

LA TEORÍA DEL EQUILIBRIO INSULAR EN BIOGEOGRAFÍA Y CONSERVACIÓN

por

Carmen Pozo¹ y Jorge Llorente Bousquets²

*“En la ciencia de la biogeografía,
la isla es la primera unidad que la mente
puede abstraer para comenzar a comprender”
MacArthur & Wilson, 1967*

Resumen

Pozo, C. & J. Llorente Bousquets: La teoría del equilibrio insular en biogeografía y conservación. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **26**(100): 321-339. ISSN 0370-3908.

Con base en la revisión de abundante bibliografía, se hacen comentarios en relación con la teoría de la ecogeografía insular propuesta por MacArthur & Wilson y sobre el impacto, implicaciones y limitaciones generadas en la aplicación de dicha teoría en investigaciones relativas a la biogeografía, la ecología y la biología de la conservación. Se destaca cómo tal modelo sirvió de estímulo para realizar numerosas investigaciones y generar nuevos conceptos como el de “Población viable mínima” (MVP).

Palabras clave: Equilibrio insular, Modelo de MacArthur & Wilson, hábitats insulares, biogeografía, bioconservación, colonización, extinción.

Abstract

Based on the revision of abundant bibliography, commentaries are made in relation to the ecogeographical island theory proposed by MacArthur & Wilson and over its impact as well as the implications and limitations generated in the application of the theory in research related to biogeography, ecology, and conservation biology. We emphasize that the model served to stimulate a great deal of research and generate new concepts, such as “Minimal Viable population” (MVP).

Key words: Island equilibrium, Model of MacArthur & Wilson, Island habitats, Biogeography, Bioconservation, Colonization, Extinction.

-
- 1 Museo de Zoología-ECOSUR. El Colegio de la Frontera Sur. Apdo. Postal 424 C.P. 77000, Chetumal, Q. Roo. México. cpozo@ecosur-qroo.mx
 - 2 Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria. Apdo. Postal 70-399 C.P. 04510 México, D. F. jlb@hp.fiencias.unam.mx Instituto de Ciencias Naturales, UNAL. Bogotá, Colombia.

Las islas oceánicas y la vida insular siempre han sido de gran interés para taxónomos, ecólogos, genetistas y biogeógrafos, sean botánicos o zoólogos. Su importancia radica en la información que nos aportan sobre los procesos de la evolución, en espacio y tiempo, así como de procesos ecológicos. Desde un punto de vista histórico es clara la relevancia que tuvo la fauna de las Islas Galápagos para la formulación de los planteamientos de Darwin, así como fue significativa la isla Ternate (en Indonesia) para Wallace, quien planteó la teoría de la evolución por selección natural y que, además, publicó en 1880, "*La vida en las Islas o los fenómenos y causas de las faunas y floras insulares incluyendo una revisión y una propuesta de solución al problema de los climas geológicos*" (Williamson, 1981). Estos trabajos sólo son ejemplos, y debido a los constantes viajes de exploración que en esas épocas se intensificaron, con base en ellos se incrementó notablemente la información sobre las diferentes especies halladas en distintas islas; sin embargo, la mayoría de las investigaciones biogeográficas de esa época, consistían en descripciones de la distribución de taxones particulares ('biogeografía estadística') y se producían explicaciones históricas *ad hoc*, como es el caso del planteamiento de puentes transoceánicos para entender algunas distribuciones disyuntas.

El primer intento por formular una teoría con bases cuantitativas, que pudiera unificar la creciente masa de información sobre ecogeografía insular, se lo debemos a **MacArthur & Wilson** (1963, 1967). Sin embargo, no debemos olvidar que desde principios del siglo XIX surgieron algunos planteamientos sobre la relación existente entre el tamaño de determinada área y el número de especies que se encontraba en ésta, concepto que se trató con más detalle a principios del siglo XX y sirvió de base para el modelo propuesto por **MacArthur & Wilson** (M&W).

Un poco de Historia

La observación y estudio de que a mayor área entonces mayor número de especies, no es reciente. Los primeros planteamientos publicados a este respecto datan de hace más de 165 años (**Watson** 1835 en **Johnson & Simberloff** 1974, y de **Candolle** 1855 en **McGuinness** 1984a). En 1913, **Grinnell** y **Stwarth** al estudiar el número de especies presentes en distintos picos de montañas, establecieron: "*Parece ser que existe una probable ley: Entre más pequeña sea el área desconectada de una zona determinada.. mayor escasez de tipos que persisten ahí*" (**Harris**, 1984). Más adelante se siguieron desarrollando varios trabajos, principalmente en comunidades terrestres, con la esperanza de poder establecer relaciones cuantitativas que pudieran ex-

plicar dicho fenómeno. Entre éstos se encuentran los trabajos de **Arrhenius** (1921) y **Gleason** (1922, 1925), quienes trabajaron con plantas; ellos desarrollaron sus planteamientos a partir de observaciones empíricas, pero carecieron de razonamientos de tipo matemático (**Williams**, 1943). Posteriormente, **Fisher et al.** (1943), quienes trabajaron con poblaciones animales, al analizar el fenómeno de abundancia relativa de las especies, concluyeron que éste podía ajustarse con series logarítmicas y **Preston** (1962) demostró que, al convertir las abundancias en forma canónica, se obtendría una distribución normal; entonces, la relación del número de especies y su abundancia canónica sería log-normal (**Gilbert**, 1980).

El pensamiento científico de mediados del siglo XX puso énfasis en una 'mezcla integrada' de conceptos ecológicos, evolutivos y biogeográficos, lo que hizo que varios investigadores nuevamente dirigieran su atención a las islas, debido a las características que presentan, como es el tener comunidades de plantas y animales más sencillas que las continentales. Uno de los pioneros fue David Lack, quien siguió a Darwin en el estudio de las Galápagos, al efectuar su clásica investigación de evolución y ecología de los pinzones. Ernst Mayr por su parte siguió a Wallace en las islas tropicales del sur de Asia, haciendo contribuciones para el entendimiento de la especiación. MacArthur fue estudiante de Hutchinson, quien trabajó intensamente en lagos para formular explicaciones del efecto de la variación geográfica en la diversidad de las especies, y su trabajo post-doctoral lo realizó con Lack. Wilson comenzó como taxónomo y, fuertemente influenciado por Mayr, trabajó con el origen y relaciones de las hormigas de las islas tropicales del sur de Asia y del Pacífico Sur. Ambos científicos tuvieron una extensa experiencia con islas (**Brown & Gibson**, 1983). Contrario a lo que muchos autores afirman, el libro de M&W no es un resumen del inmenso acervo de información en torno a las islas, producido por otros naturalistas o investigadores, puesto que ellos mismos ya habían contribuido con información producida en sus trabajos con aves y hormigas. Se trata de una nueva visión o enfoque, una nueva perspectiva que considera el equilibrio insular.

Según **Gilbert** (1980), M&W propusieron la 'teoría del equilibrio insular' como un intento por entender las observaciones resumidas por **Preston** (1962) y **Williams** (1964). Esta propuesta básicamente está fundamentada en deducciones lógicas de modelos gráficos y matemáticos, tomadas de algunos datos empíricos para ejemplos ocasionales (**Sauer**, 1969). En ella se plantea un enfoque cuantitativo diseñado para construir y probar modelos generales basados en procesos ecológicos. El modelo específico que ellos

propusieron sugiere que -el número de especies que habitan en una isla- representa un equilibrio entre tasas opuestas de extinción y colonización, y que estos procesos son función del tamaño de la isla y de su distancia a la fuente de colonizadores, respectivamente (Brown, 1978).

A partir de 1967, esta teoría ha sido ampliamente adoptada por ecólogos y bioconservacionistas de cualquier estirpe, generando también una revolución en el pensamiento ecogeográfico de la época y motivando una enorme cantidad de investigación que podría aplicarse a gran variedad de medios insulares, islas oceánicas, cuevas, picos de montaña e incluso islas artificiales o ecológicas.

La Teoría o Modelo Teórico

La inquietud por integrar regularidades o principios de distribución de las especies insulares, se encontraba en la literatura mucho antes de que MacArthur & Wilson sintetizaran -en una sola teoría- tres de esos principios. El impacto que causó su modelo, fue debido a la unificación de éstos y al grado de simplificación en que lo presentaron, de tal forma que muchos investigadores se sintieron atraídos. Patterson (1983) mencionó que el propósito de M&W fue reformular la biogeografía, en términos de los fundamentos de la ecología de poblaciones, una opinión bastante extrema. Un aspecto importante de la visión de M&W, que les llevó a formular su teoría, es que apreciaron a la biota de algunas islas, no simplemente como relictos de los eventos históricos del pasado, sino como entidades en cambio constante (Case & Cody, 1987).

Los principios utilizados en su teoría, fueron:

Área y número de especies. El tamaño del área por lo general permite la existencia de mayor o menor cantidad de tipos de hábitats disponibles, los cuales a su vez determinan el número de especies encontradas; sin embargo, en ausencia de buena información de la variedad de hábitats en áreas continentales, se utilizaron las islas para representar en el tamaño de su área un parámetro indirecto para deducir el número de especies (Figura 1).

Existen muchos estudios donde se compararon el número de especies en islas de diferentes áreas, pero que presentaban hábitats similares o se encontraban en el mismo archipiélago (Darlington, 1957). A menudo estos estudios daban como resultado relaciones de la forma $S = C \cdot A^z$, donde S es el número de especies presentes, A es el área de la isla, C es una constante de proporcionalidad que varía dependiendo del taxón y de la región biogeográfica, y z también es una constante, la cual varía muy poco entre los taxones o en un taxón dado en diferentes partes del mundo, y se obtie-

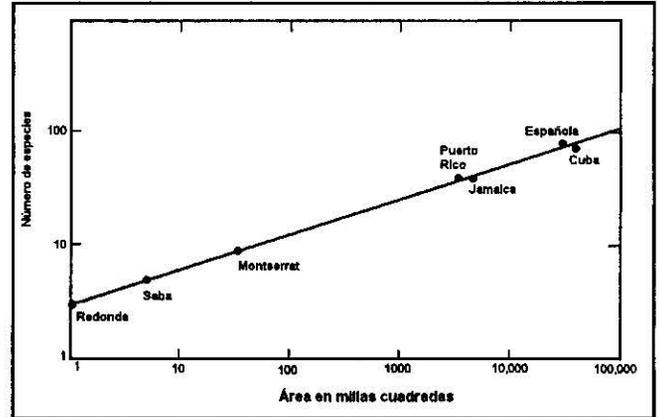


Figura 1. Curva de área-especies de la herpetofauna (anfibios y reptiles) de las Indias Occidentales. (Modificada (traducida) de MacArthur & Wilson 1967).

ne de la pendiente de la regresión lineal al representar gráficamente $\log S$ vs $\log A$. La relación $S = C \cdot A^z$, desde entonces es conocida como la curva de especies-área.

Preston (1962) hizo una importante contribución al describir la distribución canónica de las especies, al demostrar que el valor de z puede encontrarse por medio de la abundancia relativa de las especies, si se representa gráficamente en una forma log-normal (Figura 2).

