

Marco conceptual y metodológico para la interpretación de los valores de diversidad en la delimitación de ecosistemas y caracterización de estados sucesionales

**Natalia Norden,
PhD**

**Departamento de
Ecología y Territorio
Pontificia
Universidad
Javeriana**

Diciembre 2012



Marco conceptual y metodológico para la interpretación de los valores de diversidad en procesos de delimitación de ecosistemas y caracterización de estados sucesionales

Introducción

Desde el Convenio sobre la Diversidad Biológica (1992), la clasificación de los ecosistemas adquirió una relevancia política pues 175 países se comprometieron a protegerlos, y su descripción y caracterización son pasos fundamentales para el diseño de políticas de conservación. No obstante, la definición de ecosistema –unidad compuesta por el conjunto de organismos vivos (biocenosis) y el medio físico en donde éstos se relacionan (biotopo) – no reflejan toda su complejidad. Aunque los ecosistemas son considerados como unidades ecológicas homogéneas (Duvignaud 1980), la escala según la cual se definan puede afectar su uniformidad. Por esta razón, no es claro cuáles son las pautas que permiten diferenciarlos entre sí. Mueller-Dombois & Ellenberg (1974) propusieron una clasificación basada en la fisionomía de la coberturas vegetales. Más recientemente, Lugo et al. (1999) plantearon una metodología basada en datos cuantitativos y georeferenciados para identificar las “zonas de vida” de los Estados Unidos, pero únicamente basada en variables climáticas. De manera general, los factores abióticos han sido la base de la clasificación de diversas unidades ecológicas (ej. biomas, ecosistemas) pues es muy difícil tener un conocimiento suficientemente completo sobre el conjunto de los organismos vivos para incorporarlo en dicha clasificación. Además, las variables ambientales pueden ser un buen sustituto del componente biótico, suponiendo que la distribución espacial de las especies está principalmente determinada por éstas. Sin embargo, es paradójico delimitar ecosistemas según factores físicos cuando el objetivo de su clasificación tiene fines de manejo y conservación de la biodiversidad. En realidad, la base teórica de este tipo de clasificaciones es débil pues estas unidades ecológicas se caracterizan por una multidimensionalidad que no se reduce a variables abióticas o a datos de cobertura. Actualmente no existe un marco conceptual claro que cimiente la clasificación de unidades ecológicas según su componente biótico.

En el caso de Colombia, el Informe Nacional sobre el Estado de la Biodiversidad (INSEB, 1998) comprende los mapas de los ecosistemas actuales y potenciales de todo territorio nacional (Etter 1998). Esta clasificación fue realizada con base en mapas de suelos, mapas topográficos, variables climáticas, imágenes de radar y fotografías aéreas (INSEB 1998). En este informe, el ecosistema fue conceptualizado como una unidad de paisaje espacialmente identificable en una región y que se caracteriza por su “*biodiversidad supraorganísmica*”. Dado que caracterizar la biodiversidad total de todo el país para delimitar sus ecosistemas es una labor virtualmente imposible, un supuesto fundamental en la elaboración de estos mapas es que la cobertura vegetal es una propiedad emergente de los ecosistemas (INSEB 1998). Suponer que las coberturas representan estas unidades ecológicas tiene algunas ventajas pues los avances en sensores remotos permiten evidenciar en el espacio más fácilmente la vegetación que las poblaciones de animales. Además, las plantas son los principales elementos que

configuran un paisaje. Sin embargo, las coberturas vegetales no son una pieza suficiente para caracterizar toda la biocenosis de los ecosistemas y no reflejan su composición específica. Por esta razón, el nivel de congruencia entre los ecosistemas mapeados, el medio ambiente y la diversidad biológica, puede ser débil en algunos casos. Ignorar la composición específica para la delimitación de los ecosistemas dificulta reconocer diferencias taxonómicas que pueden existir entre ellos, aunque se caractericen por compartir un mismo patrón topográfico, de suelos y de coberturas. Esta omisión puede debilitar el desarrollo y la implementación de políticas de manejo de biodiversidad pues la composición taxonómica de un ecosistema puede reflejar centros de origen de las especies, zonas de endemismo, o zonas fragmentadas cuyas poblaciones se han visto afectadas (Ricklefs 1987). La pregunta es entonces cómo integrar información sobre el conjunto de los organismos vivos en la delimitación de los ecosistemas colombianos, a una resolución que permita desarrollar esquemas de planeación ambiental y de conservación eficaces. *El objetivo principal de este proyecto es el de proponer un marco conceptual que de pie a la implementación de una herramienta para representar y diferenciar unidades ecológicas en el territorio nacional a distintas escalas. Una aclaración importante es que si esta clasificación está basada principalmente en el componente biótico, nos referimos a unidades taxonómicas más que ecológicas.*

