

Capítulo 9

Hormigas como herramienta para la bioindicación y el monitoreo

A.M. Arcila C. y F.H. Lozano-Zambrano

Según Allaby (1992) *bioindicadores* son especies que tienen rangos estrechos de amplitud con respecto a uno o más factores ambientales, y su presencia indica una condición particular o un conjunto de condiciones ambientales. El acercamiento mediante el uso de bioindicadores se ha propuesto ya que no es posible y/o práctico evaluar la respuesta individual de cada uno de los componentes de un sistema a las diferentes condiciones del ambiente. En este sentido, se debe asumir que las respuestas de los indicadores reflejan las respuestas de muchos de los otros miembros del ensamblaje estudiado y que son una parte importante de la integridad ecológica de los hábitats (Feinsinger 2001).

Numerosos autores han listado criterios *a priori* para la selección de grupos potencialmente efectivos de taxa indicadores y muchos estudios han aplicado esto para justificar la conveniencia de grupos particulares como indicadores (por ejemplo Holloway y Stork 1991; Pearson y Cassola 1992). Estos criterios probablemente han servido más para descartar que para escoger las especies o grupos que sean candidatos para indicadores.

La bioindicación y la variedad de términos usados con relación al concepto, pueden ser repartidos en tres categorías correspondientes a las tres principales aplicaciones de bioindicadores según McGeoch (1998):

Indicadores ambientales: especie o grupos de especies que responden predeciblemente, en formas que son fácilmente observadas y cuantificadas a la degradación ambiental o al cambio en el estado ambiental (Hellawell 1986).

Indicadores ecológicos: especie o grupos de especies que se conocen como sensitivas a la fragmentación del hábitat, la polución, la perturbación u otras condiciones de estrés que degradan la biodiversidad. Un indicador ecológico es un taxón característico o gremio de especies que es sensitivo para la identificación de factores de estrés del ambiente, que demuestra los efectos de estos factores de estrés sobre la biota y cuya respuesta es representativa de la respuesta de al menos un subgrupo de otros taxa presentes en el hábitat.

Indicadores de biodiversidad: especie, gremio o grupo seleccionado de especies, en el que su diversidad refleja alguna medida de la diversidad (como riqueza de especies y nivel de endemismos) de otros taxa en un hábitat o grupos de hábitat (Gaston y Blackburn 1995). En este caso, la riqueza de especies (u otra medida de diversidad) del taxón indicador, gremio o grupo de especies se usa para estimar la riqueza de especies de otros taxa (Noss 1990).

Cada una de las categorías mencionadas presenta una serie de funciones esperadas para los indicadores clasificados dentro de ellas las cuales se resumen en la Tabla 9.1.

Tabla 9.1 Funciones de los grupos indicadores en cada categoría de bioindicación

Categoría del indicador	Funciones alternativas
Ambiental	Detecta un cambio en el estado del ambiente Monitorea cambios en el estado del ambiente
Ecológica	Demuestra el impacto de un factor de estrés sobre la biota Monitorea durante largo tiempo cambios inducidos por factores de estrés en la biota
Biodiversidad	Identifica la diversidad de taxa en un área específica Monitorea cambios en la biodiversidad

Las hormigas como indicadores

Entre las bondades más frecuentemente resaltadas del uso de hormigas como indicadores están su alta diversidad, gran abundancia en casi todo tipo de ambientes, variedad de funciones dentro de los ecosistemas, respuesta rápida a cambios ambientales, facilidad de muestreo y resolución taxonómica relativamente buena (Alonso y Agosti 2000; Andersen 1990; Peck *et al.* 1998).

Numerosos estudios han abordado la evaluación del uso de las hormigas como indicadores ecológicos y /o de biodiversidad (Horvitz y Schemske 1990; Majer 1983; Oliver

et al. 1998); en contraste poco se ha explorado el posible uso de las hormigas como indicadores ambientales (Lobry de Bruyn 1999).

Los resultados de los diversos estudios de hormigas como indicadores ecológicos y de biodiversidad son controvertidos, especialmente en lo que respecta a la utilidad de las hormigas como indicadores de biodiversidad de otros taxa (Alonso 2000). Algunos aspectos de estos trabajos y de los principales usos de hormigas como indicadores se abordan en las siguientes secciones.

