian Journal of Soil Research*, 30: 913-935.
- McBratney, A.B., 1995. Pedodiversity. *Pedometron*, 3: 1-3.
- McBratney, A.B., Odeh, I.O.A. Bishop, T.F.A., Dumbbar, M.S. & Shatar, T.M. 2000. An overview of pedometric techniques for use in soil survey. *Geoderma*, 97: 293-307.
- McGuinness, K.A. 1984. Equations and explanations in the study of species-area curves. *Biol. Rev.*, 59: 423-440.
- McNaughton, S.J. y Wolf, L.L., 1970. Dominance and the niche in ecological systems. *Science*, 169: 131-139.
- Miller, R. J. y Wiegert, R. G. 1989. Documenting completeness, species-area relations, and the species-abundance distribution of a regional flora. *Ecology*, 70: 16-22.
- Minelli, A., 1993. *Biological Systematics. The State of the Art*. Chapman & Hall, London, 387 pp.
- Morin, E. 1994. *Introducción al Pensamiento Complejo*, Gedisa, Barcelona, 167 pp (traducido del original francés, ESF editeur, París, 1990).
- Mosterín, J. 1984. *Conceptos y Teorías en la Ciencia*. Alianza Univ. Madrid, 220 pp.
- Motomura, I. 1932. On the statistical treatment of communities. *Zool. Mag. Tokyo*, 44: 379-383.
- Odeh, I.O.A., 1998. In Discussion of: J.J., Ibáñez, S., De-Alba., A., Lobo, A. V., Zucarello, Pedodiversity and global soil patterns at coarser scales *Geoderma*, 83: 203-205.
- Odum, H.T., Cantfon, J.E. y Kornicker, L.S. 1960. An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species-individual distributions, species entropy, ecosystem evolution and the meaning of a species-variety index. *Ecology*, 41: 395-399.
- O'Neill, R. V., 2000. Ecosystems on the landscape: the role of space in ecosystems theory. In: S.E. Jørgensen and F. Müller (Editors), (pp. 447-463), *Handbook of Ecosystems Theories and Management*. Lewis Publishers, NY, 583 pp.
- Palmer, M. W. 1991. Estimating species richness: The second-order jackknife reconsidered. *Ecology*, 72: 1512-1513.
- Patil, G. P. y Taillie, C. 1979. An overview of diversity. In: *Ecological Diversity in Theory and Practice* (ed. J. F. Grassle, G. P. Patil, W. Smith & C. Taillie),

- (pp. 3-27). Fairland, MD: International Cooperative Publishing House.
- Paton, T.R., Humphreys, G.S. y Mitchell, P.B. 1996. *Soils, A New Global View*. UCL Press. London, 213.
- Patterson, B. D. 1990. On the temporal development of nested subsets patterns of species composition. *Oikos*, 59: 330-342.
- Patterson, B.D. y Atmar, W 1986: Nested subsets and the structure of mammalian faunas and archipelagos (pp. 65-82). In: *Island Biogeography of Mammals*. (eds. Heaney, L.R. & B.D. Patterson). Biol. J. Linn. Soc. 28 (1&2) and Academic Press, London.
- Peet, R.K., 1974. The measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. System.* , 5: 285-307.
- Phillips, J.D. 1993. Stability implications of the state factor model of soils as a nonlinear dynamical system. *Geoderma*, 58: 1-15.
- Phillips, J. D. 1999. *Earth Surface Systems*. Blackwell, 180 pp.
- Phillips, J.D. 2001. The relative importance of intrinsic and extrinsic factors in pedodiversity. *Annals of the Association of American Geographers* (in press).
- Pianka, E.R., 1983. *Evolutionary Ecology*. Harper and Row, New York.
- Pressey, R.L., Johnson, I.R. y Wilson, P.D. 1994. Shades of irreplaceability: toward a measure of the contributions of sites to a reservation goal. *Biodiv. Conserv.* , 3: 242-262.
- Preston, F.W., 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology* , 29: 254-283.
- Preston, F.W. 1960. Time and space and the variation of species. *Ecology*, 41, 611-627.
- Preston, F.W. 1962a. The canonical distribution of commonness and rarity. Part I. *Ecology* , 43: 185-215.
- Preston, F.W. 1962b. The canonical distribution of commonness and rarity. Part II. *Ecology* , 43: 410-432.
- Preston, F.W. 1969. *An Introduction to Mathematical Ecology*. Wiley, NY.
- Rafe, R. W., 1983. *Species Area Relationships in Conservation*. Phil thesis, University of York..
- Rivas Martínez, S. 1993. *Global Bioclimatics: Bioclimatic Classification System of the World*. (incluye: Bioclimatic Map of Europe at the Scale 1:10.000.000, Itineraria Geobotánica, 9 (en prensa).
- Rosenzweig, M.L., 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 436 pp.
- Rosenzweig, M.L., 1998. Preston's Ergodic Conjecture: the accumulation of species in space and time. In: M.L. McKinney & J.A. Drake (eds.), (pp. 311-348). *Biodiversity Dynamics*, Columbia Univ. Press, 528 pp.
- Rosenzweig, M.L., 1999. In: *Species diversity*, In: J. McGlade (ed.), (pp. 249-281) *Advanced Ecological Theory*. Blackwell. 353 pp.
- Routledge, R.D. 1980. The form of species abundance distribution. *J. Theor. Biol.* **82**: 547-558.
- Saldaña, A. 1997. *Complexity of Soils and Soilscares Patterns on the Southern slopes of the Ayllón Range, Central Spain: A GIS-Assisted Modelling Approach*. ITC Publ. N° 49, Enschede, NL.
- Saldaña, A., Ibáñez, J.J., Stein, A. & Zink, A. 1996. Variabilidad espacial de las propiedades de los suelos en las terrazas del Río Henares. IV Congreso de la Soc. Española de Ciencias del Suelo: La Información de Suelos para el Siglo XXI: Volumen I, 237-242, ETSI Agrónomos, Lleida, Catalunya. SECS-Univ. Lleida.
- Saldaña, A., Ibáñez, J.J., Zinck, A., Pérez-González, A. & de Alba, S. 1993. Repercusiones de la evolución de los sistemas de incisión fluvial sobre la complejidad de los paisajes geomorfológicos en áreas con superficies de tipo raña. In: *Symposium sobre la Raña*, (celebrado