Diversidad beta (β) como herramienta para la delimitación de ecosistemas

Una de las principales dificultades en la delimitación de unidades ecológicas es que las líneas frontera que diferencian una unidad de otra son construcciones arbitrarias que no necesariamente reflejan una transición efectiva (Bailey 2009). De hecho, las transiciones entre dos unidades ecológicas contiguas son generalmente graduales y difíciles de identificar. Una buena aproximación para integrar el componente biótico en la delimitación de unidades ecológicas es evaluando la variación en la composición de las especies entre unidades de muestreo. Dado que estos cambios son probablemente el resultado de transiciones ambientales y/o climáticas a lo largo de un gradiente, pueden revelar las fronteras de dos unidades ecológicas contiguas. Esta aproximación se conjuga muy bien con el concepto de diversidad β (beta), que evalúa la variación en la composición taxonómica entre unidades de muestreo (Whittaker 1960). Más específicamente, si la similitud composicional entre unidades de muestreo es alta, la diversidad β es baja, y viceversa. La variación geográfica en la diversidad β refleja principalmente diferencias taxonómicas y ambientales, pero es el resultado de complejos procesos ecológicos, evolutivos y biogeográficos. Por estas razones, este concepto puede ser instrumento muy valioso que permita para diferenciar unidades ecológicas de manera integrativa y sintética.

Históricamente, el concepto de diversidad β ha sido utilizado en estudios teóricos que pretenden esclarecer los procesos ecológicos que estructuran las comunidades a diferentes escalas. Más específicamente, evaluar la diversidad β en distintas regiones tropicales ha permitido poner a prueba modelos de nicho contra modelos neutrales (Ruokolainen et al. 1997, Condit et al. 2002, Tuomisto et al. 2003, Chust et al. 2006), estimar qué tanto decae la similitud de especies a una escala continental (Nekola & White

1999, Qian et al. 1998), y estimar la importancia de la diversidad regional en la diversidad local (Kraft et al. 2011). Desde un punto de vista más práctico, este tipo de aproximaciones también se ha utilizado para evaluar el nivel de recuperación de bosques secundarios que están regenerando después de diversos usos de la tierra (Dent & Wright 2009, Letcher 2009, Norden et al. 2009, Norden et al. 2012). Igualmente, evaluar la variación en la composición de especies provee una información valiosa sobre la distribución de la diversidad que puede ser utilizada para el desarrollo de planes de manejo, pues permite detectar las áreas que no comparten especies con otras áreas, y que por ende contienen especies de rango restringido o endémicas. Este tipo de aproximación ha sido utilizado para priorizar áreas de conservación en Israel (Steinitz et al. 2005) y en Canadá (Wiersma & Urban 2005).

Pocos estudios han utilizado la diversidad β como herramienta para la delimitación de diferentes unidades ecológicas a distintas escalas. Williams (1996) evaluó la tasa de recambio de especies de abejas para identificar fronteras en grandes regiones bióticas a escala mundial. Más recientemente, McKnight et al. (2007) mapearon la diversidad β de anfibios, aves y mamíferos, también a escala mundial, con el objetivo de entender si los patrones de diferenciación taxonómica en estos tres grupos eran comparables. *Sin embargo, ningún estudio ha evaluado la variación geográfica de la diversidad β de manera más fina e integrando modelos de estudio más representativos de la biota. Este procedimiento puede ser una herramienta ideal para delimitar unidades ecológicas de manera cuantitativa y objetiva y así realizar el mapa de ecosistemas de Colombia.*