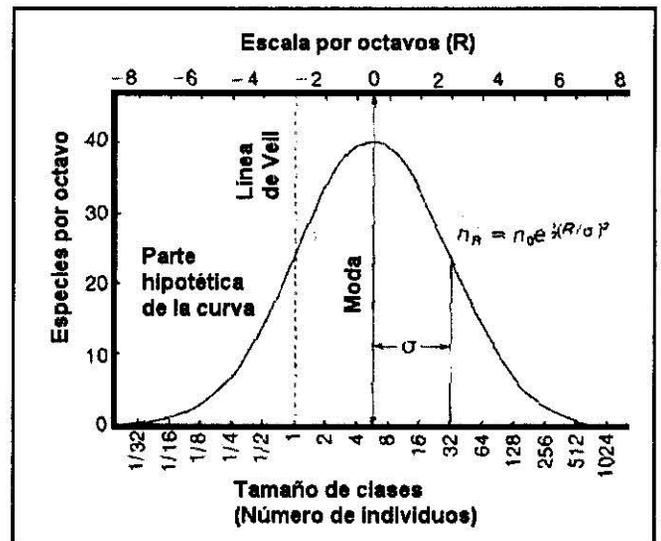


Figura 2. Distribución log-normal de la abundancia de las especies, el eje x es logarítmico (\log_2). Cada clase de abundancia (v. gr. 1-2 individuos, 2-4 individuos, 4-8 individuos), recibe el nombre de "octavos" debido a que cada uno es el doble de tamaño que la clase previa. La parte a la izquierda de la "Línea de Veil" representa valores de abundancia por debajo de un individuo. La desviación estándar (σ) a los dos lados de la moda comprende dos terceras partes de todas las especies. La ecuación n_r describe la curva normal (Modificada de Preston 1948 en Shafer 1990).

Los valores de z obtenidos por Preston concuerdan con los encontrados al graficar el $\log S$ vs $\log A$; el intervalo de valores de z para islas oceánicas es de 0.20-0.35, mientras que para hábitats insulares continentales los valores son entre 0.12 y 0.17 (Figura 3). **Connor et al.** (1983) discutieron sobre el valor de z y aseguraron que no tiene ningún significado biológico.

Efecto de aislamiento. El sorprendente orden en la relación entre el área de una isla y la riqueza de especies, hizo que se elaboraran propuestas para identificar y medir los factores que contribuyen a dicha relación. En trabajos diferentes como el de **Koopman** (1958 en M&W, 1967), se demostró que el área por sí sola no puede ser un predictor de la diversidad de las especies. **Watson** (1964) y **Hamilton et al.** (1964, 1967) (en M&W, 1967), trabajando con aves, midieron el efecto del grado de aislamiento, tamaño del área y elevación de la isla, pero su análisis de regresión múltiple no permitió encontrar el factor determinante.

Tanto la tasa de inmigración como la de extinción varían con el número de especies presentes. La tasa de inmigración está representada por una curva decreciente, debido a que entre más especies se establezcan menos inmigrantes serán nuevas especies; mientras que la curva de extinción es ascendente, ya que entre más especies estén presentes más alto será el número de extinciones. Tanto **Preston** (1962) como **M&W** (1963) sugirieron de manera independiente que debería de existir un balance entre inmigración y extinción, de tal forma que -la diversidad de por lo menos algunas biotas- pudiera entenderse como un equilibrio que se alcanza en el punto de intersección entre la curva de inmigración y la curva de extinción (Figura 4).

El número de inmigrantes o colonizadores que lleguen a una isla estará afectado por el grado de aislamiento en el que se encuentre. Si representamos gráficamente el número de especies vs el área, si se reconocen las distancias diferentes a la fuente de especies (generalmente el conti-

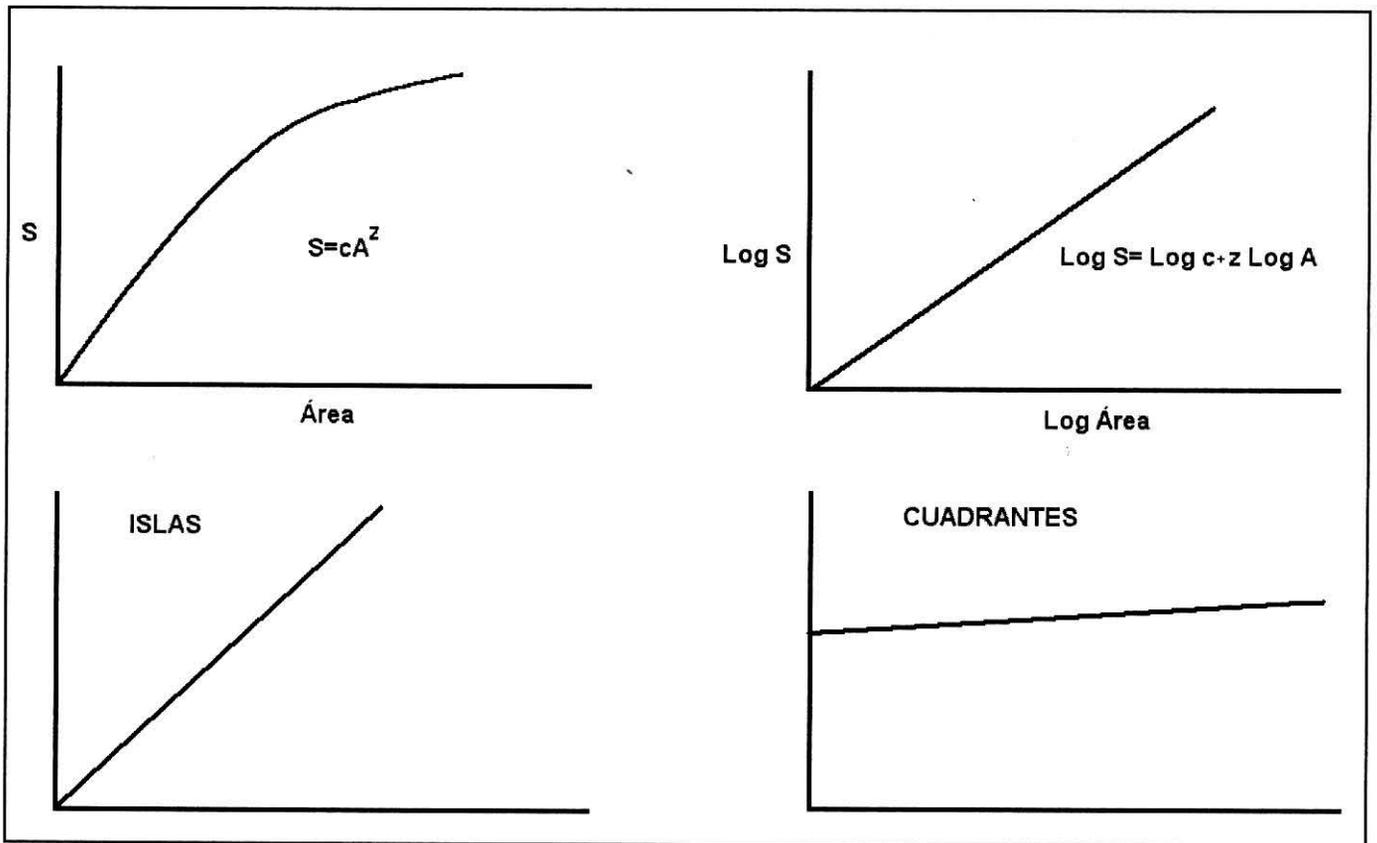


Figura 3. Incremento del número de especies que ocurre conforme se aumenta progresivamente el tamaño de los cuadrantes o de las islas muestreadas. La relación alométrica que se muestra en la primera gráfica puede ser linearizada si los datos se grafican de manera log-log. Las islas oceánicas generalmente exhiben pendientes mayores que los cuadrantes de muestras que están rodeados por un hábitat similar. En las primeras los valores de z van de 0.20 a 0.35 y para hábitats insulares continentales van de 0.12 a 0.17. (Modificado de **Harris** 1984).

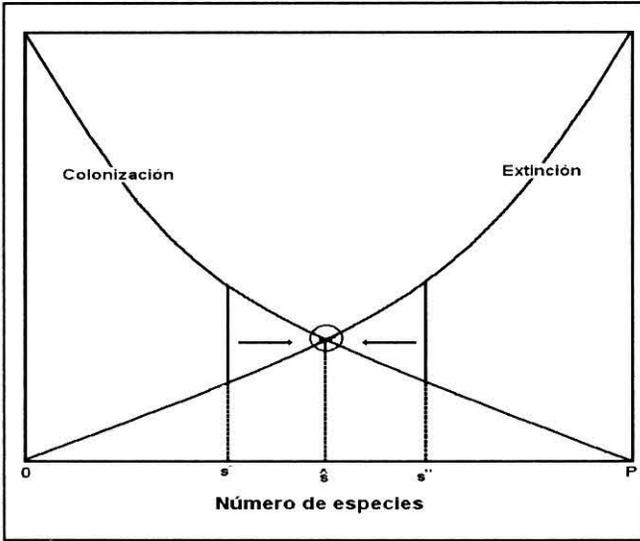


Figura 4. Modelo simple en el cual el número de especies que habitan en una isla representan un equilibrio entre las opuestas tasas de colonización y extinción. Note que la tasa de colonización declina y la de extinción aumenta conforme el número de especies se incrementa desde 0 a P, que corresponde al número de especies en el pool de tierra firme. El punto de intersección de las dos curvas representa el equilibrio estable, debido a que si el número de especies se desplaza desde s tanto hacia números más altos (s'') como a menores (s'), éste tenderá a regresar (flechas) al valor de s. (Tomado de **Brown** y **Gibson** 1983).

nente), se observará que las más lejanas presentan menor número de especies que las cercanas y de tamaño comparable (Figura 5a); eso se debe a que las especies tienen capacidades de dispersión desiguales. Por otra parte, el tamaño del área tendrá influencia sobre la tasa de extinción, cuando la distancia a la fuente de colonizadores sea la misma (Figura 5b), puesto que las islas pequeñas con mayor frecuencia están sujetas a eventos catastróficos que llevan a la extinción.

Tasa de reemplazo. Las tasas de inmigración y extinción varían en función del número de especies presentes durante el proceso de establecimiento de las especies de determinado taxón, hasta alcanzar su número de equilibrio (saturación); esto significa que la varianza del número de especies de diferentes islas -con determinado tamaño y grado de aislamiento- cambiará con respecto al número de especies presentes, por lo que el grado de saturación de una isla puede medirse con el siguiente cociente:

$$\frac{\text{varianza } S}{\text{media } S}$$

En una isla muy insaturada será de 1 y conforme se acerca a la saturación este valor se acercará a 1/2

M&W utilizaron probabilidades para obtener la ecuación que describe la curva de la tasa de colonización, $S_t = S(1 - e^{-Gt})$, donde S es el número de especies en el equilibrio, G es una constante y t tiempo. La colonización se sigue presentando aunque se haya alcanzado el número de especies en el equilibrio, pero este número permanece relativamente constante; no obstante, la composición de las especies cambia, ya que muchas de las especies recién llegadas tienen mejor éxito de colonización y sustituyen a las extintas; a este fenómeno M&W lo denominaron tasa de reemplazamiento de las especies y puede calcularse por medio del tiempo necesario para que una isla inhabitada alcance el 90% de su número de equilibrio ($t_{.90}$) usando la ecuación $T = 1.16 (S/t_{.90})$, o también por medio del punto de intersección de las curvas de tasa de colonización y tasa de extinción proyectado en el eje de las ordenadas (Figura 6).