Hormigas como indicadores ambientales

Un indicador ambiental debe ser una especie o conjunto de especies con rangos de tolerancia estrechos para las variables que interesa indicar. Para elegir el sujeto de estudio adecuado hace falta un buen conocimiento biológico y ecológico de las especies lo cual, para las hormigas, es especialmente deficiente en el neotrópico (Alonso y Agosti 2000).

La misma sociabilidad de las hormigas las hace sujetos difíciles para análisis de fluctuaciones poblacionales relacionadas con cambios ambientales. Las comparaciones interespecíficas se verían obstaculizadas por las diferencias en cuanto a tipo de organización social y tamaño de la colonia; también sería necesario establecer primero una línea base que permitiera distinguir entre las fluctuaciones poblacionales normales y aquellas que puedan estar relacionadas con un cambio ambiental de interés (Kaspari y Majer 2000). Finalmente, la organización social les permite también crear su propio microambiente dentro del nido (Brian 1983), razón por la cual no se esperaría una correlación muy estre-

cha entre los cambios ambientales (a no ser que sean muy drásticos) y las poblaciones de hormigas. Por ejemplo algunas especies del género *Formica* poseen colonias que termorregulan y logran mantener la temperatura interna del nido más o menos constante a pesar del cambio de temperatura exterior (Hölldobler y Wilson 1990).

A pesar de los argumentos en contra, existen propuestas para emplear las hormigas como indicadores ambientales, tal como lo expone Lobry de Bruyn (1999) quien propone el empleo de hormigas como indicadores de la calidad del suelo en ambientes rurales. Destacamos este acercamiento porque más allá de la correlación de la diversidad de hormigas con la calidad del suelo, se propone la identificación de especies o grupos de especies que cumplan funciones clave en el mantenimiento de la energía y flujo de materiales. Además del estudio de la forma como las hormigas influyen en el movimiento del agua, reciclaje de nutrientes, bioturbación y pedogénesis.

Uso de hormigas en inventarios rápidos de riqueza de especies

El objetivo de un inventario rápido es lograr la mejor resolución posible con poco tiempo de muestreo y procesamiento del material colectado, ya sea porque se necesita tomar decisiones urgentes o hay pocos recursos disponibles para trabajar.

Debido a la gran diversidad de las hormigas, 11000 especies descritas (Bolton 1994, 1995), lograr un inventario local completo de la riqueza total de especies, no es compatible con los objetivos y/o limitaciones de un inventario rápido.

Debido a esto ha habido gran interés en encontrar sustitutos que provean estimativos confiables de la riqueza total de especies. Varios estudios han examinado la correlación entre la riqueza de algunos géneros o grupos de hormigas con la riqueza total de especies de hormigas (Kremen 1994; Pearson 1994; Oliver y Beattie 1996, Andersen 1997), otros han evaluado la correlación entre la riqueza de taxa superiores y la riqueza total de especies (Gaston y Williams 1993; Prance

1994; Williams y Gaston 1994, Andersen 1997). De esta manera se identifican los géneros o grupos con mayor poder predictivo de la riqueza total de hormigas y se somete a prueba la validez del uso de taxa superiores para inventarios de diversidad de especies.

De acuerdo con Andersen (1997), existen géneros de hormigas cuya riqueza de especies a nivel local se correlaciona fuertemente con la riqueza total de hormigas, pero esto varía con la escala. Un género que es buen predictor de la riqueza a nivel local puede no serlo a nivel regional. De igual manera dicha correlación tiende a mantenerse en sitios dentro de un mismo tipo de hábitat más no entre hábitats diferentes. El poder de predicción de la riqueza de géneros o de taxa superiores disminuye a medida que aumenta la escala; de igual manera la relación tiende a ser más fuerte en sitios que representan un mismo tipo de hábitat. Para sintetizar, el uso de sustitutos para la riqueza total de especies es posible pero limitado a una escala local y dentro del mismo tipo de hábitat.

Uso de hormigas como indicadores ecológicos

Tal como lo menciona Feinsinger (2001) la mayoría de las especies de animales de la región tropical tienden a mostrar rangos geográficos que son naturalmente discontinuos. La presencia de una especie determinada nos puede estar indicando una buena integridad ecológica en un sitio determinado, pero su ausencia no necesariamente significa lo contrario. Además el conocimiento de la composición de las comunidades de hormigas es todavía incipiente, razón por la cual el poder predictivo a nivel específico es bajo (Andersen 1997).

