

## **Diversidad alfa, beta y gamma: ¿cómo medimos diferencias entre comunidades biológicas?**

### **Alpha, beta and gamma diversity: measuring differences in biological communities**

\*ANDRÉS BASELGA & CAROLA GÓMEZ-RODRÍGUEZ

*Instituto CRETUS. Departamento de Zooloxía, Xenética e Antropoloxía Física,  
Universidade de Santiago de Compostela, c/ Lope Gómez de Marzoa s/n,  
15782 Santiago de Compostela, España*  
*[\\*andres.baselga@usc.es](mailto:andres.baselga@usc.es); [carola.gomez@usc.es](mailto:carola.gomez@usc.es)*

\*: *Corresponding author*

*(Recibido: 16/11/2019; Aceptado: 17/11/2019; Publicado on-line: 06/12/2019)*

#### **Resumen**

La diversidad biológica no se distribuye uniformemente a lo largo del globo: diferentes lugares albergan diferentes especies de seres vivos, y en diferente número. Una pregunta clave es, por tanto, cómo medir la biodiversidad para así poder entender los procesos que la generan y poder conservarla de forma eficiente. La visión clásica establece que la diversidad biológica puede medirse a nivel local (diversidad alfa) o regional (diversidad gamma), y la relación entre ambas diversidades (gamma / alfa) es la diversidad beta, que refleja las diferencias entre las comunidades biológicas locales que hay en la región. Sin embargo, estas diferencias pueden deberse a dos fenómenos que es importante diferenciar: (i) el reemplazamiento entre sitios de unas especies por otras, o (ii) la pérdida de especies de los sitios más diversos a los menos diversos. Separar estos dos componentes de la diversidad beta es clave para entender cómo se distribuye la diversidad biológica, cómo de diferentes son las comunidades biológicas y cuáles son las causas de esas diferencias.

**Palabras clave:** Biodiversidad; biogeografía; diversidad alfa, beta y gamma; comunidad biológica; conservación; disimilitud; macroecología

#### **Abstract**

Biological diversity is not uniformly distributed across the globe: different places harbour different biological species, and in different numbers. A key question is, therefore, how to measure biodiversity in order to understand the processes that generate it and thus to be able to protect it efficiently. A standard framework posits that biological diversity can be measured at the local level (alpha diversity) or at the regional level (gamma diversity), and that that ratio between both (gamma / alpha) is beta diversity, which accounts for the differences among the local biological communities that are present in the region. However, those differences can derive from two phenomena that need to be distinguished: the replacement among sites of some species by others, or (ii) the loss of species from more diverse to less diverse sites. Separating these two components of beta diversity is crucial to understand how biological diversity is distributed, how different biological communities are, and what the causes of these differences are.

**Keywords:** Biodiversity; biogeography; alpha, beta and gamma diversity; biological communities; conservation; dissimilarity; macroecology