Impacto de la Teoría: Implicaciones e hipótesis para ecología y biogeografía

El número total de especies que viven en una isla o en ambientes aislados es un dato importante en ecología y en biogeografía. La propuesta de M&W invitó a gran número de investigadores a aplicarla en sus estudios y de esta forma se generó enorme cantidad de información de importante valor para la ciencia. Por medio de este modelo, las biotas pueden considerarse entidades en proceso de cambio como respuesta a perturbaciones históricas; ya sea por encontrarse incrementando su diversidad debido a las tasas de colonización o por el contrario disminuyendo en su riqueza debido a las extinciones (**Patterson** & **Atmar**, 1986).

Sauer (1969) hizo una revisión bastante completa de los planteamientos del libro de M&W, donde argumentó sobre las limitaciones del modelo, pero enfatizó en la trascendencia del mismo por estimular varios estudios que proveerán de mayor número de datos, ya que con el tiempo se podrán proporcionar ajustes de la teoría que le darán mayor robustez.

Esto motivó un desarrollo subsecuente no sólo en la recolección y análisis de datos de distribuciones en islas oceánicas y archipiélagos (**Sauer** 1969, **Heatwole** & **Levins** 1973, **Hunt** & **Hunt** 1974, **Johnson** & **Simberloff** 1974, **Lynch** & **Johnson** 1974, **Goldstein** 1975, **Diamond** & **Mayr** 1976, **Jones** & **Diamond** 1976, **Diamond** & **May** 1977, **Connors** & **Simberloff** 1978, **Grant** & **Abbot** 1980, **Cole** 1981, **Temple** 1981, **Rey** 1984, **Blondel** 1987, **Case** & **Cody** 1987, **Wilson** 1988, **Soubadra** & **Davidar** 1998), sino que además se extrapolaron conceptos de esta teoría a la biogeografía continental (**Vuilleumier** 1970, **Brown**

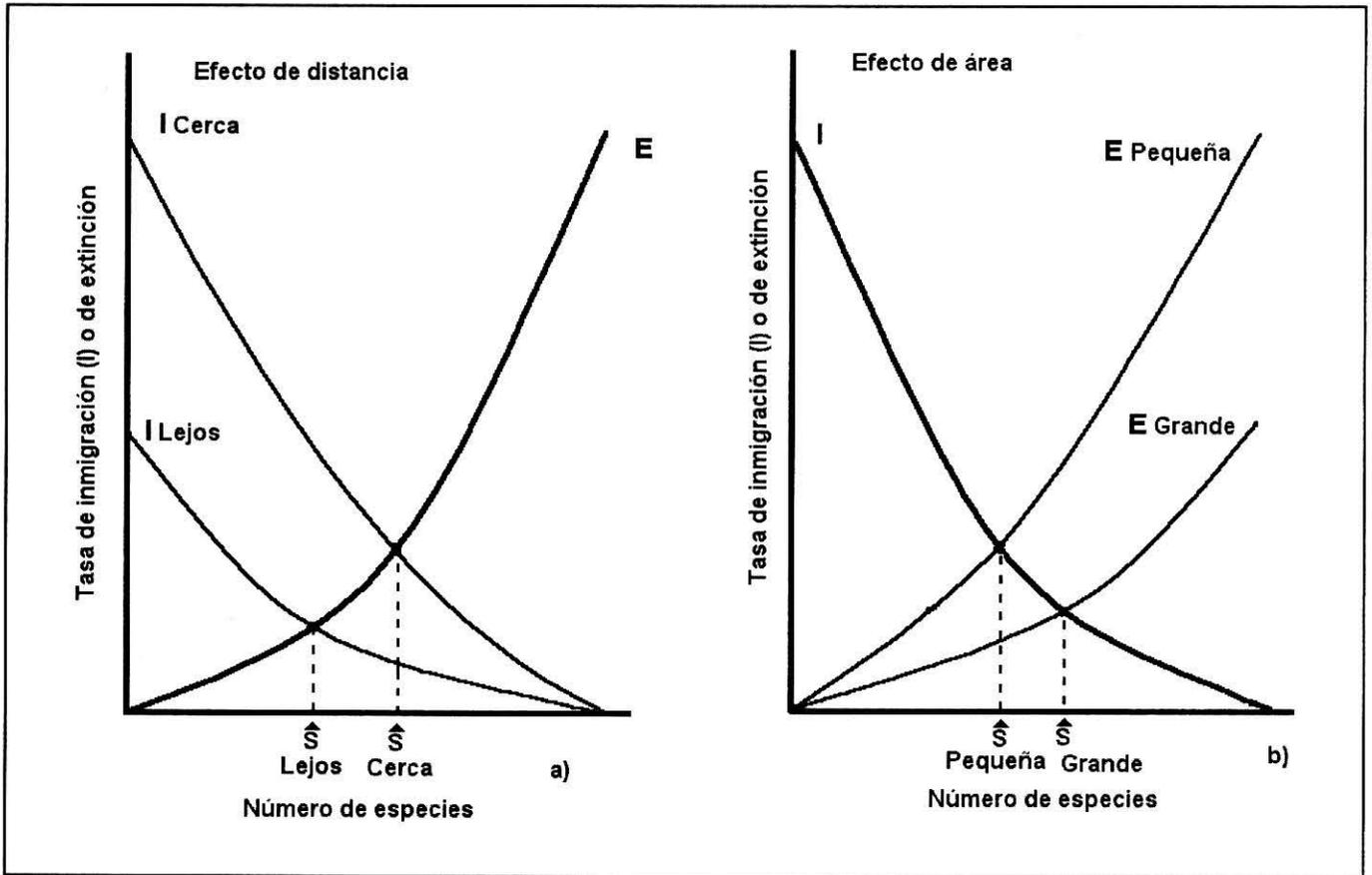


Figura 5. El equilibrio de la biota de una isla está dado entre la inmigración de nuevas especies y la extinción de aquellas ya presentes. a) Efecto de distancia; una isla cercana tiene un número de especies en equilibrio (\hat{s}) mayor que una isla lejana. b) Efecto de Área; Una isla grande tiene un número de especies en equilibrio (\hat{s}) mayor que una pequeña (Modificado de Simberloff 1974).

1971, Lynch & Whitcomb 1974, Helliwell 1976, Brown 1978, Davis & Glick 1978, Picton 1979, Levenson, 1981, Diamond 1984^a, 1984b, Lewn 1984, Opdam *et al.* 1985, Simberloff 1985b, Wilcox *et al.* 1986, Lomolino *et al.* 1989, Bolger *et al.* 1991, Bierregaard *et al.* 1992, Brown *et al.* 1995, Nores 1995, Calmè & Desrochers 2000), hasta incluir reservas en zonas urbanas (Adams & Dove 1989). Estos trabajos plantearon nuevos problemas a investigar por los ecólogos (Simberloff 1974, 1978), evolucionistas y genetistas de poblaciones (Brown, 1986).

Por lo tanto, el modelo teórico aportó otras facetas ecológicas con la generación de investigaciones de una variedad de aspectos. En biogeografía ecológica ha ayudado a encontrar el grado de determinismo en las tasas de extinción y de colonización, así también en la interpretación de composiciones faunísticas (Cox & Moore 1998), endemismos en archipiélagos con historias complejas y la importancia de conocer más acerca de los procesos de

especiación. Además impulsó la realización de estudios ecológicos para entender el efecto de competencia (Grant & Abbot 1980, Connor & Simberloff 1983), al investigar si se presenta o no en biotas insulares y qué efectos tendría en el equilibrio; así como en estudios poblacionales con respecto a densidad y capacidad de carga (Shaffer & Samson 1985).

Por otra parte, al utilizar el modelo en el estudio de hábitats insulares (islas intracontinentales o virtuales), surgió una disciplina relacionada con la creación de refugios para conservar la diversidad encontrada en distintas áreas. La Teoría de M&W no sólo tuvo un importante efecto en cuestiones de conservación al aplicarse con base en reglas para definir el diseño de Áreas Naturales Protegidas, incluso es relevante por haber contribuido al concepto de MVP ('Minimum Viable Population', Soulé & Simberloff 1986), que se maneja como principio en la disciplina de Biología de la Conservación (Gilpin & Soulé 1986).

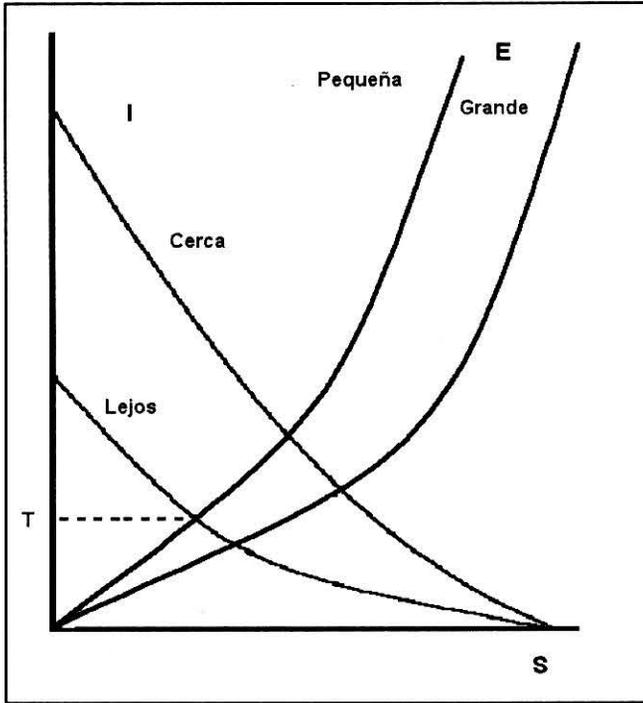


Figura 6. La tasa de reemplazo que ocurre en una isla o en determinado hábitat insular varía de acuerdo tanto con el efecto de distancia como el tamaño de área. El valor que toma esa tasa de reemplazo se puede obtener proyectando, sobre la ordenada, la intersección de la curva de la tasa de extinción con la de inmigración.

El análisis del efecto de fragmentación y una guía para el diseño de reservas naturales, a menudo han sido basados en el marco conceptual de biogeografía de islas (**Diamond & May 1976, Soulé & Wilcox 1980, Burgess & Sharpe 1981, Bierregaard et al. 1992, Begon et al. 1996**).

Críticas a la Teoría

El modelo teórico de M&W se aceptó antes de que existiera evidencia fundamentada que mostrara su validez (**Gilbert 1980**). En un principio los estudios buscaban apoyarlo, pero con el tiempo empezaron a surgir complicaciones al encontrarse situaciones en las que dicho modelo no se cumplía (ver cuadro 1). Los investigadores adquirieron distintas posturas, algunos ignoraban sus resultados, otros empezaron a buscar fenómenos inusuales que pudieran explicar los comportamientos alejados a las predicciones de la teoría, destacando la no universalidad de la misma. Otros autores simplemente cuestionaron dicho modelo.