Conceptos y definiciones alrededor de la diversidad β

Una parte de los estudios mencionados arriba se basan principalmente en la noción de variación en composición taxonómica entre unidades de muestreo para evaluar la diversidad β (ej. Ruokolainen et al. 1997, Tuomisto et al. 2003, Condit et al. 2002, Norden et al. 2009). La varianza y heterogeneidad composicional entre unidades de muestreo son aproximaciones a la diversidad β que intentan responder a preguntas como ¿Vemos las mismas especies en diferentes unidades de muestreo? ¿De cuánto el número de especies en la región (diversidad δ) excede el número promedio de especies en una unidad de muestreo (diversidad α)? ¿Cuál es la proporción de especies que no se comparten entre unidades de muestreo? Otro tipo de aproximación que ha sido utilizado en la literatura es el de diversidad β como *tasa de recambio* (ej. Qian et al. 1998, Kraft et al. 2011). En este caso, las preguntas asociadas se refieren a cambios en la composición taxonómica de la unidades de muestreo a lo largo de gradientes ambientales o de distancia. Tuomisto (2010) alega que estas dos aproximaciones a la diversidad β (heterogeneidad en la composición de especies o tasa de recambio a lo largo de un gradiente) son problemáticas pues, definida de esta manera, la diversidad β no tiene unidad y por ende carece de significado biológico. A cambio, propone que la diversidad β debería representar el número de unidades composicionales, número que cuantifica cuántas veces es más diversa una región (diversidad δ) que una unidad de muestreo

promedio (diversidad α). Subyacente a esta definición está que la diversidad regional está particionada de manera multiplicativa entre diversidad α y β , de manera que $\delta = \alpha \times \beta$, o $\beta = \delta/\alpha$. Si este es el caso, el valor β tiende hacia N , N siendo el número de unidades de muestreo, cuando las unidades de muestreo no comparten ninguna especie. En cambio, cuando todas las unidades tienen exactamente la misma composición taxonómica el valor de β tiende hacia 1. Sin embargo, un problema inherente a esta aproximación es que, para cualquier valor intermedio entre estos dos extremos, el origen de la heterogeneidad es indiscernible. En otras palabras, la diversidad β puede ser la misma en una situación en donde todas las unidades de muestreo sean iguales menos una, o en una situación en donde todas las unidades de paisaje tengan una similitud moderada (Juransinski et al. 2009).

Dadas estas limitaciones, varios autores han preferido abordar la diversidad β como el resultado de una ecuación aditiva en vez de multiplicativa, de manera que $\delta = \alpha + \beta$, o $\beta = \delta - \alpha$. Según esto, la diversidad β representa la cantidad de especies que, en promedio, *no* se encuentran en una unidad de muestreo, y cuantifica la diferencia entre la diversidad regional y la diversidad promedio en una unidad de muestreo (Juransinski et al. 2009, Tuomisto 2010). No obstante, esta aproximación también tiene sus limitaciones pues la diversidad β tiende hacia 0 cuando la diversidad α aumenta (Jost 2010). Además, bajo esta definición, la diversidad β no reconoce explícitamente las diferencias entre unidades de muestreo, lo que, después de todo, es uno de los puntos de más interés de este concepto (Veech et al. 2002). Para eludir estos inconvenientes, la diversidad β debe variar independientemente de la diversidad α y debe ser definida como el número efectivo de elementos (ej. unidades de muestreo) distintos en una región. Si los componentes α y β son convertidos en números efectivos de elementos (especies en el caso de diversidad α y unidades de muestreo en el caso de diversidad β), siguen la versión multiplicativa de la diversidad β definida por Whittaker pues el número efectivo de especies por comunidad (diversidad α) por el número efectivo de comunidades (diversidad β) es igual al número efectivo de especies en la región (diversidad δ) (Jost 2010).

Métricas para medir la diversidad β

Hoy en día la diversidad β puede ser vista como un concepto sombrilla que resguarda una pluralidad de definiciones. Varias métricas de diversidad β han sido introducidas en la literatura, y no existe un consenso claro sobre cuáles son las más apropiadas para cumplir con un objetivo particular (Tuomisto 2010, Anderson et al. 2010). Esta variedad de métricas puede ser una ventaja pues propone un abanico de posibilidades bastante amplio para escoger cuál es la más apropiada según los datos. Aunque ha sido recientemente redefinida como una operación multiplicativa (Jost 2010), la diversidad β puede ser calculada independientemente de las diversidades α y δ . Varios índices se han desarrollado de esta manera, que miden en realidad la diversidad beta como la similitud composicional entre todos los pares posibles de unidades de muestreo es la base del

análisis de diversidad β . Diferentes medidas poseen diferentes propiedades y enfatizan distintos aspectos de los datos (Anderson et al. 2010).