## La diversidad biológica no es uniforme

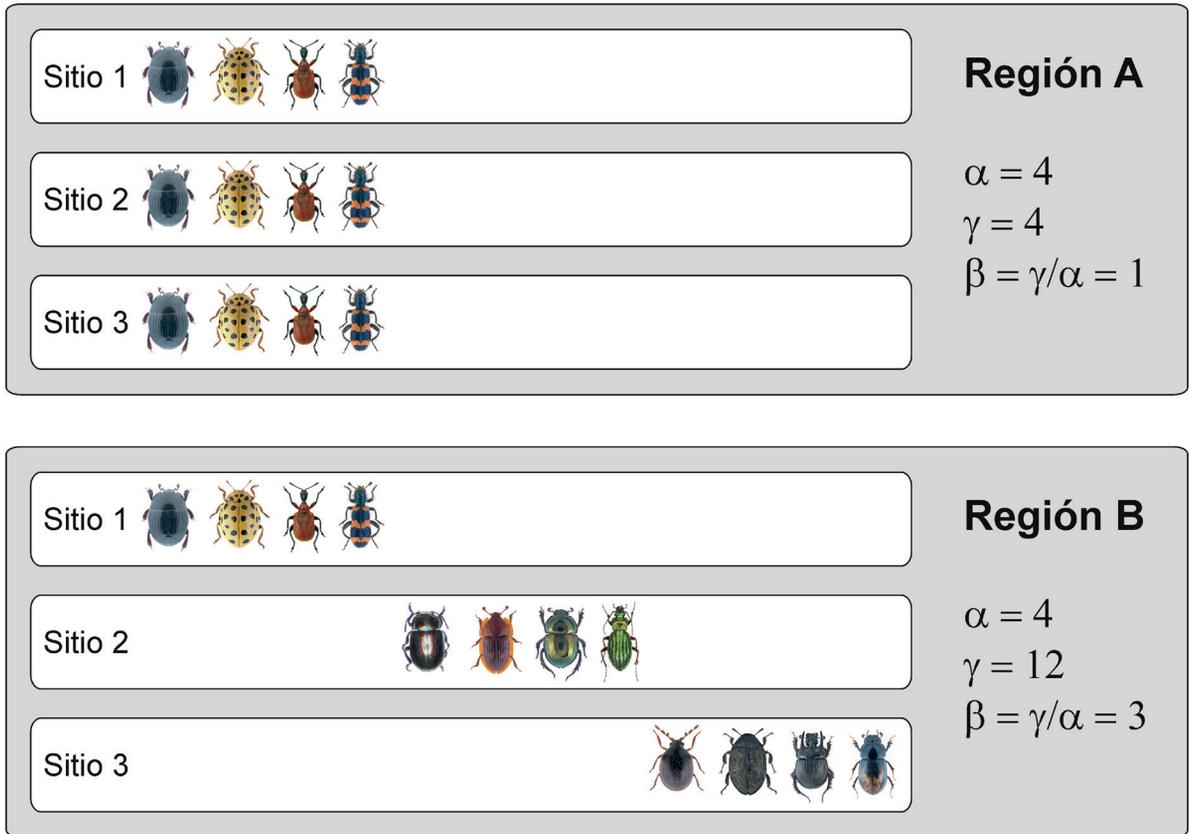
Cuando estudiamos la biodiversidad, una de las primeras observaciones que hacemos es que no todos los lugares albergan las mismas especies de seres vivos. Cada lugar está caracterizado por la presencia, con diferentes abundancias, de diferentes especies. El conjunto de especies que viven en un lugar es una comunidad biológica y, por tanto, las comunidades biológicas pueden ser más o menos parecidas en diferentes lugares, desde idénticas (si albergan exactamente las mismas especies con las mismas abundancias) a completamente diferentes (si albergan conjuntos de especies totalmente distintas). La diversidad biológica de esas comunidades puede medirse de varias formas, pero la aproximación más simple es contar el número de especies que viven en un lugar: un bosque que tiene 4 especies de árboles (robles, castaños, abedules y sauces) es más diverso que un bosque con una sola especie (robles). De esta forma tan sencilla hemos definido por tanto una manera de cuantificar la diversidad biológica, la riqueza de especies. Una característica fundamental de la riqueza de especies es que crece cuando ampliamos la escala geográfica. El número de especies de árboles que viven en un bosque será menor que el número de especies de árboles que viven en toda la provincia, y este menor que el número de especies de árboles que viven en todo el continente. Dicho de otra manera, la riqueza de especies crece según aumentamos el área geográfica que consideramos. Además, dos bosques pueden tener exactamente la misma riqueza de especies, pero estas especies pueden ser distintas. Por ejemplo, un bosque puede estar constituido por robles, castaños, abedules y sauces (cuatro tipos de árboles en total), y otro bosque por hayas, tejos, serbales y avellanos (cuatro tipos de árboles también). Llegamos aquí a una intuición clave: si una región tiene varios bosques, pero todos ellos tienen los mismos árboles (por ejemplo, robles, castaños, abedules y sauces), la diversidad regional será exactamente la misma que la diversidad de cada bosque. En cambio, si en cada bosque hay especies diferentes (al menos alguna), es decir, la composición de especies cambia entre lugares, la diversidad regional será mayor que la diversidad local. Por tanto, la observación de que áreas geográficas cada vez más grandes albergarán un mayor número de especies está íntimamente li-

gada al hecho de que en diferentes lugares solemos encontrar especies distintas.