Connors & McCoy (1979) y **McGuinness (1984a)** hicieron una revisión de los estudios de área vs No. de espe-

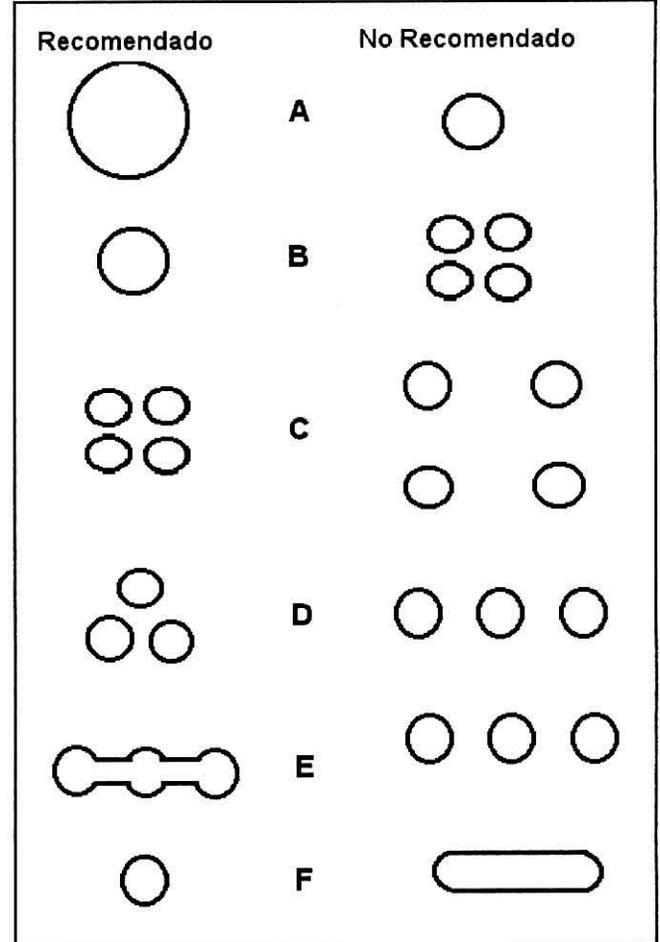


Figura 7. Principios geométricos sugeridos para el diseño de reservas naturales, derivados de los trabajos con biogeografía de islas. En cada una de las seis clases etiquetadas de la A a la F, las tasas de extinciones deberán de ser menores para el diseño de reserva del lado izquierdo que del diseño de reserva propuesto del lado derecho (Tomado de **Diamond 1975**).

cies y comentaron que los trabajos que tratan de corroborar la teoría de M&W en general solamente tratan de mostrar esta correlación. Sin embargo, los demás puntos que plantea la teoría no son comentados o estudiados; por ejemplo, él cita que la revisión de **Simberloff (1974)** de 37 trabajos, sólo en un 40% hablan sobre colonización.

Para **Cox & Moore (1998)** el problema con la teoría es que las estimaciones de la tasa de cambio, así como en el llamado equilibrio, requieren de tiempo demasiado extenso y, por lo tanto, en ese periodo pueden ocurrir cambios climáticos y geográficos que alterarían nuestros resultados; esto hace que los datos sean débiles para corroborarla. Ellos comentaron que el modelo ha dejado de ser una abstracción general de elementos comunes a to-

Cuadro 1. Revisión de algunos artículos relacionados con la experimentación de la teoría propuesta por **MacArthur** y **Wilson** (1967).

A favor	Grupo faunístico	Tema	Tipo de islas	Autor
Sí	Protozoarios	Experimentación	Artificiales	Cairns, <i>et al.</i> 1969
Sí	Ninguno	Análisis teórico, sobre los planteamientos del libro de M&W	Islas oceánicas	Sauer, 1969
Sí	Artrópodos	Experimentación	Manglares, fumigados	Simberloff & Wilson, 1969
Si (con dudas y recomendaciones)	Artrópodos	Experimentación	Manglares (continuación)	Simberloff & Wilson, 1970
Sí	Aves	Teórico. Datos de bibliografía y museos.	Submontanas	Vuilleumier, 1970
No	Mamíferos	Datos de literatura.	Hábitats insulares	Brown, 1971
Sí	Vegetación, reptiles, hormigas, arañas, mariposas otros artrópodos.	Muestreo, análisis de turnover	Isla verdadera	Heatwole & Levins, 1973
Sí	Protozoarios, algas y otros microorganismos acuáticos	Experimentación	Estanques artificiales	Hubbard, 1974
Sí Con dudas	Aves (canoras y rapaces)	Datos propios y de literatura	Isla verdadera	Hunt & Hunt, 1974
Sí, dice que las islas Británicas se comportan como islas continentales. Esto se puede ver en los valores de z que concuerdan con lo dicho por M&W	Plantas	Datos de la literatura. Con uso de variables bióticas y abióticas, aplicando análisis de regresión múltiple.	Islas verdaderas	Johnson & Simberloff, 1974
No pero dice que es importante seguir trabajando con la teoría de M&W	Aves	Datos de literatura. Analiza turnover	Islas del canal de California	Lynch & Johnson, 1974
Sí aplicación para conservación (SLOSS)	Aves	Datos publicados de censos.	Parches de bosque por fragmentación de hábitat	Lynch & Whitcomb, 1974
Sí, pero hace la observación de que el turnover para las distintas islas, muestra contradicciones con lo planteado por M&W	Artrópodos, poliquetos, equinodermos, quetognatos y moluscos	Datos propios.	Artificiales	Schoener, 1974
Sí, Menciona que la teoría se ha enriquecido con la observación de ser parte de un procesos de multiniveles, en una de ellos es aplicable la Teoría de M&W.	Principalmente aves	Análisis teórico, con ejemplos de varios trabajos propios y de diversos autores.	Todo tipo de islas verdaderas y hábitats insulares.	Simberloff, 1974
No	Hormigas	Datos propios	Islas verdaderas	Goldstein, 1975
Sí. Hace una discusión sobre la importancia de la teoría y porque razón puede ser utilizada para diseño de áreas protegidas	Comenta sobre varios grupos, desde plantas e insectos hasta vertebrados.	Datos propios y de la literatura.	Todo tipo de islas	Diamond & May, 1976
No, pero aclaran que es debido a los agrupamientos de islas y que los mismos M&W ya lo habían mencionado.	Aves Aplicación	Datos propios de expediciones anteriores y publicados para otros fines y con datos de los pobladores.	Islas del archipiélago Solomon	Diamond & Mayr, 1976

Continuación Cuadro 1.

No. Trata de aplicar el valor de las especies en términos de conservación y el tamaño recomendado por la teoría para mayor número de especies y dice que son mejor islas pequeñas en términos de conservación.	Aves y plantas	Datos de censos de una asociación ornitológica. 4 años. Datos propios para plantas.	Parches de bosque por fragmentación de hábitat	Helliwell, 1976
Apoyan al Turnover pero lo clasifican en distintas categorías según el tipo de aves que se consideren.	Aves	Datos propios y de censos. Comparan con Diamond, y con Terborgh & Faaborg.	Islas del canal de California	Jones & Diamond, 1976
Sí	Artrópodos	Experimentación Si para área vs # sp. Para Turnover, no se define postura	Islas de mangle	Simberloff, 1976 ^a .
Sí, parcialmente. Habla de Pseudoturnover. Menciona la importancia de más estudios con censos poco espaciados para corroborar la "teoría". El dice que debe de ser tratada como una hipótesis, que por el momento parece cumplirse para unos grupos y para otros no tanto.	Artrópodos	Análisis de datos propios de experimentaciones anteriores.	Islas de mangle	Simberloff, 1976b.
Sí	Aves	Discusión teórica sobre tendencias del turnover afectado por el tiempo de toma de datos como por un coeficiente de variación.	Islas verdaderas	Diamond & May, 1977
Sí	Moluscos	Experimentación, (excluye a "islas" que no cumplen)	Lagos y estanques	Aho, 1978
No	Aves y mamíferos	Datos propios y de la literatura.	Picos de montañas.	Brown, 1978
Sí	Aves y vegetación	Análisis de literatura.	Islas urbanas	Davis & Glick, 1978
Sí	Peces	Experimentación	Parches naturales y artificiales de corales	Molles, 1978
Sí	Mamíferos	Datos de literatura y propios	Picos de montañas	Picton, 1979
No pero menciona que sus resultados no necesariamente contradicen la teoría, mas bien sirven para demostrar que en situaciones particulares existen factores desfavorables para desarrollar un equilibrio entre inmigración-extinción	Peces de arrecifes	Datos propios	Corales como islas	Smith, 1979
No	Plantas	Datos propios	Ínsulas de bosques rodeadas por uso agrícola	Levenson, 1981
Sí	Bryozoarios, artrópodos acuáticos, poliquetos, tunicados, moluscos, porífera, celenterados y algas.	Experimentación	Artificiales	Schoener & Schoener, 1981

Continuación Cuadro 1.

Sí	Aves	Datos propios y literatura	Islas verdaderas	Temple, 1981
Sí.	Anfibios, reptiles, aves y mamíferos no-voladores y voladores	Datos propios y de la literatura. Análisis matemático comparativo de dos métodos para encontrar valor de z.	Islas oceánicas, archipiélagos, picos de montañas e islas en lagos.	Wright, 1981
Menciona la importancia de la teoría como generador de investigación en biogeografía. Pero dice que es importante trabajar con la relación de área- especies	Aves, vegetación	Datos propios y de botánicos.	Islas originadas como resultado de la formación del Lago Pymatuning en 1932	Coleman, Mares, Willig & Hirsch, 1982
Sí	Aves Concepto de relajación	Datos previos en literatura y datos propios.	Islas originadas por inundación del Canal de Panamá	Karr, 1982a
Sí	Parasitoides	Experimentación Datos propios y de literatura	"Islas"-Hospederos	Tallamy, 1983
No. Sólo discute la relación area-no. de especies.	Aves	Datos de bases de censos nacionales.	"Islas" de fragmentos de bosque.	Woolhouse, 1983
Si indirectamente, hace comentarios sobre aplicación para la creación de ANP. Aclara algunos valores de z	Aves	Datos propios y modelaje matemático.	Archipiélago, con diversos tipos de islas: oceánicas, puentes e insulas por fragmentación.	Diamond, 1984a
Sí	Aves, reptiles y mamíferos	Análisis de diversos estudios	Diversos tipos de islas e insulas	Diamond, 1984b
Sí	Varios taxones	Datos propios	Parches de vegetación por fragmentación de hábitat. Proyecto Amazonas 4 años	Lewn, 1984
Sí se cumple para algunos aspectos	Organismos acuáticos: Algas, Poríferos, Hidrozoarios, Anthozoa, Turbellaria, moluscos, poliquetos, crustáceos, bryozoarios equinodermos y ascidias.	Datos propios	Cantos rodados de piedras en línea de playa	McGuinness, 1984b
Sí	Artrópodos terrestres	Experimentación con fumigación	Islas de archipiélago en Florida	Rey, 1984
No	Aves y árboles Aplicación para ecología del paisaje	Datos propios	Parches de vegetación en un paisaje de agricultura	Opdam, Rijdsijk & Hustings, 1985
Ambiguo, menciona que depende la escala a la que se aplique el concepto.	Fósiles	Datos de la literatura.	Revisión crítica sobre la extrapolación de la teoría a la investigación de macroevolución.	Hoffman, 1985
Comenta la necesidad de refinamientos a la teoría y menciona que no es aplicable para efectos de diseño de ANP	Principalmente aves.	Análisis teórico, a través de falsificación de hipótesis. Ejemplos de literatura y propios.	Todo tipo de islas y hábitats insulares	Simberloff, 1985 ^b
Sí pero aclara la necesidad de mas estudios debido a ciertas incongruencias	Aves	Datos de la literatura. Análisis estadístico comparado	Islas oceánicas y de archipiélagos	Simberloff & Levin, 1985

Continuación Cuadro 1.

