



ARTÍCULO DE REVISIÓN

Divide y vencerás: revisión de métodos para la partición de la diversidad regional de especies en sus componentes alfa y beta

Divide and conquer: a review of methods to partition the regional species diversity into its alpha and beta components

LAURA C. PEREYRA^{1,*} & CLAUDIA E. MORENO²

¹ Centro de Investigaciones y Transferencia de Jujuy, CONICET, Universidad Nacional de Jujuy, Av. Bolivia 1711 (4600), San Salvador de Jujuy, Argentina-Instituto de Bio y Geociencias del NOA (IBIGEO), Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta, Mendoza 2 (4400), Salta, Argentina.

² Centro de Investigaciones Biológicas, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Apdo. Postal 69-1, Pachuca, Hidalgo, México

*Autor correspondiente: lcpereyra@conicet.gov.ar

RESUMEN

Hace más de medio siglo Robert Whittaker propuso que la diversidad regional (diversidad γ) podía ser dividida en dos componentes: α y β . A lo largo de los años surgieron dos formas básicas para relacionar estos tres componentes de la diversidad de especies: un método aditivo y otro multiplicativo. Ambos métodos de partición difieren en sus propiedades, expresiones e interpretaciones, y cada vez son más utilizados para analizar los patrones de diversidad α y β a través de múltiples escalas. Recientemente se han generado contribuciones importantes sobre las propiedades, usos y limitaciones de estos métodos de partición de la diversidad. El propósito de este trabajo es revisar la evolución de los conceptos de partición de la diversidad γ en sus componentes α y β , a través de sus formas aditiva y multiplicativa, haciendo una síntesis del marco conceptual y metodológico de ambas aproximaciones. Además, se plantea un ejemplo hipotético de aplicación de ambos métodos en un diseño jerárquico a través de varias escalas para explicar el significado biológico de los valores obtenidos. El método de partición multiplicativo de la diversidad es el que debe usarse si los objetivos del estudio son medir la diversidad verdadera de especies, mientras que el método aditivo puede ser útil para medir la diferenciación absoluta entre comunidades con unidades fácilmente entendibles. Los métodos de partición de la diversidad son una parte importante del estudio de la diversidad en paisajes heterogéneos, y sus resultados pueden ser utilizados para la toma de decisiones en biología de la conservación.

Palabras clave: Diseño jerárquico, diversidad gamma, “diversidad verdadera”, riqueza de especies, recambio de especies.

ABSTRACT

More than half a century ago Whittaker proposed that the regional diversity (γ) could be divided into two components: α and β . Over the years two basic ways to relate these three components of species diversity emerged: an additive and a multiplicative method. Both methods of diversity partitioning differ in their properties, expressions and interpretations, and have been increasingly used to analyze patterns of α and β diversity across multiple scales. Recently, important contributions have been generated on the properties, uses and limitations of these methods. The purpose of this paper is to review the evolution of the concepts of partitioning gamma diversity components, through additive and multiplicative forms, making a synthesis of the conceptual and methodological framework of both approaches. As a conclusion, if the aim of the study is to measure the true diversity, we should use the multiplicative diversity partitioning method. Diversity partitioning methods are an important part of the study of diversity in heterogeneous landscapes, and its results can be used for decision making in conservation biology.

Key words: Gamma diversity, hierarchical design, species richness, species turnover, true diversity.

INTRODUCCIÓN

La variación de la diversidad de especies en el espacio y en el tiempo ha sido un tópico central en campos como la ecología y la

biogeografía (e.g., de Candolle 1855, Gleason 1922, Rosenzweig 1995) y, más recientemente, en biología de la conservación (e.g., Jost et al. 2010). El estudio de esta variación puede ser útil para realizar comparaciones

cualitativas o cuantitativas entre regiones, o entre taxa determinados, y para explorar patrones y procesos ecológicos (Scheiner et al. 2011). En 1960 Whittaker propuso la idea de que la diversidad de especies total de un área geográfica dada (diversidad regional o γ) se puede dividir en dos componentes: la diversidad dentro de las comunidades que integran dicha área (diversidad α) y el cambio en la composición de especies entre comunidades (diversidad β). Los trabajos de Whittaker (1960, 1972) establecieron una base fructífera para décadas de investigación acerca de los componentes α , β y γ de la diversidad de especies (Calderón-Patrón et al. 2012). Por ejemplo, estos componentes se han propuesto como bases analíticas para evaluar el impacto de las actividades humanas en la biodiversidad (Halffter 1998) y han sido utilizados cada vez con mayor frecuencia para analizar los patrones de diversidad α y β con distintos grupos biológicos, a diferentes escalas y en distintos escenarios biogeográficos (e.g., Halffter et al. 2005, Veech & Crist 2010). Mediante la partición de la diversidad se puede cuantificar la variación espacial y temporal en la diversidad de especies, lo que permite examinar posibles relaciones entre los distintos componentes de la misma y el funcionamiento del ecosistema (Ricotta 2007). Por ejemplo, resulta interesante saber si la productividad de un ecosistema se debe a su alto número de especies (diversidad α) o a la variedad de papeles funcionales derivados del recambio de especies (diversidad β).

