

ARTÍCULO

NUESTRO CAMBIANTE MUNDO Y LA PÉRDIDA DE DIVERSIDAD BIOLÓGICA

Dra. Cecilia Leonor Jiménez Sierra

Doctora en ciencias por la Facultad de Ciencias de la UNAM

ceci@xanum.uam.mx

Nuestro cambiante mundo y la pérdida de diversidad biológica

Resumen

En este artículo se pretende abordar algunos temas útiles para entender los problemas de extinción a los que se enfrentan los diversos grupos biológicos. En primer lugar se presenta un panorama de la gran diversidad biológica de nuestro planeta, así como del escaso conocimiento que tenemos de la misma. El mundo es dinámico, por lo que el número de especies presentes en un área determinada es resultado tanto de los procesos de formación de nuevas especies (especiación) como de las extinciones de las especies que fueron incapaces de adaptarse a cambios ambientales. Los cambios constantes de la superficie terrestre y la presencia de eventos catastróficos, son causas naturales de las extinciones. Las especies especializadas o especialistas, así como las especies endémicas (con un restringido rango de distribución), tienen mayores probabilidades de extinguirse, debido a que tienen menores probabilidades de adecuación a los cambios ambientales. La extinción de las especies por causas antropogénicas, está íntimamente ligada a la evolución misma del hombre y su civilización. Las principales causas antropogénicas de la extinción de las especies, son: a) Persecución directa de organismos; b) Introducción de especies exóticas, y c) Alteración de los hábitats. La pérdida masiva de diversidad biológica es cada día más probable. Con ella se presentará la reducción de muchos servicios esenciales para las sociedades humanas. Es una ilusión pensar que podemos sobrevivir sin la diversidad biológica o que de alguna manera es secundaria en nuestro mundo contemporáneo. Entre las razones para conservar la biodiversidad, existen argumentos de tipo económico y de mantenimiento de la calidad ambiental (servicios de los ecosistemas), así como razones éticas y estéticas. La calidad de vida de las generaciones futuras dependerá, en gran medida, de las decisiones y las acciones que todos y cada uno de nosotros tomemos hoy en día en relación con nuestro entorno biológico.

Palabras clave: biodiversidad, especiación, extinción de especies, endemismo, bioconservación.

Our changing world and the loss of biological diversity

Abstract

In this section I address some topics that are useful for understanding the problem of extinction facing various biological groups. First, I present a panorama of the astounding biological diversity of our planet, and of our limited knowledge of this diversity. The world is dynamic and the number of species present in a given area is the result of both the processes that lead to the formation of new species (speciation) and the extinction of those species whose populations were not capable of adjusting to changes in their environment. The constant changes to the surface of the earth and the occurrence of catastrophic events are natural causes of extinction. Specialized species or specialists, along with endemic species (with a restricted distribution range) are more likely to go extinct considering that they have a lower probability of adjusting to environmental change. The extinction of species resulting from anthropogenic causes is intimately linked to the evolution of humankind and civilization. The main anthropogenic causes of species extinction are: a) Excessive hunting and collection of organisms, b) The introduction of exotic species and

c) Habitat alteration. The massive loss of biological diversity is increasingly probably and concurrently, there would be a decrease in the many services these organisms provide to us. We are deluding ourselves to think that we can survive without biological diversity or that it is somehow secondary to our contemporary world. Among the reasons for conserving biodiversity there are arguments of an economic nature, about maintaining environmental quality (services provided by ecosystems), ethical reasons and finally esthetic reasons. The quality of life of future generations will depend in large measure on the decisions and actions that each and every one of us take right now about our biological surroundings.

Key words: biodiversity, speciation, species extinction, endemism, bioconservation.

¿Qué tan diverso es nuestro planeta?