Las primeras métricas que se desarrollaron para medir diversidad β se basan en la presencia-ausencia de especies y usan las siguientes medidas: a , el número de especies que se comparten entre i y j , dos unidades de muestreo; b , el número de especies presentes en la unidad i pero no en la unidad j ; y c , el número de especies presentes en la unidad j pero no en la unidad i . Los índices más populares para calcular la similitud composicional entre pares de unidades de muestreo son los de Jaccard y Sorensen (Anderson et al. 2010, Jost 2010). En algunos casos, se tiene en cuenta e , el número de especies ausentes de ambas unidades (ausencia conjunta). Sin embargo, esta aproximación no es muy corriente pues la ausencia de especies en dos unidades de muestreo no las hace más similares. La información que contiene e puede ser útil en casos particulares, como la evaluación de extinciones locales en distintas unidades de muestreo.

Más recientemente, se desarrollaron nuevas métricas que integran la abundancia de las especies en la evaluación de la diversidad β (ej. índice de Bray-Curtis). Incluir esta nueva información puede dar resultados muy diferentes a los basados en datos de presencia-ausencia, pues dos unidades pueden tener las mismas especies pero con abundancias relativas muy distintas. Sin embargo, a la escala de análisis que se propone, es virtualmente imposible estimar la abundancia relativa de todas las especies que se encuentran presentes en todas las unidades de muestreo que definen un mapa territorial, pues necesitaría una intensidad de muestreo irrealizable. Una excelente herramienta para evitar este obstáculo es el uso de modelamiento de nicho para predecir la distribución geográfica de una especie en todo el territorio nacional.

Otra limitación que prevalece en este tipo de análisis es la prevalencia de especies raras, que son difíciles de detectar, y que probablemente aparecerán como ausentes de una unidad de muestreo aunque en realidad sí estén presentes. Si algunas especies no son incluidas en los conteos que evalúan la diversidad α , los cálculos de la diversidad β se verán afectados. Cuando el número de especies raras es importante, la similitud real que existe entre dos unidades de muestreo puede ser subestimada, ya que las especies raras que no aparecen en una unidad son probablemente diferentes de las especies raras que no aparecen en otra unidad. Chao et al. (2005) desarrollaron un modelo probabilístico que incorpora el efecto de las especies raras en el cálculo de los índices de Jaccard y Sorensen.

Implementación

Con base a este marco teórico, se propone un marco metodológico para definir los límites de los ecosistemas según su componente biótico. Los pasos a seguir son los siguientes:

1. Se precisará la referencia espacial que definirá la unidad de muestreo. Una posibilidad es trabajar con celdas de 1 km x 1 km o con polígonos obtenidos a partir de la superposición de variables climáticas y topográficas.

2. A partir de registros puntuales de todas las especies presentes en la base de datos, y con base a variables bioclimáticas de la base de datos WorldClim (www.worldclim.org), se modelará la distribución geográfica de estas especies. Este tipo de modelamiento de nicho arroja una probabilidad de presencia de cada una de las especies en los distintas unidades de muestreo. Este resultado será después reclasificado para obtener una matriz de presencias (1) y ausencias (0) en donde las líneas indican el número de celda y las columnas la identidad de la especie.

3. Con base a esta matriz, se calculará la similitud composicional entre todos los pares posibles mediante un índice de diversidad β . Según Anderson et al. (2010), las métricas más adecuadas para datos de presencia – ausencia, en donde no se tiene en cuenta la ausencia conjunta de especies (valor de e , definido en “Métricas para medir la diversidad β ”) son los índices de Jaccard y de Sorensen.

4. Se realizará un análisis de agregación sobre la matriz de similitud composicional para formar una jerarquía en la clasificación, agrupando las celdas que sean más similares entre ellas. Para llevar a cabo el procedimiento aglomerativo se utilizará un algoritmo de Ward que agrega los grupos más cercanos basado en la suma de los cuadrados entre éstos. Este análisis produce un dendrograma que organiza los datos en categorías que se van dividiendo en grupos cada vez más pequeños hasta llegar al nivel de detalle de la celda.