A lo largo de los años surgieron dos formas básicas para dividir la diversidad γ : un método que relaciona a las diversidades α y β de forma aditiva, y otro que lo hace de forma multiplicativa. Ambos métodos difieren en sus propiedades, expresiones e interpretaciones (Jost 2007, Veech & Crist 2010, Tuomisto 2010, Chao et al. 2012).

En un foro en la revista "Ecology" titulado "Partitioning diversity", organizado y editado por Aaron Ellison (2010), se publicaron contribuciones importantes en medio de un productivo debate sobre las propiedades, usos y limitaciones de los distintos métodos de partición de la diversidad (e.g., Baselga 2010, Jost 2010, Ricotta 2010, Veech & Crist 2010, Wilsey 2010). Si bien hay quienes argumentan que aún falta un consenso en cuanto a si la

división de la diversidad γ en sus componentes α y β tiene que ser aditiva o multiplicativa (Anderson et al. 2011), actualmente se cuenta con mayor claridad sobre la cuantificación e interpretación de dichos componentes (Chao et al. 2012).

El propósito de este trabajo es revisar la evolución de los conceptos de partición de la diversidad, a través de sus formas aditiva y multiplicativa, haciendo una síntesis del marco conceptual y metodológico de ambas aproximaciones. Para ello, presentamos una breve reseña histórica de los dos métodos, repasando tanto las ventajas como las desventajas planteadas para los mismos. Además, mediante un ejemplo hipotético que simula el estudio de diversidad de anfibios en un ambiente heterogéneo, demostramos el uso de ambos métodos y el significado biológico de los componentes que se derivan de ellos.

EL ORIGEN DE LA PARTICIÓN DE LA DIVERSIDAD

Los componentes α , β y γ de la diversidad son dependientes de la escala y se relacionan a través de un modelo multiplicativo: $\gamma = \alpha \times \beta$ (Whittaker 1960). Este primer método de partición de la diversidad resultó importante ya que no se había establecido hasta el momento una relación matemática entre los componentes de la misma (Gering & Crist 2002).

Siguiendo la propuesta de partición multiplicativa, el componente β de la diversidad se obtiene dividiendo a la diversidad γ por la diversidad α promedio de las comunidades. El mayor inconveniente de este método es precisamente que la diversidad β es adimensional, a diferencia de las diversidades α y γ , cuyas unidades son las especies. Esta diferencia dificulta la comparación entre los distintos componentes de la diversidad (Lande 1996, Ricotta & Marignani 2007).

RESURGIMIENTO DE UNA VIEJA IDEA: LA PARTICIÓN ADITIVA

Casi de manera simultánea al trabajo de Whittaker (1960), McArthur et al. (1966) y Levins (1968) desarrollaron independientemente ecuaciones que dividían a la diversidad de forma aditiva. Ninguna de estas dos aproximaciones propuso explícitamente a la partición aditiva como un método analítico para

examinar los componentes de la diversidad de las especies, por lo que pasaron desapercibidas por casi una década (Veech et al. 2002, Ricotta 2005). En 1975 Allan realizó una revisión del método desarrollado por Lewontin (1972), el cual planteaba que la diversidad promedio total de un sitio dado es igual a la diversidad promedio de los microhábitats dentro del mismo, siempre que estos sean idénticos. De esta forma, Allan (1975) reconoció que este método podía ser utilizado para dividir la diversidad en sus componentes, pero dado que el autor tampoco relacionó de forma explícita a la partición aditiva con los términos de diversidades α , β y γ , este método también resultó poco utilizado.