Debiéramos partir de una estimación del número total de especies que existen en nuestro planeta. Sin embargo, a pesar de que durante siglos muchos especialistas se han dedicado a tratar de completar el inventario biológico y a dar nombres a las diversas especies que nos rodean, resulta triste darnos cuenta de que estamos muy lejos de conocer con exactitud este dato. Las estimaciones actuales del número de especies presentes en nuestro planeta, oscilan entre 5 y 80 millones (PNUMA, 1995). Podemos decir que casi se ha completado el inventario de los organismos de mayor tamaño, como el de los vertebrados y, particularmente, de los mamíferos, cuyo registro llega a 4,327 especies. Sin embargo, la lista está lejos de completarse, pues aun para el caso de los primates (monos) el inventario es incompleto. Como muestra, podemos recordar que en septiembre de 2010 se anunció el descubrimiento de una nueva especie de gibón de mejillas amarillas, que habita en la copa de los árboles de las selvas montañosas del triángulo formado por Laos, Vietnam y Camboya. Este primate fue bautizado con el nombre científico de *Nomascus annamensis* (Centro Alemán de Primates en Gotinga (DPZ; 21/SEP/2010)).



Imagen 1. Nueva especie de gibón de mejillas amarillas *Nomascus annamensis* (Foto: Archivo El Universal: <http://www.eluniversal.com.mx/articulos/60757.html>; martes 21 de septiembre 2010; consultado 1/12/2010).

Ni qué decir del listado de animales menos conspicuos pero más diversos, como lo son los grupos de las aves (en los que se enlistan 9,672 especies), reptiles, anfibios, peces y otros conformados por organismos de menor tamaño, como el de los invertebrados. Dentro de este último grupo los insectos son especialmente diversos, pues tan sólo en las selvas tropicales Erwin (1982, 1983) ha estimado la posible existencia de cerca de 30 millones de especies de artrópodos tropicales, de las cuales sólo se conoce una pequeña fracción.

En lo que se refiere a la diversidad de plantas, se cuenta con un listado de 240,000 especies vasculares (excluyendo helechos y briofitas) (Cardona, 2007). La tarea de conocer y describir las especies existentes es todavía inmensa, y muchas especies están desapareciendo aun antes de que puedan ser registradas adecuadamente, debido a la transformación de sus hábitats naturales.

Elaborar el inventario de las especies que conforman el mundo microscópico (protozoarios, hongos y bacterias, entre otros), parece ser una tarea interminable. Baste con señalar que actualmente se ha conformado un dominio separado: Archaea, que reúne al conjunto

de organismos más simples, con formas ancestrales precursoras de otras formas de vida. Dentro de este grupo se encuentran las arqueobacterias metanogénicas, en cuyo metabolismo particular emplean el H_2 como fuente de energía y el CO_2 como fuente de carbono para su crecimiento, liberando gas metano al ambiente, uno de los subproductos que producen el efecto invernadero en la atmósfera. Estos organismos viven en el tracto intestinal de los animales rumiantes (vacas) y también son empleados en los líquidos cloacales de las plantas de tratamiento de aguas residuales. Las arqueobacterias halófilas viven en regiones con una muy alta concentración de sales (NaCl), mientras que las hipertermófilas viven a muy altas temperaturas.

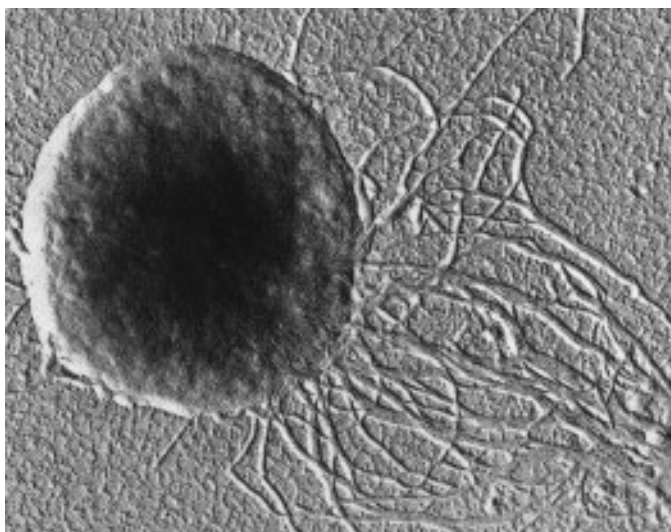


Imagen 2. Arqueobacteria Methanococcus jannischii

Aislada de una muestra tomada de una chimenea marina en el Pacífico (fumarola blanca) a 2.600 metros de profundidad. Puede crecer en un medio de cultivo mineral que contenga sólo H_2 y CO_2 como fuente carbonada y en un rango de temperatura entre 50° y $86^\circ C$. Estas células son cocos irregulares móviles, gracias a la presencia de dos haces de flagelos polares.