## Midiendo las diferencias entre comunidades biológicas

Esta intuición es la base teórica que unifica cómo medimos la diversidad biológica a diferentes escalas geográficas y cómo medimos las diferencias entre las comunidades biológicas de diferentes lugares. Este marco conceptual lo introdujo R. H. Whittaker en 1960, quien definió los términos diversidad alfa, beta y gamma (WHITTAKER, 1960). La diversidad alfa es la diversidad de especies a nivel local, la diversidad gamma es la diversidad de especies a nivel regional, y la diversidad beta es la relación entre ambas. Como veremos enseguida, la diversidad beta refleja, por tanto, el cambio en la composición de las comunidades biológicas. Es importante recalcar que los niveles local y regional son relativos, es decir, podemos definir el nivel local como el bosque y el nivel regional como la provincia, o el nivel local como la provincia y el regional como el continente. La diversidad biológica puede medirse también de diferentes formas, pero por simplicidad nos vamos a quedar aquí con la riqueza, el número de especies. Por tanto, en su forma más simple, definimos la diversidad alfa como el número de especies a nivel local (el promedio del número de especies en las diferentes localidades), la diversidad gamma como el número total de especies en la región, y la diversidad beta como la razón entre la diversidad gamma (regional) y la diversidad alfa (local). Esa razón (es decir, gamma dividido por alfa), además de tener en cuenta la relación entre la diversidad local y la regional, también informa sobre el grado de diferenciación entre las comunidades biológicas de los lugares que hay en la región. Esto es así porque las diversidades gamma y alfa serán diferentes si (y solo si) las comunidades biológicas en una región son diferentes entre localidades. Esencialmente, por tanto, la diversidad beta cuantifica el número de comunidades totalmente diferentes que hay en una región.

Con un ejemplo simplificado podemos ver fácilmente cómo la diversidad beta varía desde la mínima a la máxima diferenciación de las comunidades locales en una zona. Cuando todas las comunidades locales son idénticas (diferen-