Treinta años después de la propuesta de McArthur et al. (1966), el método aditivo de partición de la diversidad volvió a surgir gracias al trabajo realizado por Lande (1996), el cual ubica por primera vez a la partición aditiva en el contexto de los conceptos de diversidad α , β y γ de Whittaker. Este método relaciona a los componentes de la diversidad a través de un modelo matemático aditivo: $\gamma = \alpha + \beta$. Un aspecto importante del trabajo de Lande (1996) fue la utilización de la partición aditiva de tres medidas distintas: 1) la riqueza de especies, 2) el índice de entropía de Shannon, y 3) el índice de Gini-Simpson. Para cada una de estas medidas, Lande (1996) derivó fórmulas adaptadas para los componentes α , β y γ (Moreno 2001). Así, estos tres componentes pueden ser medidos a partir de la riqueza de especies, o a través de algún índice de diversidad que combine la riqueza con la equidad en la distribución de las abundancias relativas de las especies.

Una de las ventajas que presenta este método por encima del método multiplicativo es que expresa a la diversidad β en las mismas unidades que la diversidad α , lo que permite describir y comparar las contribuciones relativas de ambos componentes a la diversidad total, a través de escalas temporales o espaciales de muestreo (Lande 1996, Crist et al. 2003). Esta fue una de las razones principales por las que la partición aditiva se volvió un método popular para el análisis de la diversidad, y gracias a la creación del software libre Partition (Veech & Crist 2009), el método de partición aditiva de la diversidad fue muy difundido y utilizado.

Un problema crítico que presenta el método aditivo es que cuando la diversidad es alta, los valores del índice de Gini-Simpson para las diversidades α y γ se acercan a la unidad, y dado que con la partición aditiva la diversidad β se define como $\gamma - \alpha$, entonces β tenderá a cero, sin importar el grado de diferenciación en la composición de especies (Jost 2006). De esta forma, β sólo puede ser alta cuando α sea baja, resultando en una fuerte relación negativa entre estos dos componentes (Jost 2007, 2010). Dado que cualquier método de partición de la diversidad tiene significado sólo si los componentes que genera son independientes entre sí, la falta de independencia entre α y β impide realizar comparaciones de diversidades β entre diferentes niveles espaciales o entre valores de β de otros sistemas con diferentes valores de α (Jost 2007). Por esta razón, cuando se use el método aditivo se deben tener presentes estas limitantes.

UNA VISIÓN RENOVADA Y FRESCA DE LA DIVERSIDAD

La controversia sobre la validez de las particiones aditiva y multiplicativa, expuesta en el foro de discusión editado por Ellison (2010), radica en gran medida en la forma de explorar la independencia matemática y estadística de las diversidades α y β . Conceptualmente, los componentes α y β de la diversidad son independientes. Por un lado, para una región dada, el valor del componente α depende solamente del número de especies dentro de cada grupo o comunidad, y no de cuantas especies comparten los grupos entre sí (Halffter & Moreno 2005). Por otro lado, el componente β depende de la proporción de especies compartidas entre grupos, y no de la riqueza de especies de estos grupos. En la práctica, en cambio, existe una relación matemática entre estas dos diversidades, debido a que el valor de la diversidad β es una medida derivada de los valores de las diversidades α y γ , combinadas en una forma conocida y constante (ya sea $\gamma - \alpha$, o γ / α).

Recientemente, Chao et al. (2012) demuestran mediante derivaciones teóricas y simulaciones que la polémica sobre la dependencia o relación entre los distintos componentes de la diversidad de especies radica en las diferentes condiciones y

restricciones que cada autor ha impuesto en su propio modelo o en sus ejercicios de simulación. Por lo tanto, se puede concluir que la independencia estadística entre los valores de α y β va a depender principalmente de la naturaleza de nuestro muestreo, por lo que para ciertos ecosistemas es concebible que una gran diferenciación esté asociada con una alta diversidad dentro de los grupos (Jost 2010; Chao et al. 2012). Para resolver, en cambio, el aparente conflicto de dependencia matemática, Chao et al. (2012) recurren a los números de Hill o medidas de “diversidad verdadera” (Jost 2006), que tanto las contribuciones del foro editado por Ellison (2010) como otros trabajos (Jost et al. 2010, Tuomisto 2010, 2011, Moreno & Rodríguez 2011) postulan como la mejor manera de medir la diversidad de especies.