(Fuente: <http://www.biologia.edu.ar/bacterias/arqueobacterias.htm#grupo>; consultado 01/12/2010).

La tarea titánica de conocer la biodiversidad existente en nuestro mundo, es una carrera contra el tiempo, debido al acelerado ritmo al que se están perdiendo los hábitats naturales y las especies que en ellos viven. Como muestra de esto, podríamos hacer notar que ante el júbilo por haber descubierto la nueva especie de primate *Nomascus annamensis*, antes mencionada, se corre el velo de la tristeza por su posible pérdida, ya que al parecer sólo queda un centenar de individuos, los cuales están expuestos a la caza furtiva.

¿Cuál es el panorama general de la pérdida de biodiversidad?

El panorama que estamos viviendo en nuestro planeta es alarmante. Para advertirlo basta dar un vistazo a las estadísticas de pérdida de biodiversidad de nuestro planeta. Sabemos que una de cada cuatro especies de mamíferos, peces y anfibios del planeta, se encuentra amenazada de extinción, así como el 20 por ciento de las especies de reptiles y el 12 por ciento de las aves. Además, desde principios de la década de los ochenta se está produciendo un fenómeno de rarefacción de los anfibios a nivel mundial, así como numerosas extinciones de peces, atribuibles a la actividad humana. Ahmed Djoghlaif, Secretario Ejecutivo de la Convención sobre la Diversidad Biológica de la ONU, ha señalado que estamos perdiendo diversidad biológica a un ritmo nunca antes visto en la historia y que las tasas de extinción pueden ser hasta 1,000 veces superiores a las que se habían presentado en todos los tiempos.

La oleada de extinciones se debe básicamente a tres causas antropogénicas:

a) La persecución directa a los organismos, ya sea con fines económicos, como trofeos de caza o colección;

b) La introducción de especies exóticas (especies ajenas a un ambiente), que pueden convertirse en plagas o en terribles depredadores, y

c) La alteración de los hábitats mediante la contaminación y la transformación de los ambientes naturales, al darles un uso urbano, agrícola o ganadero. La presión para cambiar los usos del suelo se ha incrementado en los últimos años, debido al aumento de la población humana.

Las poblaciones de plantas o animales que actualmente están en mayor riesgo, son las que han sufrido la reducción de un 80% en su número original en los últimos diez años o en sus tres últimas generaciones. También son aquellas cuyo número total es de tan sólo 250 individuos adultos, situación que puede agravarse si se encuentran ubicados en varias poblaciones inconexas.

¿La diversidad biológica de un sitio cambia a través del tiempo?

La diversidad biológica de un sitio se manifiesta en la gama de formas biológicas, que pueden apreciarse en diversos niveles como genes, individuos, poblaciones y comunidades. El número de especies presentes en un momento determinado, depende del balance entre la aparición de unas especies o especiación y la desaparición o extinción de otras.

James Lovelock, creador de la teoría de Gaia, en la cual se considera a la tierra como un ser vivo, relata una historia que sirve para explicar la evolución y la diversidad biológica. Según ésta, inicialmente el planeta estaba cubierto por flores blancas que reflejaban la luz y mantenían fresco al mundo. Sin embargo, cuando la temperatura empezaba a descender, las flores blancas morían por falta de calor. Entonces las flores negras, capaces de retener más calor, empezaron a proliferar para, de esta manera, calentar nuevamente la tierra. Este relato encierra el principio darwiniano de la evolución, ya que, aunque todas las flores eran blancas, errores genéticos hacían que algunas nacieran con otros colores y nuevas formas o “morfos”. En condiciones normales habrían muerto, pero