Teniendo en cuenta lo anterior es deseable el empleo de un grupo de especies, más que de una sola especie (véase capítulo 7). Andersen (1997) propone el uso de grupos funcionales definidos en términos de su comportamiento ecológico. Los grupos funcionales de hormigas que han sido identificados varían de manera predecible con relación al clima, tipo de suelo, vegetación y perturbación, con la ventaja adicional de permitir las comparaciones entre comunidades con poco traslape de especies (Andersen 1990).

En el neotrópico se ha dedicado buen esfuerzo a la identificación de especies y grupos de especies indicadoras de diferentes estadios de sucesión, desde potreros hasta ecosistemas poco o no intervenidos (Aldana y Chacón de Ulloa 1999; Bustos y Ulloa-Chacón 1996; Fowler y Haines 1983). Si bien dichos estudios reportan una alta asociación entre las posibles especies indicadoras y su respectivo estado sucesional, el principal problema es la falta de generalidad que no permite hacer comparaciones entre comunida-

des de hábitats diferentes. Casi cada especie o grupo de especies indicadoras se vuelve específica para las condiciones de cada estudio, lo cual desvirtúa un poco el propósito inicial del uso de indicadores. Existe la necesidad de cambiar el enfoque de los estudios y realizar análisis que busquen patrones de respuesta de grupos funcionales que estén por encima de las identidades de las especies y permitan hacer generalizaciones y comparaciones.

A manera de ejemplo, Lozano-Zambrano (2002) evaluó el efecto de la pérdida de área en fragmentos de bosque seco en Colombia, sobre hormigas en tres grupos funcionales (cazadoras solitarias, cazadoras en grupo “legionarias” y cultivadoras de hongos). Las comparaciones de relaciones especies-área entre grupos funcionales pueden resaltar diferencias esenciales en sus dinámicas espaciales y respuestas a la heterogeneidad del hábitat (Kareiva 1994). El estudio mostró que el número de especies cazadoras solitarias y especies cultivadoras de hongos no se afectó por la reducción del área de los fragmentos, mientras que la riqueza de especies cazadoras en grupos (legionarias) fue afectada significativamente (Figura 9.1). Las especies de legionarias no generan competencia interespecífica por su alimento en su comportamiento de forrajeo y evitan cruzar su propio camino y reincursionar en las mismas zonas, donde en su irrupción diezmaron las poblaciones de sus presas. Esta situación de abundancia de presas y tiempo de recuperación de las incursiones, puede estar limitando en algunos casos el número de colonias y de especies de legionarias en los fragmentos más pequeños de bosque seco (Lozano-Zambrano 2002).