Bajo esta visión renovada, la diversidad de una comunidad se mide como el número efectivo de especies que hay en ella, que puede ser entendido como el número de especies de una comunidad virtual, perfectamente balanceada, en la que todas las especies son igualmente comunes, y en la cual se conserva la abundancia relativa promedio de las especies de la comunidad real (Jost 2006). De esta forma, los números efectivos de especies sirven para describir la diversidad de una comunidad ecológica y permiten comparar de forma clara y directa la magnitud de la diferenciación en la diversidad de dos o más comunidades (Jost 2006, Moreno et al. 2011). La “diversidad verdadera” se expresa como qD (Jost 2006) y se obtiene de la siguiente manera:

$${}^qD = \left(\sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{1/(1-q)}$$

donde $\sum_{i=1}^S p_i^q$ es conocida como la suma básica; p_i , representa la abundancia proporcional de la especie i , y S es el número total de especies. El parámetro q indica la sensibilidad del índice de diversidad a la frecuencia relativa de las especies presentes en la comunidad. La interpretación de qD no cambia con distintos valores de q , ya que se encuentra positivamente relacionada con el número real de especies S (Jost 2006, Jost 2007, Tuomisto 2010, Moreno et al. 2011, Chao et al. 2012). La diversidad qD puede calcularse en sus componentes alfa (${}^qD_\alpha$), beta (${}^qD_\beta$) y gamma (${}^qD_\gamma$) tanto de forma aditiva como de forma multiplicativa, pero

ambas aproximaciones tienen interpretaciones matemáticas y biológicas particulares, las cuales son presentadas a continuación.

PARTICIÓN ADITIVA DE LA DIVERSIDAD EN EL CONTEXTO ACTUAL

Siguiendo la terminología propuesta por Chao et al. (2012), el método aditivo de la diversidad es el siguiente: $\gamma = \alpha + \beta^+$. La beta aditiva β^+ , también denominada exceso de diversidad regional, es una medida de diferenciación absoluta que pondera cuanto excede la diversidad regional (γ) a la diversidad media de especies de una sola unidad de muestreo (α), es decir, la magnitud absoluta de incremento en la diversidad entre la escala local y la escala regional (Chao et al. 2012).

Para entender un poco más estos conceptos de forma práctica, tomemos como ejemplo un estudio hipotético donde se intenta determinar la diversidad de anfibios en una región caracterizada por presentar un paisaje con dos tipos de hábitat: una zona de bosque y otra de matorral. Para este ejemplo consideraremos solamente la riqueza de especies, sin sus abundancias relativas. El muestreo de anfibios en la región en estudio resulta en una diversidad γ o total de 19 especies. Al utilizar el método de partición aditiva de la diversidad obtenemos un $\alpha = 16.5$ especies, es decir, las zonas de bosque y matorral presentan una riqueza promedio de 16.5 especies. La diversidad β^+ se obtiene entonces como: $\beta^+ = \gamma - \alpha = 19 - 16.5 = 2.5$ especies, lo cual nos está indicando que en la región hay 2.5 especies que no son compartidas por las dos zonas tomadas en cuenta para este estudio. Esto indica que ambas zonas podrían ser necesarias para el mantenimiento de la diversidad gamma en la región en estudio. También lo podemos interpretar como que la diversidad γ total de la región en estudio presenta un exceso de 2.5 especies en relación a la riqueza de especies promedio de las zonas. Para nuestro caso particular, con riqueza de especies, las unidades obtenidas a partir del método de partición aditiva para las diversidades α y β^+ son especies, lo cual es más intuitivo y permite una mejor comprensión de la diversidad obtenida, y resulta fácil comparar los aportes que presentan a la diversidad γ total. De igual forma, la partición aditiva se puede extender a otros

órdenes de la diversidad ($q > 0$) que ponderen a las especies por su abundancia relativa, y en tal caso las unidades serán especies efectivas.

Sin embargo, bajo el esquema de la partición aditiva, las combinaciones pareadas de los distintos componentes de la diversidad están relacionados, de tal forma que α y γ no son independientes, como tampoco lo son α y β^+ , ni β^+ y γ (Chao et al. 2012). Por lo tanto, cuando nuestro objetivo es evaluar la diferenciación relativa entre comunidades no podemos usar β^+ , ya que los valores de este último componente de la diversidad podría estar reflejando las diferencias entre los distintos valores de α o γ , más que la diferenciación relativa en la composición de especies (Chao et al. 2012).

PARTICIÓN MULTIPLICATIVA DE LA DIVERSIDAD EN EL CONTEXTO ACTUAL

Para el método multiplicativo $\gamma = \alpha \times \beta$, donde β se refiere al número de comunidades virtuales en la región, distintas en su composición de especies (que no comparten entre ellas ninguna especie), pero que mantienen la diversidad α promedio observada. Esta medida se denomina “número efectivo de comunidades” (Jost 2007) o “número de unidades de composición” (Tuomisto 2010). La diversidad β multiplicativa mide cuántas veces más diversa es la región que el promedio de las zonas que la componen. A diferencia del método aditivo, este método da como resultado componentes que representan aspectos distintos de la diversidad (Tuomisto 2010a).