los cambios climáticos ofrecían ventajas adaptativas que las hacían más exitosas y les permitían tener más descendientes. De allí que la diversidad de individuos, poblaciones y especies que se encuentran en nuestro planeta, son producto de una larga historia de errores o cambios genéticos, así como adaptaciones diferenciales mediadas por la selección natural ante una gama de variedades ambientales. Ante esta perspectiva podemos darnos cuenta de que vivimos en un mundo cambiante y que las especies que se encuentran en un sitio determinado son resultado de cientos o miles de años de ajustes entre las poblaciones y su entorno en constante transformación. El número de especies presentes en un área determinada es, entonces, resultado de los procesos de formación de nuevas y la extinción de las que fueron incapaces de ajustarse a los cambios ambientales.

¿Cómo aparecen nuevas especies?

La especiación es el proceso evolutivo mediante el cual se originan nuevas especies. La especiación alopátrica (alos: diferente, y patria: lugar) parece ser un proceso especialmente importante en la aparición de nuevas especies, aunque también existe la especiación simpátrica. En el proceso de especiación alopátrica, una población original queda dividida por una barrera biogeográfica. El aislamiento que ésta genera propicia la evolución independiente de las poblaciones resultantes. Existen dos tipos de especiación alopátrica. Se habla de vicarianza cuando una población queda separada por la aparición de una barrera biogeográfica, y dispersión, cuando una especie cruza una barrera biogeográfica ya existente. La aparición de especies por vicarianza está asociada a cambios climáticos o geológicos, como glaciaciones, alteraciones en la posición de los continentes o el surgimiento de cadenas montañosas, por lo cual la edad evolutiva de las especies así generadas, es similar a la edad geológica de las barreras que las separan. Los fenómenos de dispersión son posteriores a la génesis de las barreras biogeográficas, mientras que la edad evolutiva de sus especies puede ser mucho menor que la edad geológica de dichas barreras.

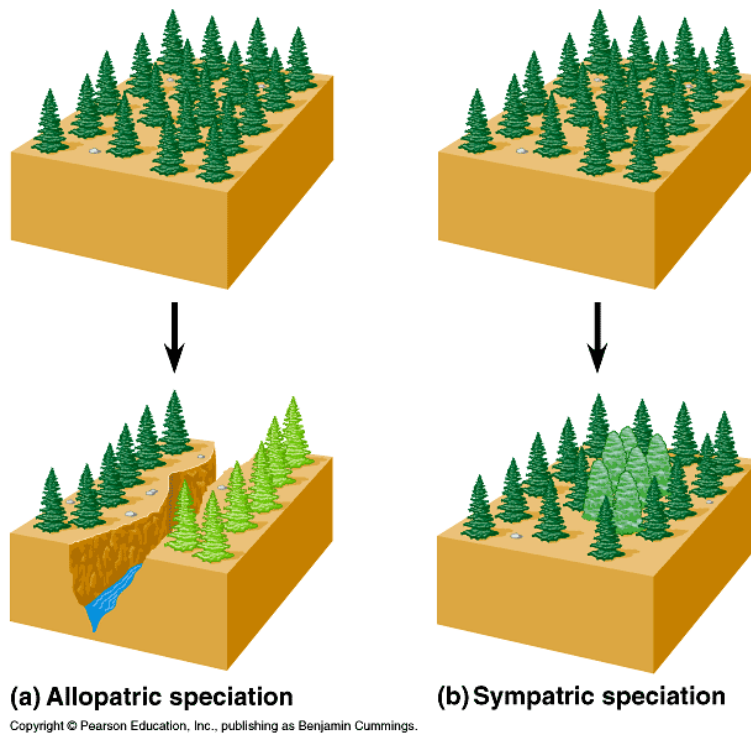


Imagen 3. Diagrama de los procesos de especiación

a) Especiación alopátrica, y b) Especiación simpátrica.

(Fuente: <http://kentsimmons.uwinnipeg.ca/16cm05/1116/24-06-SpeciationModes-L.gif>; consultado 01/12/2010).

¿La extinción de una especie es un fenómeno natural?