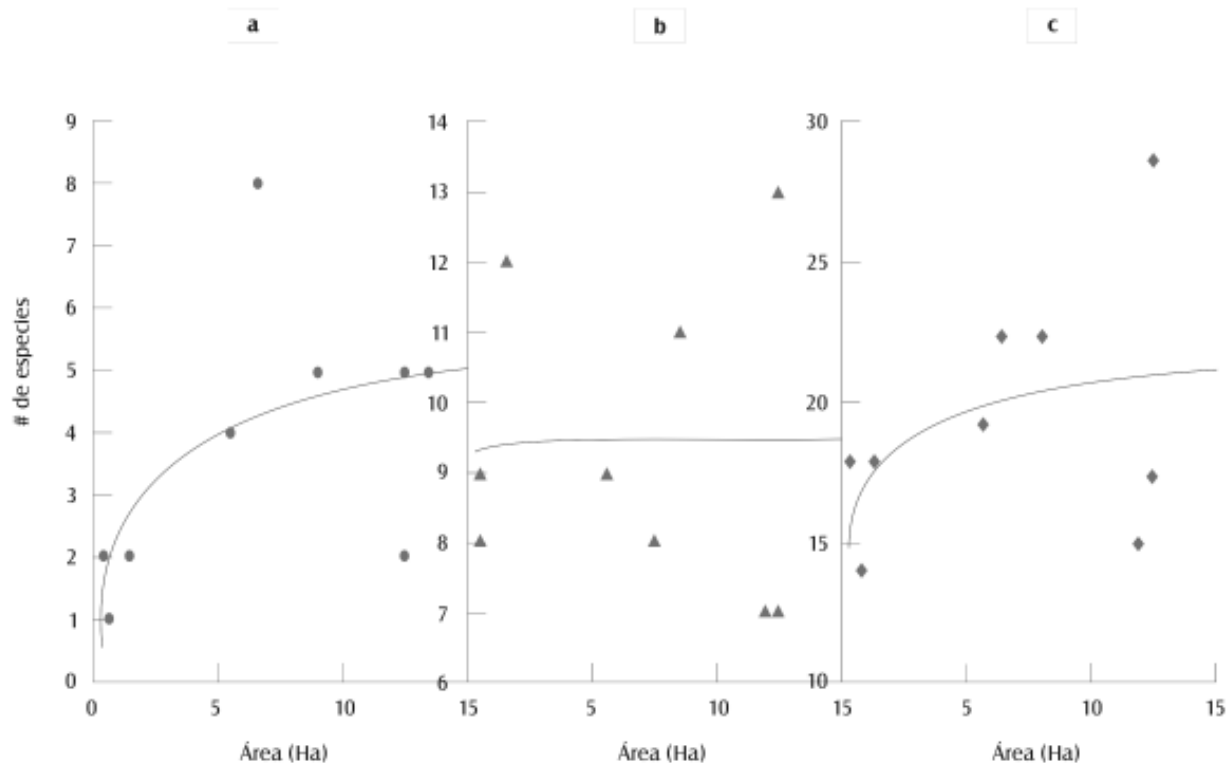


Figura 9.1 Relación entre el número de especies (S) y el área de los fragmentos (A): (a) Hormigas legionarias; $S = 1.738 A^{0.398}$, $r = 0.729$, $F = 7.958$, $P = 0.026$, $n = 9$; (b) hormigas cultivadoras de hongos; $S = 9.183 A^{0.005}$, $r = 0.028$, $F = 0.006$, $P = 0.942$, $n = 9$ y (c) hormigas cazadoras; $S = 17.539 A^{0.095}$, $r = 0.469$, $F = 1.972$, $P = 0.203$, $n = 9$.

Uso de hormigas como indicadores de biodiversidad

Los resultados de los diferentes estudios en este tema son controvertidos. Alonso (2000) realiza la revisión de siete estudios para Australia, de las 46 correlaciones examinadas sólo 18 fueron significativas. La figura 9.2 muestra en detalle el número de correlaciones significativas y no significativas para cada uno de los grupos evaluados. En general parece que las hormigas no son buenas predictoras de la diversidad de otros taxa; sin embargo Alonso (2000) reporta una tendencia a un mayor número de correlaciones significativas entre las hormigas y otros taxa con nichos similares como el caso de las hormigas de dosel y las aves, mariposas y escarabajos del dosel.

El uso de la diversidad de algunos grupos de hormigas como sustituto para la diversidad total de hormigas fue abordado cuando se mencionaron los inventarios rápidos, pero vale la pena destacar el trabajo de Armbrrecht y Ulloa-Chacón (2003),

ya que presenta un acercamiento diferente y es el de indicadores negativos.

Según Feinsinger (2001) un indicador negativo es por lo general una especie oportunista, relacionada con la perturbación humana. Cuando éste aparece es señal de que algo no anda bien con la biota nativa o con la integridad ecológica del paisaje.

Andersen (1990) propone los grupos generalistas de Myrmicinae como indicadores negativos entre las hormigas. Precisamente a este grupo pertenece la pequeña hormiga de fuego *Wasmannia auropunctata* cuya utilidad como indicadora de diversidad de hormigas fue evaluada por Armbrrecht y Ulloa-Chacón (2003), hallando una correlación negativa significativa entre la frecuencia de captura de *W. auropunctata* y la riqueza total de hormigas en fragmentos de bosque seco tropical en Colombia.