Continuando con el ejemplo planteado para la sección anterior, y recordando que nuestra diversidad γ era de 19 especies de anfibios, al dividirla según el método multiplicativo, el número de especies por comunidad efectiva es: $\alpha = 16.5$. La diversidad β se obtiene según la relación multiplicativa de la siguiente manera: $\beta = \gamma / \alpha = 19 / 16.5 = 1.15$. A diferencia de la β^+ obtenida de la partición aditiva, la cual es una medida de diferenciación absoluta, la β es una medida de diferenciación relativa y se refiere a que manteniendo la diversidad α promedio observada, la región presenta 1.15 comunidades virtuales, distintas en su composición de especies de anfibios. También puede ser interpretada como que la diversidad γ es 1.15 veces más diversa que el promedio de las dos zonas. Al igual que en el ejemplo anterior de partición aditiva, para mostrar una forma simple

este caso se restringe también a la presencia de especies sin considerar su abundancia, pero la misma fórmula aplica a medidas de qD con cualquier valor de q , incorporando las abundancias relativas de las especies.

Bajo el esquema de la partición multiplicativa, no sólo los componentes α y β son independientes, lo que permite estudiar los aportes de cada componente a la diversidad γ , sin ningún tipo de distorsión y dentro de un marco matemático riguroso y consistente (Baselga, 2010, Jost, 2010), sino que el valor de β también es independiente del valor de γ ; aunque los valores de α y γ sí están relacionados por restricciones matemáticas (Chao et al. 2012).

Es interesante mencionar que al realizar estudios que comparen la disimilitud o diferenciación relativa de la composición de especies entre numerosas comunidades, tanto la β como la β^+ tienen que ser normalizadas, ya que β multiplicativa dependerá del número de comunidades y la β aditiva dependerá además de α y de γ . Chao et al. (2012) encontraron que al normalizar los valores de β , ambos métodos de partición de la diversidad llevan a las mismas medidas de diferenciación, lo cual constituye un puente entre la partición aditiva y la partición multiplicativa de la diversidad de especies.

PARTICIÓN DE LA DIVERSIDAD EN MODELOS JERÁRQUICOS

Como ya hemos visto, a una sola escala la división de la diversidad γ da como resultado dos componentes: la diversidad α y la diversidad β . A múltiples escalas, en cambio, el número de componentes resultantes dependerá de la cantidad de niveles jerárquicos considerados en el estudio. De esta forma, en un modelo jerárquico podemos tener i número de escalas (espaciales o temporales), siendo $i = 1, 2, 3, \dots, m$, con $i = 1$ como el nivel de la escala más fino (la unidad de muestreo más pequeña) e $i = m$ como toda la extensión del muestreo.

Retomando el ejemplo planteado sobre el estudio de la diversidad de anfibios en una región heterogénea con dos tipos de hábitat: bosque y matorral, podríamos imaginar ahora que hay varias zonas de bosque y varias zonas de matorral, algunas de ellas con perturbación antropogénica, y otras sin perturbación (Fig. 1). Podríamos entonces considerar cuatro niveles


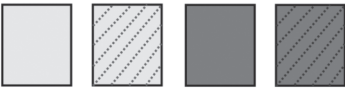
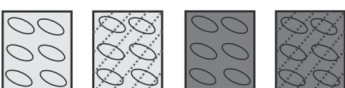
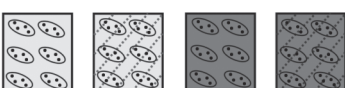
Nivel	Diseño	Factor	Muestras	Método aditivo	Método multiplicativo
i=4		Tipo de hábitat	2	$\alpha_4=16.50$ $\beta_4^+=2.50$	$\alpha_4=16.50$ $\beta_4=1.15$
i=3		Condición del hábitat	4	$\alpha_3=13.00$ $\beta_3^+=3.50$	$\alpha_3=13.00$ $\beta_3=1.27$
i=2		Cuerpos de agua	24	$\alpha_2=8.46$ $\beta_2^+=4.54$	$\alpha_2=8.46$ $\beta_2=1.54$
i=1		Puntos de muestreo	96	$\alpha_1=5.59$ $\beta_1^+=2.87$	$\alpha_1=5.59$ $\beta_1=1.51$

Fig. 1: Representación gráfica del ejemplo hipotético de los métodos jerárquicos de partición aditiva y multiplicativa de la riqueza de especies en un paisaje heterogéneo. Los distintos colores representan las dos zonas seleccionadas para el estudio (matorral y bosque). Los patrones liso y de líneas punteadas representan hábitat perturbado y no perturbado. Óvalos: cuerpos de agua; puntos dentro de los óvalos: puntos de muestreo dentro del cuerpo de agua.