5. Se identificará el número de grupos que son significativamente diferentes los unos de los otros mediante un método estadístico que se basa en la aleatorización. En esta etapa se define estadísticamente el umbral que delimita las distintas unidades de muestreo. Para no definir un umbral arbitrariamente pero poder tener alguna flexibilidad, se podrá modificar el nivel de significancia.

6. Se asignará una clase de grupo a cada celda para realizará el mapa de las distintas unidades ecológicas que se encuentran basado en estos resultados.

Perspectivas

La delimitación de los ecosistemas en el país necesita de una aproximación que integre las distintas dimensiones que definen una unidad ecológica. El marco conceptual aquí propuesto es genérico y puede ser aplicado a distintas escalas espaciales y a distintos organismos como modelo de estudio. Sin embargo, se requiere de más investigación para definir un protocolo estándar que permita clasificar las distintas unidades ecológicas que se encuentran en un ecosistema. Por ejemplo, si la diversidad β mide la similitud en composición de especies entre dos unidades de muestreo, no provee información sobre qué tanto los linajes que se encuentran en estas dos unidades han estado separados en el tiempo. Integrar el papel que juegan los procesos evolutivos en el análisis de diversidad

β puede traer elementos claves a la mesa, pues conecta procesos que han ocurrido a escalas espacio-temporales muy grandes con procesos locales (Graham & Fine 2008). Para incorporar estos aspectos, varios autores han desarrollado el concepto de filobetadiversidad, que mide cómo las relaciones filogenéticas entre las especies presentes cambian dentro y entre unidades de muestreo (Graham & Fine 2008, Fine & Kraft 2011). Por ejemplo, dos unidades de páramo separados por grandes barreras geográficas pueden tener ensamblajes de especies de plantas totalmente diferentes (es decir, no se comparte ninguna especie), al igual que una unidad de páramo comparada con una unidad de bosque húmedo (en ambos casos la diversidad β es máxima). Sin embargo, las especies de plantas presentes en las dos unidades de paramos tienen una historia filogenética común, pues pertenecen principalmente de los mismos géneros (ej. *Espeletia*); mientras que las unidades de paramo y la de bosque húmedo no tendrán una historia evolutiva común. En otras palabras, dos unidades pueden tener una diversidad β muy alta, y una filobetadiversidad baja (dos unidades de páramo) o alta (una unidad de páramo y una de bosque húmedo). Evaluar estos patrones puede expandir la dimensión del análisis sobre la delimitación de las unidades ecológicas, pues la distribución actual de las especies no es solo el resultado de interacciones con el medio ambiente, sino también de la historia biogeográfica de los linajes a los que pertenecen las especies (Ricklefs 1987, Wiens et al. 2011).

Otra vía interesante de explorar es una que integre no solamente el componente biótico sino también componentes ambientales y geográficos simultáneamente. Mackey et al. (2008) propusieron esto usando regresiones matriciales no lineales que evalúan la correlación entre matrices de distancia. Dado que evaluar la diversidad β con índices como el de Jaccard o Sorensen pasa por una matriz de distancia (similitud composicional entre todos los pares posibles de unidades de muestreo), se puede formular una regresión en donde esta matriz sea modelada en función de otras matrices de distancia reflejando diferencias ambientales (ej. suelo, altitud) entre las mismas unidades de muestreo evaluadas (Ferrier et al. 2002).

Estas distintas aproximaciones a la clasificación cuantitativa y sistemática de las unidades ecológicas permitirá la creación de mapas que ilustren estas unidades a distintas escalas espaciales. La unidad ecológica se podrá definir según la escala evaluada (ej. orobioma, ecosistema, comunidad), y así se podrán establecer distintos mapas según un sistema jerárquico y el nivel de detalle que se desee. Estos análisis serán una base fundamental para el diseño políticas de manejo de la biodiversidad compatibles con la conservación y el uso sustentable de los recursos naturales.

Referencias

- Anderson MJ et al. 2010. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14, 19-28.
- Bailey R. 2009. Ecosystem geography: From ecoregions to sites. 2^{nda} edición, Springer, New York, pp. 251.