Un registro fósil nos señala que muchas formas de vida han desaparecido a través del tiempo. La extinción de las especies es un proceso natural, aunque ahora resulta agravado por la acción del hombre.

Entre las causas naturales de la extinción de las especies pueden señalarse los cambios constantes de la superficie terrestre, pues continuamente se presentan desplazamientos continentales, surgen nuevas montañas y el suelo se erosiona. Estos eventos acontecen lentamente, durante millones de años, dándose la evolución de las especies dentro de este marco temporal. Además, esporádica o periódicamente, ocurren eventos catastróficos o cataclismos de tipo climático o geológico de gran magnitud, que tienen un impacto en todo el planeta. Eventos de este tipo han sido los causantes de tres extinciones masivas registradas en nuestro planeta: la extinción del 57% de todos los géneros marinos durante el Ordovícico hace 430 millones de años; la extinción del 90% de las especies marinas durante el Pérmico hace 245 millones de años, y la extinción de los grandes reptiles durante el Terciario hace 65 millones de años.

¿Todas las especies corren el mismo riesgo de extinción?

De manera general podemos decir que las especies especializadas o especialistas tienen

mayores probabilidades de extinguirse. Una especie especialista es aquella que posee habilidades o cualidades para reducir la competencia con otras especies cercanas. Las formas de vida especializadas triunfarán cuando el ambiente sea estable, mientras que las generalistas dominarán en los ambientes frecuentemente perturbados. La estabilidad está condenada a la crisis, pues tarde o temprano se presentarán nuevos cambios que llevarán a los especialistas a la extinción para, finalmente, volver a estabilizarse las condiciones. Así es como los generalistas ceden otra vez terreno a nuevos especialistas, de tal suerte que las especies que viven en regiones geográficas restringidas, especializadas en ciertos nichos, es decir características ambientales o edáficas peculiares, conocidas como especies endémicas, correrán mayores riesgos de extinción que las especies que poseen una distribución más amplia.

¿Cuál ha sido el papel del hombre en relación a la extinción de las especies?

La extinción de las especies por causas antropogénicas está íntimamente ligada a la evolución misma del hombre y su civilización. Hace no más de dos millones de años apareció la primera especie de Homo, dotada de inteligencia para fabricar herramientas, cuyos descendientes aprendieron a dominar el fuego. Hace apenas 10,000 años nuestra especie, el Homo sapiens, logró domesticar animales y cultivar plantas. En pocos milenios colonizó todo el planeta. Ninguna otra especie ha tenido un éxito semejante, ni ha provocado en su expansión la extinción de un número tan elevado de otras especies. En los últimos 400 años se han extinguido al menos 8 especies de mamíferos y 115 de aves, cuando la tasa de extinción natural parece ser de una especie entre 200 y 400 años.

¿Cuál es la perspectiva mundial en la pérdida de la diversidad biológica?

La pérdida masiva de diversidad biológica es cada día más probable y con ella se presentará una reducción de muchos servicios esenciales para las sociedades humanas. Es una ilusión pensar que podemos sobrevivir sin la diversidad biológica o que de alguna manera es secundaria en nuestro mundo contemporáneo. La verdad es que la necesitamos más que nunca en un planeta de seis mil millones de personas, que en 2050 llegará a más de nueve mil millones, como se declaró en La Perspectiva Mundial sobre la Diversidad Biológica 3 (GBO-3), en la que también se señaló que la pérdida de diversidad biológica no puede ser vista como ajena a las preocupaciones fundamentales de las sociedades, pues su pérdida impedirá alcanzar objetivos de desarrollo, tales como la disminución de la pobreza; el incremento en la salud pública; el bienestar, y la seguridad para las generaciones presentes y futuras. Necesitamos la diversidad biológica para tener un planeta sano y un futuro sostenible. Por lo tanto resulta indispensable que todos los individuos, particularmente los tomadores de decisiones, consideren a la biodiversidad como su "capital natural", además de tomar en cuenta que su manejo tendrá repercusiones en diversos aspectos de la vida económica y social.