Graphical representation of the hypothetical example of additive and multiplicative partitioning methods of species richness on a heterogeneous landscape, with a hierarchical design showing different spatial scales. The different colors represent the two selected areas for study (shrubland and forest). Clear pattern and dotted lines represent disturbed and undisturbed habitats. Ovals: water bodies; points within ovals: sampling points within the water body.

jerárquicos espaciales ($m = 4$). El nivel más extenso de nuestro estudio, $i = 4$, comprende toda la región de estudio, donde identificamos los dos tipos de hábitat: bosque y matorral. Al dividir la diversidad γ a este nivel de hábitat obtenemos dos componentes de la diversidad verdadera: el componente α_4 es la diversidad media de especies entre cada tipo de hábitat, y el componente β_4 es la diversidad β entre tipos de hábitat. El siguiente nivel inferior, $i = 3$, se refiere a la condición del hábitat, que puede ser perturbado y no perturbado. A este nivel 3 tenemos 4 comunidades: un bosque perturbado, un bosque no perturbado, un matorral perturbado y otro no perturbado. En este nivel también obtenemos una diversidad α_3 (diversidad media de especies entre las cuatro comunidades) y β_3 (diversidad β entre las cuatro comunidades). El nivel jerárquico $i = 2$ se refiere a zonas de muestreo dentro de cada condición del hábitat. Para el caso de los anfibios, estas zonas pueden ser cuerpos de agua, y se podrían estudiar seis cuerpos de agua para cada una de las cuatro comunidades del nivel $i = 3$, lo cual equivaldría a 24 muestras

(cuerpos de agua). Nuevamente a este nivel se puede obtener una diversidad α_2 y una diversidad β_2 . Por último, el nivel $i = 1$ podría corresponder a las unidades de muestreo (e.g., puntos de muestreo). Por ejemplo, se podrían muestrear cuatro puntos en cada uno de los 24 cuerpos de agua, lo que daría un total de 96 muestras en el estudio, para las que se calcularía una diversidad α_1 y una diversidad β_1 (Fig. 1).

Como resultado de este diseño jerárquico, las diversidades α de los niveles superiores resultan de la multiplicación, en el caso del método de partición multiplicativa, y de la suma, en el caso del método aditivo, de las diversidades α y β del nivel jerárquico inmediatamente inferior. Si aplicamos la partición multiplicativa, los componentes de la diversidad regional estarían relacionados de la siguiente manera: $\gamma = \alpha_1 \times \beta_1 \times \beta_2 \times \beta_3 \times \beta_4$. En cambio, la partición aditiva de este modelo jerárquico sería: $\gamma = \alpha_1 + \beta_1^+ + \beta_2^+ + \beta_3^+ + \beta_4^+$.

A continuación se presentan resultados hipotéticos del ejemplo aquí descrito, realizando la partición aditiva y la partición multiplicativa

de la diversidad regional. Como se dijo previamente, la riqueza de especies de toda el área de estudio fue de 19 especies de anfibios. Ambos métodos comienzan con una diversidad α_1 igual a 5.59 especies, que es el número promedio de especies de anuros en las 96 muestras (puntos de muestreo dentro de los cuerpos de agua). La diversidad β_1 representa el número de comunidades efectivas o unidades composicionales del nivel 1 en relación al nivel 2 para el método multiplicativo ($\beta_1 = \alpha_2 / \alpha_1$), mientras que para el aditivo β^+_1 representa el número promedio de especies del nivel 2 ausentes en las muestras del nivel 1. En este caso se obtuvo un β^+_1 de 2.87 especies y un β_1 de 1.51 (Fig. 1). La diversidad β_2 representa el número de unidades de composición (1.54) del nivel 2 en relación al nivel 3, mientras que β^+_2 representa el número promedio de especies del nivel 3 ausentes en las muestras del nivel 2 (4.54 especies), y así sucesivamente para los siguientes niveles (Fig. 1). Nuevamente, este ejemplo utiliza únicamente la riqueza de especies, pero de forma análoga se puede hacer la partición jerárquica para valores de “diversidad verdadera” que incorporen información de las abundancias relativas ($q > 0$).

Los estudios con diseños jerárquicos permiten determinar cómo se distribuye la diversidad de especies a lo largo de un paisaje, y permite comparar la contribución de cada nivel a la diversidad total del paisaje en estudio. De esta forma se obtiene una visión más completa del sistema que se está estudiando, lo cual permite generar información de los posibles procesos que ocurren a distintas escalas, siendo aquellos que generan y mantienen la diversidad β de extrema utilidad para poder proponer acciones de conservación de la biodiversidad más adecuadas (Legendre et al. 2005).