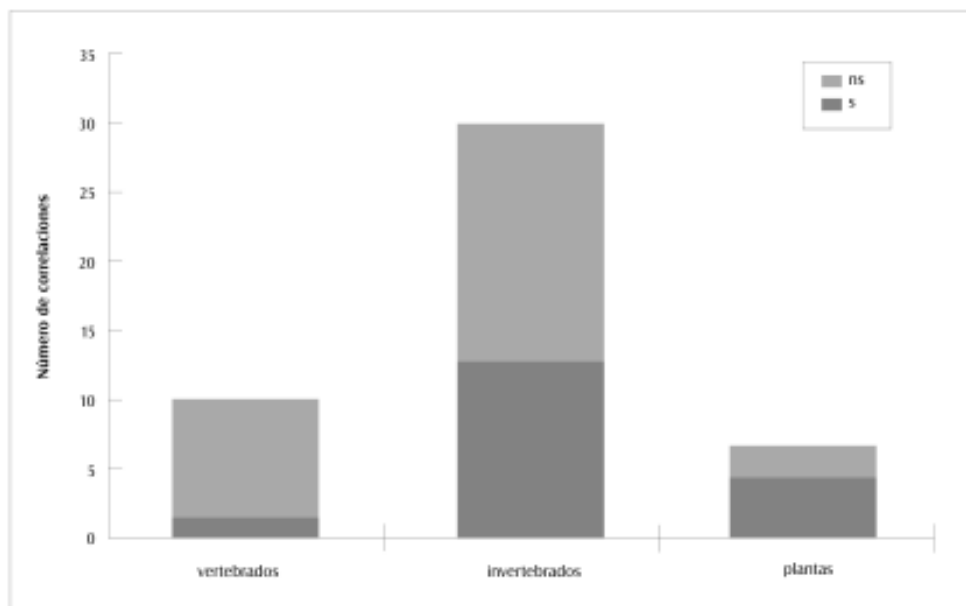


Figura 9.2 Correlaciones entre hormigas y otros organismos examinadas por Alonso (2000) para 7 estudios hechos en Australia entre 1983 y 1998. ns = no significativa, s = significativa

Evaluación del uso potencial de hormigas en trabajos de conservación de la biodiversidad

A continuación se sugieren una serie de pasos a seguir para evaluar el potencial de las hormigas como bioindicadores en dos de las categorías mencionadas anteriormente, como indicadores ecológicos e indicadores de biodiversidad. Este método es una propuesta que busca fortalecer la informa-

ción mirmecológica, y ser la base para evaluar la utilidad de las hormigas como el grupo con mayor potencial bioindicador para caracterizaciones de biodiversidad e identificación de áreas de interés para la conservación en ecosistemas naturales y ecosistemas transformados (Cuadro 9.1).

Cuadro 9.1 Uso potencial de hormigas en conservación y biodiversidad. Modificado de McGeoch (1998)

Pasos	Actividades	Indicador ecológico (Ejemplo: monitoreo de recuperación de áreas perturbadas)	Indicador de biodiversidad (inventarios de diversidad)
1ro.	Determinar el objetivo general	Indicación ecológica	Indicación de biodiversidad
2do.	Definición de objetivos	Objetivo 1: Determinar y predecir los impactos de la perturbación sobre la biota. Objetivo 2: Determinar y predecir los niveles de recuperación de áreas perturbadas	Objetivo 1: Identificar sitios de alta concentración de biodiversidad Objetivo 2: Evaluar y predecir los niveles de biodiversidad en áreas seleccionadas.
3ro.	Seleccionar indicadores potenciales basados sobre criterios <i>a priori</i> de conveniencia.	Seleccionar una especie, gremio o la comunidad (decisión parcialmente dependiente de la escala)	Seleccionar un gremio o la comunidad.

Cuadro 9.1 Uso potencial de hormigas en conservación y biodiversidad (Continuación)