Sí	Musarañas	Datos propios	Islas en lagos	Hanski, 1986
Parcialmente. Al tomar en cuenta la vagilidad de las especies, la relación área vs No. especies se ajusta mejor al modelo de M&W, así como los valores encontrados para z.	Mariposas, comparando con aves y mamíferos.	Datos propios y de literatura.	Picos de montañas	Wilcox <i>et al.</i> 1986
No.	Ejemplos de aves y mamíferos	Análisis teórico, con ejemplos de varios trabajos propios y de diversos autores	Islas verdaderas	Blondel, 1987
Ambiguo.	Plantas, peces, aves, reptiles y mamíferos.	Datos propios y de literatura. Comparan tres teorías de B. Islas.	Islas verdaderas del Mar de Cortés.	Case & Cody, 1987
Prueban tres de cinco supuestos de la teoría, y dicen que la teoría no puede explicar en su totalidad los patrones de las aves en estas islas	Aves	Datos propios, para corroborar todos los supuestos de la Teoría.	Islas de vegetación inundable, con lodos.	Brown & Dinsmore, 1988
No	Flora	Datos propios de un autor usados para otra publicación y datos de literatura. Aplican estadística con Monte Carlo.	Islas de bosque.	Dunn & Loehle, 1988
Sí, parcialmente. Comenta la necesidad de ajustes al modelo y de continuar con experimentación que contenga pruebas de hipótesis.	Varios grupos	Análisis teórico. Ejemplos con datos de literatura.	Todo tipo de islas y hábitats insulares.	Schoener, 1988
Sí, aunque comenta que la variancia se explica por la colecta imperfecta de datos.	Hormigas	Datos propios y de literatura	Islas oceánicas (West Indies)	Wilson, 1988
No. Es un crítico duro sobre los planteamientos de área vs No. de especies, distancia y extinciones.	Varios ejemplos.	Análisis teórico. Menciona trabajos propios y de la literatura.	Islas verdaderas.	Williamson, 1988
No, explica sus resultados por procesos vicariantes del Pleistoceno	Mamíferos	Datos propios	Áreas de diferentes tipos de macrohábitats, que forman islas montañas.	Lomolino, Brown & Davis, 1989
Sí, de manera indirecta.	Aves Aplicación para la conservación, diseño de ANP	Datos propios.	Fragmentos de chaparral en zonas urbanas	Bolger, Alberts & Soulé, 1991.
No.	Varios	Datos propios	Fragmentos de hábitat en la Amazonia.	Bierregaard, <i>et al.</i> , 1992
No	Escarabajos	Datos propios.	Fragmentos de bosque	As, 1993
Sí. Aclaran específicamente que sus resultados apoyan tres predicciones de la teoría, pero que dos predicciones más no pudieron ser corroboradas por falta de datos significativos	Aves	Datos propios	Parches de matorrales en dunas	Brown, <i>et al.</i> , 1995

Continuación Cuadro 1.

Sí, pero no se cumple el turnover, lo explica por presentar especies endémicas a esos picos de montañas.	Aves	Datos propios y de la literatura.	Picos de montañas en región de las pampas argentinas.	Nores, 1995
Sí parcialmente. Analiza lo que ocurre en pequeños cayos y el efecto de tormentas sobre ellos y menciona que para éstas la hipótesis de disturbio lo explica mejor.	Plantas	Datos propios.	Archipiélagos de Cayos en las Bahamas	Morrison, 1997.
Sí, menciona que los fenómenos observados en la naturaleza se pueden explicarse con modelos que tienen como marco la teoría de biogeografía de islas.	Modelos matemáticos.	Simulación con programa de computo.	Islas cuadradas de celdas.	De Blasio, 1998
Sí, también hace inferencias sobre tamaño de áreas a proteger para conservación.	Mariposas.	Datos propios.	Archipiélago.	Soubadra & Davidar, 1998.
Sí, parcialmente cuando las especies consideradas son limitadas al hábitat, sino se aplica mejor la hipótesis de diversidad de hábitat y muestreo pasivo.	Aves	Datos propios.	Turberas en Québec.	Calmè & Desrochers, 2000.

das las comunidades de islas y que sólo pasó a ser un marco de descripción narrativa de cada situación.

Muchos estudios que se consideran clásicos por ser los primeros en apoyar la teoría, en verdad son imprecisos, según lo mencionaron **Simberloff** (1976^a) y **Gilbert** (1980), y muchos de los procedimientos estadísticos han sido criticados (**Haas** 1975, **Connor & McCoy** 1979). Además se ha indicado que en los periodos de tiempo tomados para los censos de diversos trabajos, existieron varios cambios ecológicos que afectaron los resultados y que en la teoría no se toman en cuenta, ya que la misma supone que el ambiente es constante a través del tiempo (**Cox & Moore** 1998). Finalmente, existe un efecto del tamaño del área sobre el No. de especies presentes, que es ocasionado por aspectos de muestreo (**Woolhouse** 1983, **Hill et al.** 1994).

Williamson (1988) es uno de los críticos más duros de varios aspectos del modelo teórico. Sus críticas las dirige al análisis de los planteamientos que hace el modelo (naturaleza de la teoría), en lugar de hablar de los aspectos que no toca la teoría, como lo hacen otros autores.

La teoría posiblemente es estable en cuanto intenta proveer una explicación unificadora que incluya las

interacciones de gran número de variables altamente interdependientes, tal como el tamaño del área, el aislamiento, la diversidad de hábitats (heterogeneidad) y la posición geográfica. El problema surge cuando sugiere que sus interacciones son suficientemente comprensibles y regulares, que pueden resultar en un modelo simple que las explique. **Simberloff**, quien es uno de los principales críticos analíticos de la teoría, cree que su aplicación para cada caso debe modificarse según las circunstancias y, por lo tanto, no puede rechazarse por ninguna prueba estadística u observación dada. Esto es se implican hipótesis *ad hoc*.

Al tomar en cuenta la observación de **Carlquist** (1974) en la que destaca: "No obstante que el interés y la claridad intrínseca de los modelos matemáticos son inmensos, la forma apropiada de su uso por biólogos de varios tipos está abierta a ser cuestionable. Así como los patrones de situaciones naturales para modelos matemáticos son claros, la aplicación del modelo a una región particular o a un grupo taxonómico no siempre es justificable, debido a que cualquier situación real está repleta de factores complicados, que obviamente no pueden predecir los modelos"; nos damos cuenta que al surgir la teoría del equilibrio dinámico de islas, ésta fue utilizada por gran cantidad de biólogos con distintos propósitos y en situa-

ciones diferentes, desde islas naturales -cuyo aislamiento geológico-histórico es notable- hasta tomar una planta como un medio insular para organismos fitófagos (Ver cuadro 1). Por tanto, las críticas que surgieron son de muy diferente índole y grado de profundidad; muchas de ellas fueron contestadas por los seguidores más fieles de la teoría en esos momentos, entre los cuales también se encuentra Simberloff, quien al seguir profundizando cada vez más en el modelo se retractó de varias afirmaciones hechas por él anteriormente.

Las críticas pueden resumirse en dos grupos, las que afirman que no se consideran diversos aspectos biológicos y las que se topan con problemas de análisis estadísticos, principalmente debido a la mala elaboración del muestreo o del diseño experimental.

Entre los aspectos biológicos presentamos los que se refieren en varios documentos críticos.

1. El modelo asume que las características particulares de las especies pueden ser ignoradas; sin embargo, es claro que las poblaciones no presentan las mismas tasas de colonización.
2. No se toman en cuenta mecanismos ecológicos de las interacciones de las especies, como competencia y aspectos coevolutivos.
3. Los fenómenos de colonización y extinción se tratan como si fuesen procesos independientes, cuando pudieran ser un continuo o interdependientes.
4. El modelo propone que las especies existentes en una isla provienen de continentes o de islas cercanas, es decir que no existen especies insulares derivadas por especiación. Se anula el principio del fundador y la deriva génica.
5. Varios autores mencionan que el número de especies está íntimamente relacionado con la diversidad de hábitats (heterogeneidad ambiental).

A todas estas críticas se les ha dado una respuesta 'lógica' e incluso anteriormente se habían considerado por los mismos autores, como es el caso de la diversidad de hábitats. Ellos mencionaron que sería mejor admitir este parámetro dentro del modelo, pero que debido a que la heterogeneidad se encuentra fuertemente relacionada con el área y como el área presenta menos problemas para evaluarse, fue mejor tomarla para introducirla implícitamente en el modelo. También mencionan el efecto de la capacidad de carga, la cual está relacionada con fenómenos de competencia.

Tal vez la crítica más importante encontrada en la literatura, es la que se refiere a la cuestión de endemismos, ya que nunca se mencionan en diversos casos de la Teoría del Equilibrio Dinámico de Islas (para más detalle ver **Cracraft** 1985).

Con respecto a las críticas hechas en cuanto al aspecto de recolección de datos y estadística del modelo, **Gilbert** (1980) realizó una síntesis excelente de diferentes trabajos, donde se critica o apoya a la teoría y demuestra que muchos de los trabajos que la apoyan presentan errores diferentes que hacen que realmente la contradigan.

La mayoría de los trabajos efectuados para investigar la relación especie-área, utilizan análisis de regresión múltiple, lo cual no puede admitirse como demostración de **causalidad** de los factores evaluados. También se ha observado que en muchos de los ajustes realizados existen puntos que quedan fuera de la línea y que al considerarse cambian en gran medida los valores de C y z. Aunque algunos trabajos se han criticado porque utilizan pocos puntos para el ajuste, la mayoría de esos puntos están agrupados en una zona y sólo un punto se encuentra en otro sitio.

Simberloff (1983,1985b) señaló que uno de los principales problemas para darle validez a la teoría, es que no existe una noción general en cuanto al número constante de especies que debe existir para poder verlo como un equilibrio, e introdujo fórmulas nuevas para calcular el equilibrio, pero como el fenómeno es de naturaleza probabilística, entonces se esperan variaciones, lo cual permite de nuevo que se maneje de una manera subjetiva, pues cada autor justifica dicha variación de alguna manera para así apoyar el modelo. **Ward & Thorton** (1998), al analizar la forma en que se repobló la isla de Krakatoa, encontraron que el equilibrio no se alcanza como lo predice la teoría de M&W y propusieron un modelo de equilibrios estables alternativos.

Muchos de los problemas al 'realizar experimentos' para probar la teoría, como ya se había mencionado antes, se relacionan con un mal diseño, debido a que en la mayoría de los casos los censos no son realizados de manera sistemática y además de que los intervalos de tiempo entre dichos censos no han sido calculados de una manera rigurosa, por lo que se pueden enmascarar efectos de extinciones o colonizaciones. Por eso es que **Diamond & May** (1977) propusieron una ecuación para conocer el intervalo de tiempo adecuado entre los censos realizados.