- Chao A, Chazdon RL, Colwell RK & Shen TJ. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters*, 8, 148, 159.
- Chust G., J. Chave, R. Condit, S. Aguilar, S. Lao, and R. Perez. 2006. Determinants and spatial modeling of tree beta-diversity in a tropical forest landscape in Panama. *Journal of Vegetation Science* 17:83-92.
- Condit R et al. 2002. Beta-diversity in tropical forests trees. *Science*, 295, 666-669
- Dent D & Wright SJ. 2009. The future of tropical species in secondary forests. *Biological Conservation*, 142, 2833-2843.
- Etter A. 1998. Mapa general de ecosistemas de Colombia (1: 1.500.000). Chaves ME, Arango N (eds.) Informe Nacional sobre el estado de la biodiversidad, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, PNUMA y Ministerio de Medio Ambiente. 3 vol, Bogotá, Colombia.
- Graham CH & Fine PVA. 2008. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space and time. *Ecology Letters*, 11, 1265-1277.
- Ferrier S, Manion G & Richardson K. 2002. Using generalized dissimilarity modelling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. *Diversity and Distribution*, 13, 252-264.
- Fine PVA & Kembel SW. 2011. Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography*, 34, 552-565.
- Holdridge LR. 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science*, 105, 367-368.
- INSEB. 1998. Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, PNUMA y Ministerio de Medio Ambiente. 3 vol, Bogotá, Colombia.
- Jost L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88, 2427-2439.
- Jurasinski G, Retzer V & Beierkuhnlein C. 2009. Inventory, differentiation, and proportional diversity: a consistent terminology for quantifying species diversity. *Oecologia*, 159, 15-26.
- Kraft NJB et al. 2011. Disentangling the drivers of β diversity along latitudinal and elevational gradients. *Science*, 333, 1755-1758.
- Letcher SG & Chazdon RL. 2009. Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in northeastern Costa Rica, *Biotropica*, 41, 608, 619.
- Lugo AE et al. 1999. The Holdridge life zones of the conterminous United States in relation to ecosystem mapping. *Journal of Biogeography*, 26, 1025-1038.
- Mackey BG, Berry SL & Brown T. 2008. Reconciling approaches to biogeographical regionalization: a systematic and generic framework examined with a case study of the Australian continent. *Journal of Biogeography*, 25, 213-229
- McKnight MW et al. 2007. Putting beta-diversity on the map: broad-scale congruence and coincidence in the extremes. *PlosBiology*, 5, e272.

- Mueller-Dombois D & Ellenberg H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley and Sons Inc., New York.
- Nekola JC & White PS. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 26, 867-878.
- Norden N, Chazdon RL, Chao A, Jiang YH & Vílchez-Alvarado B. 2009. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters*, 12, 385-394.
- Norden N, Letcher SG, Boukili V, Swenson NG & Chazdon RL. 2012. Demographic drivers of successional changes in phylogenetic structure across life-history stages in plant communities. *Ecology*, 93, S70-S82.
- Ricklefs RE. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235, 167-171.
- Ruokolainen K, Linna A & Tuomisto H. 1997. Use of Melastomataceae and Pteridophytes for revealing phytogeographical patterns in Amazonian rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 13, 243-256.
- Tuomisto H, Ruokolainen K & Yli-Halla M. 2003. Dispersal, environment and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, 299, 241-244.
- 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.
- Steinitz O et al. 2005. Predicting regional patterns of similarity in species composition for conservation planning. *Conservation Biology*, 19, 1978-1988.
- Qian H, Ricklefs RE & White PS. 2005. Beta diversity of angiosperms in temperate floras of Eastern Asia and Eastern North America. *Ecology Letters*, 8, 15-22.
- Veech JA et al. 2002. The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos*, 99, 3-9.
- Wiens JJ, Pyron RA & Moen DS. 2011. Phylogenetic origins of local-scale diversity patterns and the causes of Amazonian megadiversity. *Ecology Letters*, 14, 643-652.
- Wiersma YF & Urban DL. 2005. Beta diversity and nature reserve system design in the Yukon, Canada. *Conservation Biology*, 19, 1262-1272.
- Williams PH. 1996. Mapping variations in the strength and breadth of biogeographic transitions zones using species turnover. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 263, 579-588.
- Whittaker RH. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30, 279-338.