- en octubre de 1992), (p. 81-93), (SECS-CSIC-CAM).
- Saldaña, A., Stein, A. & Zinck, J. A. 1998: Spatial variability of soil properties at different scales within three terraces of the Henares River. *Catena* **28**:139-153.
- Sattler, R., 1986. Biophilosophy. Analytic and Holistic Perspectives. Springer-Verlag, 284 pp.
- Schoener, T.W. 1976. The species area relation within archipelagos: models and evidence from island land birds. Proc. Int. Ornithol. Congress **16**: 629-642.
- Schultz, J. 1995. The Ecozones of the World. Springer-Verlag, Berlin, 449 pp.
- Shafer, C.L. 1990. Nature Reserves: Island Theory and conservation practice. Smithsonian Institution Press. Washington.
- Shannon, C.E. 1948. A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal* **23**: 379-423
- Shmida, A. y Wilson, M.V. 1985. Biological determinants of species diversity. *J. Biogeography* **12**: 1-20.
- Simberloff, D. 1976. Species turnover and equilibrium island biogeography. *Science* **194**: 572-578.
- Smith, E. P. y van Belle, G. 1984. Non parametric estimation of species richness. *Biometrics* **40**: 119-129.
- Soberon, M. J. y Llorente, B. J. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* **7**: 480-488.
- Sojka, R.E. y Upchurch, D.R. 1999. Reservations regarding the soil quality concept. *Soil Society of America Journal* **63**: 1039-1054
- Southwood, T.R.E., 1996. Natural communities: structure and dynamics. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.(B)* **351**: 1113-1129.
- Southwood, R.R.E. y Henderson, P. A. 2000. *Ecological Methods*, Third Edition, Blackwell Science, 2000. 575 pp.
- Stenseth, N.C. 1979. Where have all species gone? On the nature of extinction and the Red Queen Hypothesis. *Oikos* **33**: 196-227.
- Suc, J.P. 1982. Palynostratigraphie et paléoclimatologie du Pliocène et du Pleistocène inférieur en Méditerranée nord-occidentale. *C.R. Acad. Sci. Paris* **292**: 1003-1008.
- Suc, J.P.: 1984. Origin and Evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature* **307**: 429-432.
- Sugihara, G., 1981. $S = CA^z \approx 1/4$. A reply to Connor and McCoy. *American Naturalist* **117**: 790-793.
- Sugihara, G. y May, R.M., 1990. Applications of fractals in Ecology. *Tree*, **5**: 79-86.
- Taylor, L.R., 1978. Bates, Williams, Hutchinson -a variety of diversities. In: I.A. Mound and N. Warloff (Eds.), *Diversity of Insect Faunas: 9th Symposium of the Royal Entomological Society*. Blackwell, Oxford., pp. 1-18.
- Tokeshi, M. 1993. Species abundance patterns and community structure. *Advances in Ecological Research* **24**, 112-186.
- Turcotte, D.L., 1992. *Fractals and Chaos in Geology and Geophysics*. Cambridge Univ. Press., Cambridge, 210 pp.
- UNEP, 1992. Convention on Biological Diversity. Nairobi, June. UNEP.
- Usher, M.B., 1985. Implications of species-area relationships for wildlife conservation. *J. Environ. Manage.* **21**: 181-191.
- Usher, M.B., 1991. Habitat structure and the design of nature reserves. In: S.S. Bell, E.D. McCoy and H.R. Mushinsky (Editors) (pp. 374-391), *Habitat structure; The Physical Arrangement of Objects in Space*. Chapman and Hall, London.
- Van der Ploeg, S.W.F., 1986. Wildlife conservation evaluation in the Netherlands: a controversial issue in a small country. In: M.B. Usher (editor), (pp. 161-180), *Wildlife Conservation Evaluation*. Chapman and Hall, London.