Aplicaciones de la teoría a la Bioconservación

Los parques y refugios de vida silvestre creados antes de 1971, no contaron con un diseño previo a su delimita-

ción. A partir de ese año, apoyado en la similitud de reservas naturales y hábitats insulares, surgió el campo del diseño de reservas naturales basado en los principios sostenidos por la teoría de M&W (**Diamond 1975, Terborgh 1975, Wilson & Willis 1975, Diamond & May 1976, Simberloff & Abele 1976, 1982, Cole 1981, Wilcove et al. 1986, Shafer 1990, Soubadra & Davidar, 1998**); práctica que también se extendió a la elaboración de principios para el manejo de bosques (**Harris, 1984**). Específicamente en los trabajos de **Diamond (1975)** y **Wilson & Willis (1975)**, se plantearon los 'seis principios geométricos para el diseño de reservas naturales' (Figura 7).

El diseño de reservas naturales para la conservación se planteó tres objetivos fundamentales (**Heaney 1986, Soulé & Simberloff, 1986**):

1. La presentación de comunidades naturales que son representativas de regiones bióticas del mundo. (**Sullivan & Shaffer, 1975, Simberloff & Abele 1982**).
2. La protección de las especies en peligro de extinción.
3. La conservación de la riqueza biótica o el máximo número de especies.

A partir de los trabajos realizados por **Wilson & Willis (1975)**, se mencionó la selección de varias áreas pequeñas o una sola área grande que comprenda la misma superficie, mejor conocido como SLOSS ('Single Large Or Several Small'); con ello se iniciaron varios trabajos con resultados diferentes, encontrándose algunos que apoyan la selección de varias reservas pequeñas (**Simberloff & Abele 1976, Lynch & Whigham 1984, Lahti & Ranta 1986**) y otros que tienden por una sola área de gran tamaño (**Williamson 1975, Diamond 1976, Diamond & May 1976, Terborgh 1976, Whitcomb et al. 1976, Butcher et al. 1981, Simberloff & Abele 1982, Soulé 1983, Harris 1984, Berry 1986, Brown 1986, Heaney, 1986, Pimm 1988**). En este debate hay autores que cambian de parecer de un artículo a otro (**Simberloff & Abele 1984**), o hasta en el mismo artículo donde sus resultados concluyen que es mejor varias pequeñas, pero en la discusión argumentan el valor de conservar áreas grandes (**Virolainen et al. 1998**).

Para darle solución a dicho dilema se expresaron ideas de acuerdo con el objetivo a lograr en la bioconservación; es decir, que si el interés es el de maximizar la riqueza específica, entonces la respuesta a SLOSS serían varias áreas pequeñas; pero si lo que se pretende es minimizar las extinciones, entonces es más aconsejable proponer una reserva grande (**Newmark 1986, Burkey 1989**). También se reconoció que la solución podría ser el establecimien-

to de corredores que interconectasen las diferentes áreas pequeñas, cuya función fuera la de proteger las especies que requirieran áreas grandes para su sobrevivencia. **Shaffer & Samson (1985)** comentaron que el diseño de reservas debe de hacerse de acuerdo con las siguientes preguntas:

1. ¿Qué es lo que se quiere preservar?
2. ¿Qué es lo que constituye o implica la conservación?
3. ¿Bajo qué condiciones se llevará a cabo la preservación?

En concreto se deduce que la teoría no genera recomendaciones directas para solucionar el dilema de SLOSS (**Simberloff & Abele, 1982**). Además, al tomar en cuenta que la mayoría de las reservas se proponen para la conservación de determinadas especies y no de la riqueza total, y que la forma y el tamaño de una reserva en general se decide por asuntos políticos y económicos (**Simberloff 1988, Soberón 1992**), la aplicación de la teoría es irreal. También existen supuestos de la teoría que no se cumplen en las reservas, como la llegada de colonizadores (**Wright & Hubell, 1983**). Debido a esto se ha planteado la necesidad de la creación de estrategias nuevas para el diseño de reservas: **Sullivan & Shaffer (1975)** discutieron la detección del tamaño mínimo para soportar a la población (MVP); **Patterson & Atmar (1986)** plantearon una matriz que da una base teórica y rigurosa en la elección de un diseño apropiado para la reserva; sin embargo, es necesario contar con datos detallados de la variación del medio ambiente y de los requerimientos de las especies. **Buckley (1982)** argumentó que su modelo de 'unidad de hábitat' tiene mayor valor predictivo sobre el número de especies esperado en una isla; sin embargo, comentó que aún hacen falta más estudios que corroboren esto. Con planteamientos matemáticos, **Higgs (1981)** analizó si es mejor una sola área grande (SLR) o dos mitades (THR) que den el mismo tamaño de la grande, y concluyó que la teoría de M&W es ambigua en la selección de una u otra; en este mismo trabajo discutió la selección de un modelo u otro tomando en cuenta aspectos que involucran manejo, catástrofes, efecto de margen e irreversibilidad y concluyó que es mejor un área grande. Más tarde, **Wright & Hubell (1983)** también propusieron un modelo con una idea semejante: OLR ('One Large Reserve') o TSR ('Two Small Reserves').

Algunos autores (**McCoy 1982, 1983, Zimmerman & Bierregaard 1986, Simberloff 1988, Burkey 1989**) demostraron con sus trabajos que es más importante el conocimiento autoecológico de las especies para el diseño de

una reserva que lo que aporta la teoría de M&W. **Margules et al.** (1982), después de un análisis detallado de cada una de las propuestas de **Diamond** (1975) y **Wilson & Willis** (1975) respecto a la forma y al tamaño a seleccionar en un diseño óptimo de reservas, concluyeron que no existen elementos sustentados en la teoría para apoyar una u otra decisión, e hicieron un llamado de precaución en la aplicación de las reglas generales de la teoría para efecto de estrategias de bioconservación. **Game** (1980) hizo un análisis teórico para refutar la creencia de que la forma circular de una reserva es la más adecuada para lograr la permanencia de mayor número de especies, considerando que hay que reducir el aislamiento de la reserva para asegurar las colonizaciones como lo establece **Diamond** (1975); **Game** concluyó que la forma óptima depende del balance entre extinción e inmigración. Sin embargo, **Blouin & Connor** (1985) concluyeron en su análisis que el problema para determinar la forma adecuada de las reservas, se debe a que con frecuencia sólo se incluyen las variables de extinción y colonización, y para ellos existen otro tipo de variables a considerar, como latitud, heterogeneidad del hábitat y aislamiento. **Boecklen & Gotelli** (1984), bajo un análisis estadístico de datos de la literatura sobre la relación área vs No. especies y sobre los modelos del colapso de la flora y fauna derivados de la teoría de M&W, demostraron que tienen bajo poder explicativo del fenómeno, lo que hace que los principios propuestos para la bioconservación sean muy débiles. Otros trabajos que criticaron los principios planteados por **Diamond** (1975) y **Wilson & Willis** (1975) son los de **Higgs & Usher** 1980, y **Margules & Usher** 1981.

Wilcox & Murphy (1985) y **Murphy & Wilcox** (1986) indicaron que la teoría no puede probarse para valorar el dilema de SLOSS; argumentaron que el valor de la teoría hacia aspectos de bioconservación está relacionado con el fenómeno de 'relajación biótica', que se da al fraccionar un área de gran tamaño en varias pequeñas, es decir, el efecto de la fragmentación sobre la tasa de extinción, lo que es predecible por la teoría y corroborado por evidencia empírica. Esto ha generado que biólogos, tomadores de decisiones y manejadores de áreas naturales protegidas consideren las consecuencias por fraccionar áreas, por lo tanto la teoría ha proporcionado una estructura conceptual de gran valor para la conservación de la naturaleza.

Berry (1986) enfatizó la necesidad de considerar aspectos genéticos, pues en las reservas existen cambios no adaptativos por pérdida de variación genética que deriva en un alto riesgo de extinción.

Finalmente podemos decir que ya sean o no prematuras las aplicaciones de la Teoría del Equilibrio Dinámico

Insular para el diseño de reservas naturales, mientras no exista otra dirección (probada) a seguir, es aconsejable continuar utilizándola, pero es importante no perder de vista el peligro irreversible de la fragmentación de áreas aún hoy en día preservadas (**Whitcomb et al.** 1976, **Schoener** 1988). Los refugios de vida silvestre deben ser lo suficientemente grandes para ser unidades autosuficientes capaces de preservar el mayor número de especies posibles cuando lo que se considera como la 'tierra firme' no exista más y ya no haya posibilidades de colonizaciones (**Cole** 1981).

Conclusiones

Esta revisión, sin el interés de ser exhaustiva, considera publicaciones que van desde la aparición de conceptos que fueron elementos básicos para M&W en la formulación de su teoría, pasando por las publicaciones optimistas de la etapa de la aplicación de la misma para demostrar su validez, como de otras plenas de críticas de diferente índole, hasta las que utilizaron dicha teoría con la valiosa perspectiva de obtener puntos de partida para la conservación de las especies y su hábitat.

Es de más hacer énfasis en el impacto que estos autores tuvieron con su libro de 1967, la muestra se puede apreciar en cualquier revista o libro que tenga temas de ecología, biogeografía o biología de la conservación. En todos ellos, además de encontrar la cita del libro que inició con el primer volumen de la serie "Monographs of population biology" publicado por Princeton University Press, se encontrarán con gran número de publicaciones que toman como base el tema por ellos expuesto.

En la actualidad se han previsto críticas adicionales a los ejemplos de islas que han sido utilizados para analizar y/o apoyar el modelo teórico, tales críticas subrayan el hecho de que la extinción reciente en islas, por causas humanas, ha sido en grado catastrófico que las cantidades ofrecidas para comparaciones deben tomarse con reserva, en particular con vertebrados.

Gran cantidad de los trabajos que dieron origen a esas publicaciones, no sólo sirvieron para discusiones sobre la validez o la posible refutación de la teoría, sino que derivaron en nuevos cuestionamientos para tratar conceptos como especiación, competencia, y genética de poblaciones, entre otros; incluso también para plantear paradigmas que han sido el punto de arranque para nuevas áreas del conocimiento, tal es el caso del concepto 'Minimum Viable Population' (MVP) que se puede decir es la base de lo que hoy se conoce como Biología de la Conservación.

No obstante las críticas de la que ha sido objeto, la teoría sigue aplicándose hoy en día tanto para el planteamiento de preguntas en la investigación, principalmente de tipo ecológico, como en el análisis de estudios en diversos tipos de 'islas' es decir, incluso en el análisis del efecto de la fragmentación del hábitat así como en la delimitación de áreas protegidas.

Estas observaciones nos hacen pensar en el comentario que los propios autores manifestaron en su libro sobre la Teoría de Biogeografía de Islas y que exponemos literalmente. El lector podrá juzgar si ellos fallaron en su propuesta.

"Nosotros no creemos seriamente que las formulaciones particulares que proponemos en los siguientes capítulos vayan a ajustarse por mucho tiempo a los resultados exactos de investigaciones futuras empíricas. Esperamos, en su lugar, que éstas contribuyan a la estimulación de nuevas formas de estudios teóricos y empíricos, que en su momento proporcionarán, una teoría general más robusta."

McArthur & Wilson, 1966.