Como lo ha señalado el Secretario General de las Naciones Unidas, Ban Ki-moon:

El funcionamiento de los ecosistemas de los que dependemos para obtener alimentos y agua dulce; disfrutar de buena salud y espacios de esparcimiento, y estar protegidos frente a catástrofes naturales, está basado en la diversidad biológica. Su pérdida también

nos afecta cultural y espiritualmente. Puede que eso sea más difícil de cuantificar, pero en cualquier caso es esencial para nuestro bienestar (GBO-3).

¿Cuáles son las razones para evitar la pérdida de la biodiversidad?

Existen muchas razones para tratar de evitar la pérdida o la extinción de las especies, pero éstas las podemos agrupar en cuatro categorías:

a) Razones económicas. Existe un gran número de especies vegetales que son útiles para el hombre, sin las cuales no se habrían desarrollado las grandes culturas. Recordemos que el trigo fue la base de la alimentación de los egipcios; el arroz de los chinos, y el maíz de las culturas mesoamericanas. Además, la madera de las plantas leñosas es utilizada para la construcción de casas, la fabricación de diversos utensilios y la obtención de combustible. De muchas especies vegetales se extraen fibras, las cuales son utilizadas para la fabricación de telas. Además se obtienen diversas sustancias que son utilizadas como materia prima para la elaboración de medicinas y el desarrollo de procesos industriales.

Los animales, por su parte, han brindado al hombre recursos alimenticios importantes como carne, leche y huevos, además de satisfacer sus necesidades de transporte y carga. Algunas especies domesticadas, como los perros y los gatos, han resultado ser unos excelentes acompañantes.

Sin embargo, es importante señalar que el hombre sólo utiliza directamente un pequeñísimo porcentaje de las plantas y los animales que existen en el mundo. Mucho es lo que desconocemos acerca de los recursos que diversos organismos podrían brindarnos. En lo que se refiere a las plantas con flores, de las cuales se conocen cerca de 200,000 especies, sólo unas miles son consumidas por el ser humano; sólo unos cientos de ellas han sido más o menos aclimatadas, y sólo una docena de especies representan más del 80 por ciento del volumen total de cultivos del mundo moderno anualmente. Entre ellas están cereales como trigo, maíz, arroz, cebada y sorgo; la leguminosa soja; las raíces o tubérculos como patata, mandioca y batata; las productoras de azúcar, caña de azúcar y remolacha azucarera, y la fruta banana. Solamente los cereales representan la mitad de las calorías consumidas por las poblaciones humanas del mundo. En lo que se refiere a la domesticación de los animales y su uso, también es muy pequeño el número de especies de las que depende el hombre moderno. Prácticamente la ganadería, a nivel mundial, depende de cinco grandes especies de mamíferos: vaca, oveja, cabra, cerdo y caballo (Diamond, 2007).

b) Servicios Ambientales. Aquí nos referimos a todos los servicios que nos brinda la naturaleza en su conjunto, de manera indirecta, como son la purificación del agua; el mantenimiento del ciclo de ésta; el amortiguamiento de los cambios de temperatura; la humedad que la vegetación brinda a la atmósfera, así como el funcionamiento dinámico de los ciclos biogeoquímicos, sin los cuales no podría existir ninguna forma de vida: del oxígeno, carbono, nitrógeno, fósforo y calcio, entre otros. Estos servicios gratuitos contribuyen al bienestar del hombre. Sólo nos percatamos de ellos cuando alteramos la naturaleza, a tal grado que los ecosistemas ya no son capaces de brindarlos y se presentan desajustes que dan lugar a problemas de contaminación de agua, tierra y aire,

entre otros elementos. Estos daños se hacen patentes en las grandes ciudades, con las cuales hemos desplazado a la naturaleza o la hemos relegado a su mínima expresión.

c) Derecho a la vida. La razón ética para cuidar la naturaleza descansa en el hecho de que las especies que nos rodean, con los cambios de la tierra, han evolucionado durante millones de años. La mayoría de ellas ya existían antes de la aparición de la especie humana. De hecho, nosotros somos los únicos que tenemos la capacidad de darnos cuenta del estado del planeta, los ecosistemas y las especies, por lo que tenemos la responsabilidad de asegurar su existencia. Además, no tenemos derecho a entregarles a las próximas generaciones un mundo empobrecido, debido a un mal manejo de la naturaleza en el presente.