Pasos	Actividades	Indicador ecológico (Ejemplo: monitoreo de recuperación de áreas perturbadas)	Indicador de biodiversidad (inventarios de diversidad)
4to.	Acumular información relacionada para el análisis	<p>Establecer el número de replicas o repeticiones de las áreas a evaluar</p> <p>Establecer las condiciones bióticas y abióticas en áreas no perturbadas (construcción de la línea base)</p> <p>Establecer condiciones bióticas y abióticas en áreas perturbadas en diferentes tiempos. Cuantificar presencia / ausencia de especies, abundancia (s), riquezas, cambios temporales del indicador (es). Datos de variables abióticas como temperatura, humedad, etc.</p>	<p>Establecer el número de replicas o repeticiones de las áreas a evaluar</p> <p>Definir límites geográficos dentro de los cuales la biodiversidad será evaluada y cuantificada la diversidad</p> <p>Determinar la diversidad (riqueza y abundancia) de otros grupos en las áreas seleccionadas</p>
5to.	Establecer estadísticamente la relación entre el indicador y la información relacionada	Establecer patrones de correlación entre la recuperación de los factores abióticos originales del área (estado de la sucesión del área) y la información del indicador (es) (presencia/ausencia, abundancia(s), otros	Establecer patrones de correlación entre la diversidad del grupo indicador y la diversidad de otros taxa en las áreas
6to.	De acuerdo con los resultados de las relaciones, dos opciones: a. Se debe aceptar el indicador (preliminarmente). b. Rechazar la especie, gremio o comunidad como un indicador	<p>¿Son las correlaciones fuertemente significativas entre los datos de recuperación de las áreas y las medidas del indicador (es)?</p> <p>Entonces, si la respuesta es: Sí: Se continúa al paso 7mo. No: Se concluye que las medidas del indicador (es) no reflejan la recuperación de las áreas o se repite nuevamente el procedimiento desde el paso 3ro.</p>	<p>Es significativamente fuerte la correlación entre la diversidad del grupo indicador y la diversidad de los otros taxa en el área?</p> <p>Entonces, si la respuesta es: Sí: Se continúa al paso 7mo. No: Se concluye que el grupo no es indicador de la diversidad de los otros taxa o se repite nuevamente el procedimiento desde el paso 3ro</p>
7mo.	Establecer la solidez del indicador (es) mediante la puesta a prueba de las hipótesis bajo diferentes condiciones en tiempo y espacio	Ho: No hay relaciones significativas entre los datos bióticos y abióticos de recuperación de áreas y las medidas del indicador en otras áreas y/o en diferente tiempo	Ho: No hay una significativa y fuerte relación entre la diversidad del grupo indicador y la diversidad de uno o más de otros taxa, en diferentes tiempos o áreas geográficas
8vo.	Si la hipótesis nula es rechazada, entonces, hacer recomendaciones específicas para el uso de la especie, gremio o comunidad de hormigas como indicador (es)	Se propone el indicador (es) para monitorear y predecir la recuperación de áreas perturbadas en hábitats	Se propone el uso del grupo indicador para estimar o para monitorear la biodiversidad en regiones seleccionadas