Agradecimientos

Los autores agradecen a Rebeca Vázquez Yeomans por la enorme ayuda bibliográfica, a Romel René Calderón Mandujano por su ayuda con la edición de las figuras a Sophie Calmé por la revisión del manuscrito, a Jonh Lynch por sus consejos e indicaciones y su tiempo para discutir algunos tópicos. Jimena Castro nos ayudó en el procesador de palabras al igual que Isabel Vargas en las últimas revisiones del manuscrito. El CONACyT (32002) y la Facultad de Ciencias, UNAM así como ECOSUR-Chetumal fueron fundamentales por su apoyo. Las instalaciones del ICN de la UNC, en Bogotá, Colombia permitieron la conclusión del presente manuscrito.

Referencias

- Adams, L.W. & L.E. Dove. 1989. *WILDLIFE Reserves & Corridors in the Urban Environment: A Guide to Ecological Landscape Planning & Resource Conservation*. National Institute for Urban Wildlife.
- Aho, J. 1978. Freshwater snail populations & the equilibrium theory of island biogeography. *Ann. Zool. Fenn.*, 15:146-154.
- Arrhenius, O. 1921. Species & area. *J. Ecology*, 9:95-99.
- Ås, S. 1993. Are habitat islands? Woodliving beetles (Coleoptera) in deciduous forest fragments in forest boreal. *Ecography*, 16:219-228.
- Begon M., J. L. Harper & C. R. Townsend. 1996. *Ecology. Individuals, populations and communities*. 3th. Ed. Blackwell Science. Oxford.
- Berry, R.J. 1986. Genetics of insular populations of mammals with particular reference to differentiation & founder effects in British small mammals. In: *Island biogeography of mammals*. Heaney, L.R. & B.D. Patterson (eds.). Academic Press.
- Blondel, J. 1987. From biogeography to life history theory: a multithematic approach illustrated by the biogeography of vertebrates. *J. Biogeogr.*, 14: 405-422.
- Blouin, M. S., & E. F. Connor. 1985. Is there a best shape for nature reserves? *Biol. Conserv.*, 32: 277-288.
- Bierregaard, R. O. Jr., T. E. Lovejoy, V. Kapos, A. A. dos Santos & R. W. Hutchings. 1992. The Biological Dynamics of Tropical Rainforest Fragments. *BioScience*, 42(11): 859-866.
- Boecklen, W. J. & N. J. Gotelli. 1984. Island biogeographic theory & conservation practice: species-area or species-area relationships? *Biol. Conserv.*, 29: 63-80.
- Brown, C. A., G. I. H. Kerley, A. Mclachlan & T. Wooldrige. 1995. The Insular Biogeography of Birds in Coastal Dune Bush Patches. *S. Afr. J. Wildl. Res.*, 25(4): 113-117.
- Brown, J.H. 1971. Mammals on mountaintops: non-equilibrium insular biogeography. *Am. Nat.*, 105: 467-478.
- . 1978. The theory of insular biogeography & the distribution of boreal birds & mammals. *Intemountain Biogeography Symposium 2*: 209-227.
- & A.C. Gibson. 1983. The equilibrium Theory of Island Biogeography. 439-459 *Biogeography* St. Louis: Mosby.
- . 1986. Two decades of interaction between the MacArthur-Wilson model & the complexities of mammalian distributions. In: *Island biogeography of mammals*. Heaney, L.R. & B.D. Patterson (eds.). Academic Press.
- Brown, M. & J. J. Dinsmore. 1988. Habitat islands & the equilibrium theory of island biogeography: testing some predictions. *Oecologia*, 75:426-429.
- Buckley, R. 1982. The habitat-unit model of island biogeography. *J. Biogeogr.*, 9: 339-344.
- Burgess, R.L. & D. M. Sharpe. 1981. *Forest Island Dynamics in Man-Dominated Landscapes*, pp. 13-39. Springer-Verlag, New York.
- Burkey, T. V. 1989. Extinction in nature reserves: the effect of fragmentation & the importance of migration between reserve fragments. *Oikos*, 55: 75-81.
- Butcher, G. S., W. A. Niering, W. J. Barry & R. H. Goodwin. 1981. Equilibrium biogeography & the size of nature preserves: an avian case study. *Oecologia*, 49: 29-37.
- Cairns, J., Jr., M. L. Dathlberg, K. L. Dickson, N. Smith, & W. T. Waller. 1969. The relationship of fresh-water protozoan communities to the MacArthur-Wilson equilibrium model. *Am. Nat.*, 103: 439-454.
- Calmé, S. & A. Desrochers. 2000. Biogeographic aspects of the distribution of bird breeding in Québec's peatlands. *J. Biogeogr.*, 27: XXX-XXX (in press).
- Carlquist, S. 1974. *Island Biology*. Columbia University Press. P. 2.
- Case, T.J. & M.L. Cody. 1987. Testing Theories of Island Biogeography. *American Scientist*, 75: 402-411
- Cole, B. J. 1981. Colonizing abilities, island size, & the number of species on archipelagoes. *Am. Nat.*, 117: 629-638.

- Coleman, B. D., M. A. Mares, M. R. Willing & Y. H. Hisch. 1982. Randomness, area, & species richness. *Ecology*, 63(4):1121-1133.
- Connor, E. F. & E. D. McCoy. 1979. The statistics & biology of the species-area relationship. *Am. Nat.*, 113:791-833.
- _____, & D. Simberloff. 1978. Species number & compositional similarity of the Galapagos flora & avifauna. *Ecol. Monogr.*, 48:219-248.
- _____, & D. Simberloff. 1983. Interspecific competition & species cooccurrence patterns on islands: null models & the evaluation of evidence. *Oikos*, 41:455-465.
- _____, E. D. McCoy, & B. J. Cosby. 1983. Model discrimination & expected slope values in species-area studies. *Am. Nat.*, 122:789-796.
- Cox, C.B., & P.D. Moore. 1998. *BIOGEOGRAPHY an ecological & evolutionary approach*. Blackwell Science. 5a ed. Oxford. 326 pp.
- Cracraft, J. 1985. Commentary. 456-467. In: *Perspectives in ornithology*. Brush & G.H. Clark, Jr. (eds.). Cambridge Univ. Press
- Darlington, P. J., Jr. 1957. *Zoogeography: the geographical distribution of animals*. New York: Wiley
- Davis, A. M., & T. F. Glick. 1978. Urban ecosystems & island biogeography. *Environ. Conserv.*, 5:299-304.
- De Blasio FV. 1998. Diversity variation in isolated environments: species-area effects from a stochastic model. *Ecological Modelling*, 111(1):93-98.
- Diamond, J. M. 1975. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biol. Conserv.*, 7:129-146.
- _____. 1976. Island biogeography & conservation: strategy & limitations. *Science*, 190:1027-1029.
- _____. 1984^a. Distributions of New Zealand birds on real & virtual islands. *New Zealand Journal of Ecology* 7:37-55.
- _____. 1984^b. "Normal" extinctions of isolated populations. In M. H. Nitecki (ed.), *Extinctions*. pp. 191-246. The University of Chicago Press, Chicago.
- _____, & E. Mayr. 1976. Species-area relation for birds of the Solomon Archipelago. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 73:262-266.
- _____, & R. M. May. 1976. Island biogeography & the design of natural reserves. In R. M. May (ed.), *Theoretical Ecology: Principles & Applications*, pp. 163-186. W. B. Saunders, Philadelphia.
- _____, & R. M. May. 1977. Species turnover rates on islands: dependence on census interval. *Science*, 197:266-270.
- Dunn, C. D., & C. Loehle. 1988. Species-area parameter estimation: testing the null model of lack of relationship. *J. Biogeogr.*, 15:721-728.
- Fisher, R. A., A. S. Corbet & C. B. Williams. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.*, 12:42-58.
- Game, M. 1980. Best shape for nature reserves. *Nature*. 287:630-632.
- Gilbert, F. S. 1980. The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? *J. Biogeogr.*, 7:209-235.
- Gilpin, M.E. & M.E. Soulé. 1986. Minimum Viable Populations: Processes of Species Extinction: 19-34. In *Conservation Biology. The Science of Scarcity & Diversity*. Soulé, M.E. (eds.). Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Gleason, H. A. 1922. On the relation between species & area. *Ecology*, 3:158-162.
- _____. 1925. Species & area. *Ecology*, 6:66-74.
- Goldstein, E. L. 1975. Island biogeography of ants. *Evolution*, 29:750-762.
- Grant, P. R., & I. Abboult. 1980. Interspecific competition, island biogeography & null hypotheses. *Evolution*, 34:332-341.
- Hanski, I. 1986. Population dynamics of shrews on small islands accord with the equilibrium model. *Biol. J. Linn. Soc.*, 28:23-26.
- Harris, L.D. 1984. *The applicability of insular biogeography p. 71-92*. In: *The fragmented forest*. The University of Chicago Press.
- Haas, P.H. 1975. Some comments on use of the species-area curve. *Am. Nat.*, 109:371-373.
- Heatwole, H., & R. Levins. 1973. Biogeography of the Puerto Rican Bank: species-turnover on a small cay, Cayo Ahogado. *Ecology*, 54:1042-1055.
- Helliwell, D. R. 1976^a. The effects of size & isolation on the conservation value of wooded sites in Britain. *J. Biogeogr.*, 3:407-416.
- Heaney, L.R. 1986. Biogeography of mammals in SE Asia: estimates of rates of colonization, extinction & speciation. In: *Island Biogeography of Mammals*. Heaney, L.R. & B.D. Patterson. (eds.). Academic Press.
- Higgs, A. J. 1981. Island biogeography theory & nature reserve design. *J. Biogeogr.*, 8:117-124.
- _____, & M. B. Usher. 1980. Should nature reserves be large or small? *Nature*, 285:568-569.
- Hill, J. L., P. J. Curran & G. M. Foody. 1994. The effect of sampling on the species-area curve. *Global Ecology & Biogeography Letters*, 4:97-106.
- Hoffman, A. 1985. Island Biogeography & Palaeobiology: In Search for Evolutionary Equilibria. *Biol. Rev.*, 60:455-471.
- Hubbard, M. D. 1974. Experimental insular biogeography: ponds as islands. *Fl. Sci.*, 36:132-141.
- Hunt, G.L. Jr. & M.W. Hunt. 1974. Trophic levels & turnover rates: The avifauna of Santa Barbara Island, California. *Condor*, 76:363-369.
- Johnson, M. P., & D. S. Simberloff. 1974. Environmental determinants of island species numbers in the British Isles. *J. Biogeogr.*, 1:149-154.
- Jones, H. L., & J. M. Diamond. 1976. Short-time-base studies of turnover in breeding birds of the California Channel Islands. *Condor*, 78:526-549.
- Karr, J. R. 1982a. Avian extinction on Barro Colorado Island, Panama: a reassessment. *Am. Nat.*, 119:220-239.