d) Conservar por placer. Esta última razón estética descansa en el placer o la dicha que los seres humanos experimentamos al convivir con la naturaleza. Lleva implícita esa capacidad natural de maravillarnos con lo que observamos y sentimos: cuando caminamos por un bosque, escalamos una montaña o contemplamos un atardecer en el desierto. Sin duda el hombre forma parte de la naturaleza. Regresar a ella nos provoca un disfrute muy especial, que quizá sea una evocación de los sentimientos que tuvo aquel hombre cazador y colector primitivo del que descendemos, cuando se sentaba a disfrutar de los momentos de ocio antes del anochecer.

Conclusiones

Hoy en día estamos lejos de tener un inventario completo de la biodiversidad de nuestro cambiante planeta, así como de conocer la función y la manera como cada organismo interactúa con los demás elementos bióticos y abióticos que le rodean. Hasta este momento la vida, como la conocemos, es un fenómeno mundano. La pérdida de poblaciones de plantas y animales, debido a causas antropogénicas, es alarmante y se incrementa conforme aumenta la población humana y sus demandas de espacio, alimento y energéticas. Los cambios alteran muchas variables como el ciclo del agua, los ciclos biogeoquímicos, el clima y los recursos bióticos, entre otras, de tal suerte que es alterada la calidad del ambiente donde se desarrollan las comunidades humanas, lo cual conduce a un empobrecimiento de los individuos y a la generación de problemas de índole social. El futuro de nuestro planeta depende de las acciones que hoy emprendamos para proteger el diverso mundo biológico que hemos heredado y que dejaremos a las siguientes generaciones.

Bibliografía

Cardona, L. 2007. Biodiversidad. Océano Ámbar. Barcelona.

Comision Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad (Conabio). 2009. Capital Natural de México: Conocimiento actual, evaluación y perspectivas de Sustentabilidad. Conabio. México. (www.conabio.gob.mx)

Diamond, J. 2008. Armas, gérmenes y acero. Gráficas Monte Albán. Querétaro.

Dirzo, R. 1990. La Biodiversidad como crisis ecológica actual ¿Qué sabemos? Ciencias (especial 4): 48-55.

Ehrlich, P.E. y G. Ceballos. 1997. Población y medio ambiente ¿Qué nos espera? Ciencia. 48(4):19-29.

Erwin, T.L. 1982. Tropical forest: their richness in Coleoptera and other arthropod species. Colept. Bull. 36: 74-75.

Erwin, T.L. 1983. Tropical forest canopies: the last biotic frontier. Bull. Entomol. Soc. Amer. 29:14-19.

Ezcurra, E. 1990. ¿Por qué hay tantas especies raras? La riqueza y rareza biológicas en las comunidades naturales. Ciencias (UNAM) (Especial 4): 82-88.

Green, R.E., A. Balmford, P.R. Crane, G.M. Mace, J.D. Reynolds y R.K. Turner. 2005. A framework for improved monitoring of biodiversity: responses to the World Summit on sustainable development. Conservation Biology. 19(1):56-65.

Mittermeir, R.A. C.G. Mittermeir, T.M. Brooks, J.D. Pilgrim, G.A.B. da Fonseca. 2003. Wilderness and biodiversity conservation.

Molles Jr., M.C. 2006. Ecología. Conceptos y aplicaciones. McGraw-Hill/Interamericana de España. Madrid. 671pp.

Primack, R. R.Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo, F. Massardo. 2001. Fundamentos de conservación biológica: perspectivas latinoamericanas. Fondo de Cultura Económica. México. 797 pp.

Primack, R.B. y J. Ros. 2002. Introducción a la biología de la conservación. Ariel. Barcelona. 375pp.

Secretaría del Convenio sobre la Diversidad Biológica. Perspectiva Mundial sobre la Diversidad Biológica 3. Montreal, 2010.

Whittaker, R.J., K.J. Willis and R. Field. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. Journal of Biogeography, 28: 453-470.