- Vane-Wright, R.I., Humphries, C.J. y Williams, P.H. 1991. What to protect?. Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation* **55**: 235-254.
- Vane-Wright, R.I. 1996. Identifying priorities for the conservation of diversity: systematic biological criteria within a socio-political framework. In: K. J. Gaston (ed.) (pp. 309-344), *Biodiversity: A Biology of Numbers and Difference*. Blakwell, 396 pp.
- Webb, D.J. 1974. The statistics of relative abundance and diversity. *J. Theor. Biol.* **43**: 277-292.
- Whittaker, R.H. 1970. *Communities and Ecosystems*. McMillan, London.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* **21**: 213-251.
- Whittaker, R.H. (Ed.), 1977. *Ordination and Classification of Plant Communities*. Junk, The Hague, 800 pp.
- Williams, C.B., 1947. The logarithmic series and its application to biological problems. *J. Ecol.* **84**: 253-272.
- Williams, C.B., 1964. *Patterns in the Balance of Nature*, Academic Press, N.Y. 324 pp.
- Williams, P. H. 1996. Measuring biodiversity value. *World Conservation [formerly IUCN Bull.]* **1**:12-14].
- Williams, P.H. 2000. World Map <http://www.nhm.ac.uk/science/projects/worldmap/key.htm>
- Williams, P.H. y Gaston, K. J. 1994. Measuring more of biodiversity: can higher-taxon richness predict wholesale species richness?. *Biological Conservation* **67**: 211-217.
- Williams, P.H. y Humphries, C.J. 1996. Comparing character diversity among biotas. *Spatial Patterns in taxonomic diversity*. In: K. J. Gaston (ed.) (pp. 54-76), *Biodiversity: A Biology of Numbers and Difference*. Blakwell, 396 pp.
- Williams, P.H., Gaston, K.J. y Humphries, C.J. 1994. Do conservationists and molecular biologists value differences between organisms in the same way?. *Biodiversity Letters*. **2**: 67-78.
- Williams, P.H., Gibbons, D., Margules, C., Rebelo, A., Humphries, C.J. y Pressey, R. 1996. A comparison of richness hotspots, rarity hotspots and complementary areas for conserving diversity using British birds. *Conservation Biology*, **10**: 155-174.
- Williams, P.H., Prance, G.T., Humphries, C.J. y Edwards, K. S. 1996. Promise and problems in applying quantitative complementary areas for representing the diversity of some Neotropical plants (families Dichapetalaceae, Lecythidaceae, Caryocaraceae, Chrysobalanaceae and Proteaceae). *Biol. J. Linnean Soc.*, **58**, 125-157.
- Williamson, M. H., 1981. *Island Populations*. Oxford Univ. Press, 286 pp.
- Williamson, M. 1988. Relationships of species number to area, distance and other variables. In: A.A. Myers and P.S. Giller (Editors), (Chaper 4), *Analytical Biogeography*. Chapman and Hall, London.
- Willis, J.C., 1922. *Age and Area*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 259 pp.
- Willis, J.C., and Yule, G.U., 1922. Some statistics of evolution and geographical distribution in plants and animals. and their significance. *Nature* **109**: 177-179.
- Wilson, E.O., 1992. *The Diversity of Life*. The Belnap Press of the Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass. (Spanish translation by Critica, 1994, 410 pp.).
- Wright, D.H. 1983. Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* **41**: 496-506.
- Wright, D.H. y J.H. Reeves. 1992. On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia* **92**: 416-428.
- Wyllie, J.L. y Currie, D.J. 1993. Species-energy theory and patterns of species richness: I. Patterns of bird,

angiosperm, and mammal species richness on islands. *Biological Conservation* **63**: 137-144.

Zipf, G.K. 1949. Human Behaviour and the Principle of Least Effort. 1st edn. Fafner, NY.

Zipf, G.K. 1965. Human Behaviour and the Principle of Least Effort. 1st edn. Fafner, NY.