- Lahti, T. & E. Ranta.** 1986. Island biogeography & conservation: a reply to Murphy & Wilcox. *Oikos*, 47:388-389.
- Levenson, J. B.** 1981. Woodlots as biogeographic islands in southeastern Wisconsin. In R. L. Burgess & D. M. Sharpe (eds.), *Forest Island Dynamics in Man-Dominated Landscapes*, pp. 13-39. Springer-Verlag, New York.
- Lewn, R.** 1984. Parks: How big is big enough? A major ecological experiment in the Amazon rain forest addresses the crucial size question of national parks. *Science*, 225:611-612.
- Lomolino, M. V., J. H. Brown & R. Davis.** 1989. Island biogeography of mountain forest mammals in the American Southwest. *Ecology*, 70(1):180-194.
- Lynch, J. F., & N. K. Johnson.** 1974. Turnover & equilibrium in insular avifauna with special reference to the California Channel Islands. *Condor*, 76:370-384.
- _____, & **R. F. Whitcomb.** 1974. Effects of the insularization of the eastern deciduous forest on avifaunal diversity & turnover. In A. Marmelstein (ed.), *Classification, Inventory & Analysis of Fish & Wildlife Habitat: Proceedings of a National Symposium, Phoenix, Arizona*, pp. 461-489.
- _____, & **D.F. Whigham.** 1984. Effects of forest fragmentation on breeding bird communities in Maryland, U.S.A. *Biol. Conserv.*, 28:287-324.
- MacArthur, R. H. & E. O. Wilson.** 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17:373-387.
- _____, & **E.O. Wilson.** 1967. *The theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Margules, C., A. J. Higgs, & R. W. Rafe.** 1982. Modern biogeographic theory: are there any lessons for nature reserve design? *Biol. Conserv.*, 24:115-128.
- _____, & **M. B. Usher.** 1981. Criteria used in assessing wildlife conservation potential: a review. *Biol. Conserv.*, 21:79-109.
- McCoy, E. D.** 1982. The application of island-biogeographic theory to forest tracts: problems in the determination of turnover rates. *Bio. Conserv.*, 22:217-227.
- _____. 1983. The application of island-biogeographic theory to patches of habitat: how much land is enough? *Bio. Conserv.*, 25:53-61.
- McGuinness, K. A.** 1984a. Equations & explanations in the study of species-area curves. *Biol. Rev.*, 59:423-440.
- _____. 1984b. Species-area relations of communities on intertidal boulders: testing the null hypothesis. *J. Biogeogr.*, 11:439-456.
- Molles, M. C., Jr.** 1978. Fish species diversity on model & natural reef patches: experimental insular biogeography. *Ecol. Mongr.*, 48:289-305.
- Morrison, L. W.** 1997. The insular biogeography of small Bahamian cays. *J. Ecology*, 85:441-454.
- Murphy, D.D. & B.A. Wilcox.** 1986. On island biogeography & conservation. *Oikos*, 47:385-387.
- Newmark, W.D.** 1986. Species-area relationship & its determinants for mammals in Western North American National Parks. In: *Island Biogeography of Mammals*. Heaney, L.R. & B.D. Patterson. (eds.). Academic Press.
- Nores, M.** 1995. Insular biogeography of birds on mountain-tops in north western Argentina. *J. of Biogeogr.*, 22:61-70.
- Opdam, P. G., Rijsdijk, & F. Hustings.** 1985. Bird communities in small woods in an agricultural landscape: effects of area & isolation. *Biol. Conserv.*, 34:333-352.
- Patterson, C.** 1983. Aims & Methods in Biogeography. In: Sims, R.W., J.H. Price & P.E.S. Whalley (eds.) *Evolution, Time & Space: The Emergence of the Biosphere*. Academic Press, London & New York. Pp.1-28.
- Patterson, B.D. & W. Atmar.** 1986. Nested subsets & the structure of insular mammalian faunas & archipelagos. In: *Island Biogeography of Mammals*. Heaney, L.R. & B.D. Patterson. (eds.). Academic Press.
- Picton, H. D.** 1979. The application of insular biogeographic theory to the conservation of large mammals in the Northern Rocky Mountains. *Biol. Conserv.*, 15:73-79.
- Pimm, S.T. et al.** 1988. On the risk of extinction. *Am. Nat.*, 132(6):757-785.
- Preston, F. W.** 1962. The canonical distribution of commonness & rarity: part I. *Ecology*, 43:185-215; part II. 43:410-432.
- Rey, J. R.** 1984. Experimental tests of island biogeographic theory. In Strong et al (eds.), *Ecological Communities: Conceptual Issues & the Evidence*: 101-112.
- Sauer, J. D.** 1969. Oceanic islands & biogeographical theory: a review. *Geogr. Rev.*, 59:582-593.
- Schoener, A.** 1974. Experimental zoogeography: colonization of marine mini-islands. *Am Nat.*, 108:715-738.
- _____. 1988. Experimental island biogeography. In: Myers, A.A. & P.S. Giller (eds.) *Analytical Biogeography: An Integrated approach to the study of animal & plant distributions*. Chapman & Hall. London & New York. pp.483-512.
- Schoener, A., & T.W. Schoener.** 1981. The dynamics of the species-area relation in marine fowling systems: I. Biological correlates of changes in the species-area slope. *Am. Nat.*, 118:339-360.
- Shaffer, M. L. & F. B. Samson.** 1985. Population size & extinction: a note on determining critical population size. *Am. Nat.*, 125 (1):144-152.
- Simberloff, D. S. & L. G. Abele.** 1976. Island biogeography & conservation: strategy & limitations. *Science*, 193:1032.
- _____, & _____. 1982. Refuge design & island biogeographic theory: effects of fragmentation. *Am. Nat.*, 120:41-50.
- _____, & **L. G. Abele.** 1984. Conservation & obfuscation: subdivision of reserves. *Oikos*, 42:399-401.
- _____. 1974. Equilibrium theory of island biogeography & ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5:161-182.
- _____. 1976a. Experimental zoogeography of islands: effects of island size. *Ecology*, 57:629-648.
- _____. 1976b. Species turnover & equilibrium island biogeography. *Science* 194:572-578.
- _____. 1978. Using island biogeographic distributions to determine if colonization is stochastic. *Am. Nat.*, 112:713-726.

- _____. 1983. When is an island community in equilibrium? *Science*, 220:1275-1277.
- _____. 1985a. Population size & extinctions: A note on determining critical population sizes. *Am. Nat.*, 125:144-152.
- _____. 1985b. Biogeography: the unification & maturation of a science. 411-455. In: Brush & G.H. Clark, Jr. (eds.). *Perspectives in ornithology*. Cambridge Univ. Press
- _____. 1988. The contribution of population & community biology to conservation science. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 19:473-511.
- _____. & B. Levin. 1985. Predictable sequences of species loss with decreasing island area - Land birds in two archipelagoes. *New Zealand Journal of Ecology*, 8:11-26.
- _____. & E. O. Wilson. 1969. Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands. *Ecology*, 50:278-296.
- _____. & E. O. Wilson. 1970. Experimental zoogeography of islands: a two-year record of colonization. *Ecology*, 51:934-937.
- Smith, G. B.** 1979. Relationship of eastern Gulf of México reef-fish communities to the species equilibrium theory of insular biogeography. *J. Biogeogr.*, 6:49-61.
- Soberón, J.M.** 1992. Island Biogeography & Conservation Practice. *Conserv. Biol.* 6(2):161
- Soubadra, D.M. & G.T. Davidar.** 1998. Patterns of butterfly distribution in the Andaman islands: implications for conservation. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*. 19(6):527-534
- Soulé, M. E.** 1983. What do we really know about extinction? In Schonewald-Cox et al. (eds.), *Genetics & Conservation: A Reference for Managing Wild Animal & Plant Populations*, pp. 11-124. The Benjamin/Cummings Publishing Co., Inc., Menlo Park, Cal.
- _____. & D. Simberloff. 1986. What do genetics & ecology tell us about the design of nature reserves?. *Biol. Conserv.*, 35:19-40.
- _____. & B. A. Wilcox. 1980. Conservation biology: its scope & its challenge. In M. E. Soulé & B. A. Wilcox (eds.), *Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective*, pp. 1-8. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass.
- Strong, D. R., Jr.** 1982. Critical thought on island biogeography. *Ecology*, 63:590.
- Sullivan A.L. & M.L. Shaffer.** 1975. Biogeography of the Megazoo. *Science*, 189:13-17.
- Tallamy, D.W.** 1983. Equilibrium Biogeography & its application to insect host-parasite systems. *Am. Nat.*, 121:244-254.
- Temple, S. A.** 1981. Applied island biogeography & the conservation of endangered island birds in the Indian Ocean. *Biol. Conserv.*, 20:147-161.
- Terborgh, J.** 1975. Faunal equilibrium & natural diversity: the problem of extinction prone species. *BioScience*, 24:715-722
- _____. 1976. Island biogeography & conservation: strategy & limitation. *Science*, 193:1029-1030.
- Virolainen KM, Suomi T, Suhonen J, Kuitunen M.** 1998. Conservation of vascular plants in single large & several small mires: species richness, rarity & taxonomic diversity. *J. Appl. Ecol.* 35(5):700-707.
- Vuilleumier, F.** 1970. Insular biogeography in continental regions. I. The Northern Andes of South America. *Am Nat.*, 104:373-388.
- Ward, S.A. & I.W.B. Thornton.** 1998. Equilibrium theory & alternative stable equilibria. *J. Biogeogr.* 25(4):615-622.
- Whitcomb, R. F., J. F. Lynch, P. A. Opler, & C. S. Robbins.** 1976. Islands biogeography & conservation: strategy & limitations. *Science*, 193:1030-1032.
- Wilcove, D. S., C. H. McLellan, & A. P. Dobson.** 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. In Soulé (ed.) *Conservation Biology: The Science of Scarcity & Diversity*, pp. 237-256. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass.
- Wilcox, B. A., & D. D. Murphy.** 1985. Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. *Am. Nat.*, 125:879-887.
- _____. _____, P.R. Ehrlich & G.T. Austin. 1986. Insular biogeography of montane butterfly faunas in the Great Basin: comparison with birds & mammals. *Oecologia*, 69:188-194.
- Wilson, E. O., & E. O. Willis.** 1975. Applied biogeography. In M. L. Cody & J. M. Diamond (eds.), *Ecology & Evolution of Communities*:522-534.
- _____. 1988. The Biogeography of the West Indian Ants (Hymenoptera: Formicidae). In J. K. Liebherr (eds.). *Zoogeography of Caribbean Insects*. Corner University Press: 214-230
- Williams, C. B.** 1943. Area & number of species. *Nature*, 152:264-267.
- _____. 1964. *Patterns in the Balance of Nature & Related Problems in Quantitative Ecology*. Academic Press, London.
- Williamson, M. H.** 1975. The design of wildlife reserves. *Nature*, 256:519.
- _____. 1981. *Island Population*. Oxford University Press, Oxford.
- _____. 1988. Relationships of species number to area, distance and other variables. In: Myers, A.A. & P.S. Giller (eds.) *Analytical Biogeography: An Integrated approach to the study of animal & plant distributions*. Chapman & Hall, London & New York. pp.92-115.
- Wright, S.J. & S.P. Hubell.** 1983. Stochastic extinction & reserve size: a focal species approach. *Oikos*, 41:466-476.
- _____. 1981. Intra-archipelago vertebrate distributions: the slope of the species-area relation. *Am. Nat.*, 118:726-748.
- Woolhouse, E. J.** 1983. The theory & practice of the species-area effect, applied to breeding birds of British woods. *Biol. Conserv.*, 27:315-332.
- Zimmerman, B. L., & R. Bierregaard.** 1986. Relevance of the equilibrium theory of island biogeography & species-area relations to conservation with a case from Amazonia. *J. Biogeogr.*, 13:133-143.