CONCLUSIÓN

Ambos métodos de partición de la diversidad son válidos matemáticamente, y a medida que los conceptos de los distintos componentes de la diversidad y sus relaciones fueron evolucionando, estos presentaron propiedades diferentes, por lo que sirven para distintos propósitos y son relevantes en distintas situaciones (Tuomisto 2010, Chao et al. 2012). En la Tabla 1 se presenta un resumen de las ventajas y los inconvenientes de ambos

TABLA 1

Síntesis de la evolución de los dos métodos de partición de diversidad, así como ventajas, desventajas y recomendaciones de posibles usos de los mismos.

Summary of the evolution of the two diversity partitioning methods, with advantages, disadvantages, and recommendations for possible practical uses.

Partición de la diversidad		Ventajas	Inconvenientes	Aplicaciones
Método aditivo	Lande (1996)	β presenta la misma unidad que α y γ .	β dependiente de α , de γ , y del número de comunidades (N).	-
	Jost (2006, 2007)	β^+ presenta la misma unidad que α y γ . β^+ mantiene la magnitud de la diferencia.	β^+ dependiente de α , de γ , y de N.	Medir la diferenciación absoluta entre muestras dentro de una misma comunidad.
	Chao et al. (2012)	β^+ normalizada se vuelve independiente de α y de γ .		Medir la similitud en la composición de especies entre comunidades. $\beta^+ / (N-1)$ puede usarse para cuantificar el número efectivo de especies endémicas en una comunidad, para estudios de conservación.

TABLA 1. Continuación

Partición de la diversidad		Ventajas	Inconvenientes	Aplicaciones
Método multiplicativo	Whittaker (1960)	La diversidad γ se divide por primera vez de forma explícita en los componentes α y β , en el contexto de un estudio de ecología.	β es adimensional, presenta una unidad distinta a α y γ . β dependiente de α , de γ y de N.	-
	Jost (2006, 2007)	β independiente de α y γ .	β depende de N. β presenta una unidad distinta a α y γ . β es una medida de diferenciación pura, no mantiene la magnitud de la diferencia.	Medir la heterogeneidad de una región, siempre y cuando presenten el mismo número de comunidades.
	Chao et al. (2012)	β transformada es independiente de N.		Medir la similitud en la composición de especies entre comunidades. Puede usarse para medir heterogeneidad a través de numerosas regiones con distinto número de comunidades, o para estudios de diversidad asociada a gradientes ambientales.

métodos, junto con recomendaciones en cuanto al posible uso de los mismos.

Más allá de los importantes avances teóricos y metodológicos alcanzados a la fecha, aún son necesarios ejemplos de campo comparativos con diversos grupos biológicos y en distintos escenarios, por ejemplo, en paisajes fragmentados o zonas de gradientes ambientales y geográficos, con el fin de evaluar la utilidad práctica y la efectividad de los distintos métodos de partición de la diversidad.

AGRADECIMIENTOS: Agradecemos al Dr. Mauricio Akmentins, Jaime Calderón y tres revisores anónimos por haber leído y comentado una versión preliminar del manuscrito. La redacción de este trabajo fue posible gracias al apoyo de los proyectos SEP-CONACYT 84127 de Ciencia Básica y FOMIX CONACYT 191908 (México). LCP agradecen al Consejo de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y a la Carrera del Doctorado en Ciencias Biológicas de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de Córdoba.

LITERATURA CITADA

ALLAN JD (1975) Components of diversity. *Oecologia* 18: 359-367.

- ANDERSON MJ, TO CRIST, JM CHASE, M VELLEND, BD INOUE et al. (2011) Navigating the multiple meanings of b diversity: a roadmap for the practicing Ecologist. *Ecology Letters* 14: 19 - 28.
- BASELGA A (2010) Multiplicative partition of true diversity yields independent alpha and beta components, additive partition does not. *Ecology* 91: 1974 - 1981.
- CALDERÓN-PATRÓN JM, CE MORENO & I ZURIA (2012) La diversidad beta: medio siglo de avances. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 879 - 891.
- CHAO A, CH CHIU & TC HSIEH (2012) Proposing a resolution to debates on diversity partitioning. *Ecology* 93: 2037 - 2051.
- CRIST TO, JA VEECH, JC GERING & KS SUMMERVILLE (2003) Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of alpha, beta, and gamma diversity. *American Naturalist* 162: 734 - 743.
- DE CANDOLLE A (1855) *Géographie botanique raisonnée: ou l'exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plates de l'époque actuelle*. Maisson, Paris, France.
- ELLISON AM (2010) Partitioning diversity. *Ecology* 91: 1962 - 1963.
- GERING JC & TO CRIST (2002) The alpha-beta-regional relationship: providing new insights into local-regional patterns of species richness and scale dependence of species diversity components. *Ecology Letters* 5: 433 - 444.
- GLEASON HA (1922) On the relation between species and area. *Ecology* 3: 158-162.