Literatura Citada

- Aldana, R.C y P. Chacón de Ulloa. 1999. Megadiversidad de hormigas de la cuenca media del río Calima. *Revista Colombiana de Entomología* 25 (1-2): 37-47.
- Allaby, M. 1992. *The Concise Oxford dictionary of Zoology*. Oxford University Press, Oxford, 442 pp.
- Alonso, L.E. 2000. Ants as indicators of diversity, pp. 80-88 en D. Agosti, J.D. Majer, L.E. Alonso y T.R. Schultz, eds., *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington. 280 pp.
- Alonso, L.E. y D. Agosti. 2000. Biodiversity studies, monitoring, and ants: An Overview, pp. 1-8 en D. Agosti, J.D. Majer, L.E. Alonso y T.R. Schultz, eds., *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press. Washington. 280 pp.
- Andersen, A.N. 1990. The use of ant communities to evaluate change in Australian terrestrial ecosystems: a review and a recipe. *Proceedings of the Ecological Society of Australia* 16: 347-357.
- Andersen, A.N. 1997. Using Ants as bioindicators: Multiscale Issues in Ant Community Ecology. *Conservation Ecology* [online] 1(1): 8. Disponible en Internet. URL: <http://www.consecol.org/vol1/iss1/art8>
- Armbrecht, I. y P. Ulloa-Chacón. 2003. The little fire ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera : Formicidae) as a diversity indicator of ants in tropical dry forest fragments of Colombia. *Environmental Entomology* 32(3) : 542-547
- Bolton, B. 1994. *Identification Guide to the Ant Genera of the World*. Harvard University Press. Cambridge, Mass, USA. 222 pp.
- Bolton, B. 1995. *A New General Catalogue of the Ants of the World*. Harvard University Press. Cambridge, Mass, USA. 504pp.
- Brian, M. V. 1983. *Social Insects: Ecology and behavioural biology*. Cambridge University Press, Cambridge. 377 pp.
- Bustos, J. y P. Ulloa-Chacón. 1996. Mirmecofauna y perturbación en un bosque de niebla tropical (Reserva Natural Hato Viejo, Valle del Cauca, Colombia). *Revista de Biología Tropical* 44(3)/ 45(1):259-266
- Feinsinger, P. 2001. *Designing Field Studies for Biodiversity Conservation*. Island Press. Washington, USA. 212 pp.
- Fowler, H.G y B.L. Haines. 1983. Diversidad de especies de hormigas cortadoras y termitas de tumulo en cuanto a la sucesión vegetal en praderas paraguayas, en P. Jaisson, ed., *Social Insects in the tropics. Vol 2*. Proceedings of the first international symposium IUSI and Sociedad Mexicana de Entomología. Cocoyoc, México. 252 pp.
- Hellawell, J.M. 1986. *Biological Indicators of Freshwater Pollution and Environmental Management*. Elsevier Applied Science Publishers, London. 546 pp.
- Hölldobler, B. y E.O. Wilson. 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. 732 pp.
- Holloway, J.D. y N.E. Stork. 1991. The dimensions of biodiversity: the use of invertebrates as indicators of human impact. In: D.L. Hawksworth (editor), *The Biodiversity of Microorganisms and Invertebrates: Its Role In Sustainable Agriculture*, C.A.B International, Wallingford UK. 302 pp.
- Gaston, K.J. y P.H. Williams. 1993. Mapping the world's biodiversity: the higher taxon approach. *Biodiversity Letters* 1: 2-8.
- Gaston K. J. y Blackburn T. M. (1995). Mapping biodiversity using surrogates for species richness: macro-scales and New World birds. *Proceedings of the Royal Society of London B* 262, 335-341.
- Horvitz, C. y D. Schemske. 1990. Spatiotemporal variation in insect mutualists of a neotropical herb. *Ecology* 71:1085-1097.
- Kareiva, P. 1994. Space: The final frontier for ecological theory. *Ecology*. 75: 1
- Kaspari, M. y J.D. Majer. 2000. Using ants to monitor environmental change, pp. 89-98 en D. Agosti, J.D. Majer, L.E. Alonso y T.R. Schultz, eds., *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press. Washington. 280pp.
- Kremen, C. 1994. Biological inventory using target taxa: a case study of the butterflies of Madagascar. *Ecological Applications* 4: 407-422.
- Lobry de Bruyn, L.A. 1999. Ants as bioindicators of soil function in rural environments. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 425-441.
- Lozano-Zambrano, F. H. 2002. *Estimación de la riqueza de hormigas y relaciones especies-área en fragmentos de bosque seco tropical en Colombia*. Tesis de Maestría. Universidad del Valle, Cali, Colombia. 86 pp.
- Majer, J.D. 1983. Ants : Bioindicators of minesite rehabilitation, land-use and land conservation. *Environmental management* 7(4):375-383.
- Mc Geoch, M.A. 1998. The selection, testing, and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews*. 73 (2): 181-201.
- Noss, R.F. 1990. Indicators for Monitoring Biodiversity: A Hierarchical Approach. *Conservation Biology*. 4(4): 355-364.
- Oliver, I., and A.J. Beattie. 1996. Designing a cost-effective invertebrate survey: a test of some methods for the rapid assessment of invertebrate biodiversity. *Ecological Applications* 6: 594-607.
- Oliver, I., A.J. Beattie y A. York. 1998. Spatial fidelity of plant, vertebrate and invertebrate assemblages in multiple-use forest in eastern Australia. *Conservation Biology* 12(4): 822-835.

- Pearson, D.L. 1994. Selecting indicator taxa for the quantitative assessment of biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 345: 75-79.
- Pearson, D.L. & F. Cassola. 1992. World-wide species richness patterns of tiger-beetles (Coleoptera: Cicindelidae): Indicator taxon for biodiversity and conservation studies. *Conservation Biology*. 6: 376-391.
- Peck, S.I., B. Mcquaid y C.L. Campbell. 1998. Using ant species as a Biological Indicator of Agroecosystem condition. *Environmental Entomology* 27(5):1102-1110.
- Prance, G.T. 1994. A comparison of the efficacy of higher taxa and species numbers in the assessment of biodiversity in the neotropics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 345: 89-99.
- Williams, P.H. y K.J. Gaston. 1994. Measuring more of biodiversity: can higher taxon richness predict wholesale species richness? *Biological Conservation* 67: 211-217.