- HALFFTER G (1998) A strategy for measuring landscape biodiversity. *Biology International*, 36: 3 - 17.
- HALFFTER G, J SOBERÓN, P KOLEFF & A MELIC (eds) (2005) Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.
- HALFFTER G & CE MORENO (2005) Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. In: Halffter, G, J Soberón, P Koleff & A Melic (eds) Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma. M3m: Monografías Tercer Milenio Vol. 4, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.
- JOST L (2006) Entropy and diversity. *Oikos* 113: 363 - 375.
- JOST L (2007) Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88: 2427 - 2439.
- JOST L (2010) Independence of alpha and beta diversities. *Ecology* 91: 1969 - 1974.
- JOST L, P DEVRIES T WALLA, H GREENEY, A CHAO & C RICOTTA (2010) Partitioning diversity for conservation analyses. *Diversity and Distributions* 16: 65 - 76.
- LANDE R (1996) Statistics and partitioning of species diversity and similarity among multiple communities. *Oikos* 76: 5 - 13.
- LEGENDRE P, D BORCARD & P. R. PERES-NETO (2005) Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75: 435 - 450.
- LEVINS R (1968) Evolution in changing environments: some theoretical explorations. Princeton University Press, New Jersey.
- LEWONTIN RC (1972) The apportionment of human diversity. In: Dobzhansky T, MK Hecht & WC Steere (eds) *Evolutionary biology* 6: 381 - 398. Appleton-Century-Crofts Publishing, New York.
- MCARTHUR R, H RECHER & M CODY (1966) On the relation between habitat selection and species diversity. *American Naturalist* 100: 319 - 332.
- MORENO CE (2001) Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza.
- MORENO CE & P RODRÍGUEZ (2011) Commentary: Do we have a consistent terminology for species diversity? Back to basics and toward a unifying framework. *Oecologia* 167: 889 - 892.
- MORENO CE & F BARRAGÁN, E PINEDA & NP PAVÓN (2011) Reanalizando la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 1249 - 126.
- RICOTTA C (2005) Through the jungle of biological diversity. *Acta Biotheoretica* 53: 29 - 38
- RICOTTA C (2007) A semantic taxonomy for diversity measures. *Acta Biotheoretica* 55:23 - 33.
- RICOTTA C & M MARIGNANI (2007) Computing -diversity with Rao's quadratic entropy: a change of perspective. *Diversity and Distributions* 13: 237 - 241.
- RICOTTA C (2010) On beta diversity decomposition: trouble shared is not trouble halved. *Ecology* 91: 1981 - 1983.
- ROSENZWEIG ML (1995) Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- SCHEINER SM, A CHIARUCCI, GA FOX, MR HELMUS, DJ MCGLINN & MR WILLIG (2011) The underpinnings of the relationship of species richness with space and time. *Ecological Monographs* 81: 195 - 213.
- TUOMISTO H (2010) A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography* 33: 2 - 22.
- TUOMISTO H (2010a) A consistent terminology for quantifying species diversity? Yes, it does exist. *Oecologia* 164: 853 - 860.
- TUOMISTO H (2011) Commentary: do we have a consistent terminology for species diversity? Yes, if we choose to use it. *Oecologia* 167: 903 - 911.
- VEECH JA, KS SUMMERVILLE, TO CRIST & JC GERING (2002) The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos* 99: 3 - 9.
- VEECH JA & TO CRIST (2009) PARTITION: software for hierarchical partitioning of species diversity, version 3.0. URL: <http://www.users.muohio.edu/cristto/partition.htm>. (accedido Enero 28, 2012).
- VEECH JA & TO CRIST (2010) Diversity partitioning without statistical independence of alpha and beta. *Ecology* 91: 1964 - 1969.
- WILSEY BJ (2010) An empirical comparison of beta diversity indices in establishing prairies. *Ecology* 91: 1984 - 1988.
- WHITTAKER RH (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30: 279 - 338.
- WHITTAKER RH (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213 - 251.

Responsabilidad editorial: Bernardo Broitman

Recibido el 11 de septiembre de 2012; aceptado el 19 de junio de 2013