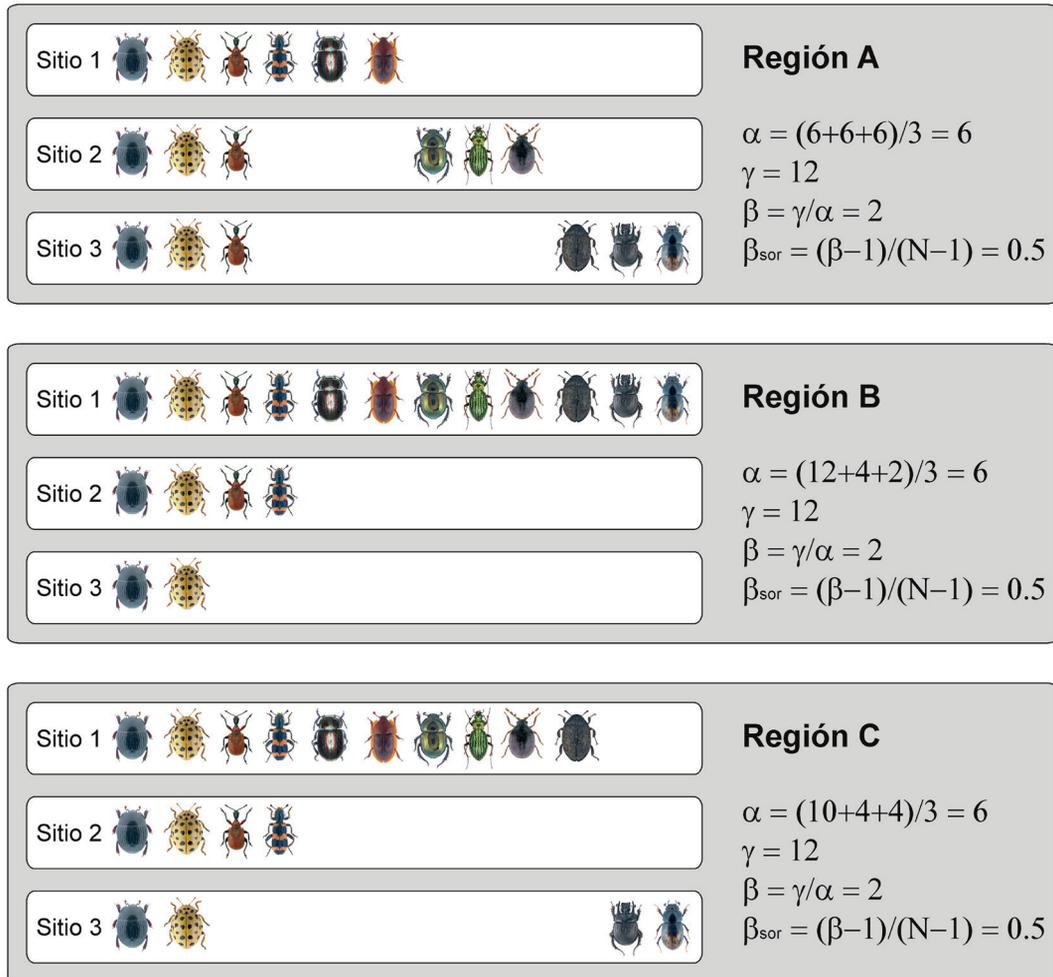


**Figura 1.** Ejemplo simplificado en el que se muestran dos regiones, cada una con tres sitios. En la región A todos los sitios tienen comunidades biológicas idénticas (diferenciación mínima), por lo que la diversidad regional (gamma=4) es idéntica a la diversidad local (alfa=4) y, en consecuencia la diversidad beta es igual a 1 (indicando que en la región existe una única comunidad biológica). En cambio, en la región B todos los sitios tienen comunidades biológicas completamente diferentes de las demás, por lo que la diversidad regional (gamma=12) es igual a la multiplicación de la diversidad local (alfa=4) por el número de sitios (N=3) y, en consecuencia, la diversidad beta es igual al número de sitios (beta=N=3). Las fotos de los escarabajos proceden de Wikimedia Commons (publicadas bajo licencia Creative Commons, autor Udo Schmidt).

**Figure 1.** Simplified example showing two regions with three sites each. In region A all sites have identical biological communities (minimal differentiation), so regional diversity (gamma=4) is equal to local diversity (alpha=4) and, as a result, beta diversity is equal to 1 (pointing that a single biological community exists in the region). In contrast, in region B all sites have completely different biological communities, so regional diversity (gamma=12) is equal to the product of local diversity (alpha=4) and the number of sites (N=3) and, as a result, beta diversity is equal to the number of sites (beta=N=3). Beetle pictures were downloaded from Wikimedia Commons (published under Creative Commons license, author Udo Schmidt).

ciación mínima), la diversidad gamma es igual a la diversidad alfa y la diversidad beta es igual a 1 (región A en la Figura 1). Por tanto, beta=1 indica que en este caso, solo hay una comunidad biológica que está presente en las tres localidades del ejemplo. Cuando las comunidades locales son completamente diferentes, es decir, presentan una diferenciación máxima, la diversidad gamma es igual a la multiplicación de la diversidad alfa por el número de localidades (N). Entonces, la diversidad beta es igual a N. Esto significa que hay N comunidades diferentes (región B en la Figura 1). Por tanto, vemos que el valor máximo que puede tomar la diversidad beta no es independiente del

número de localidades que hay en la región. Esto implica que, si queremos comparar valores de diversidad beta entre regiones que tienen un número diferente de localidades, es necesario estandarizar el valor de la diversidad beta. Una forma clásica de estandarizar una variable entre 0 y 1 es restarle el valor mínimo que puede tomar (en el caso de la diversidad beta sería siempre 1, porque es el valor que se obtiene cuando todas comunidades son idénticas) y dividirlo por el máximo (N, cuando todas las comunidades son completamente diferentes) menos el mínimo. En este caso, simplemente  $(\beta - 1) / (N - 1)$ , que no es otra cosa que el índice de disimilitud de Sørensen (CHAO *et al.*, 2012).



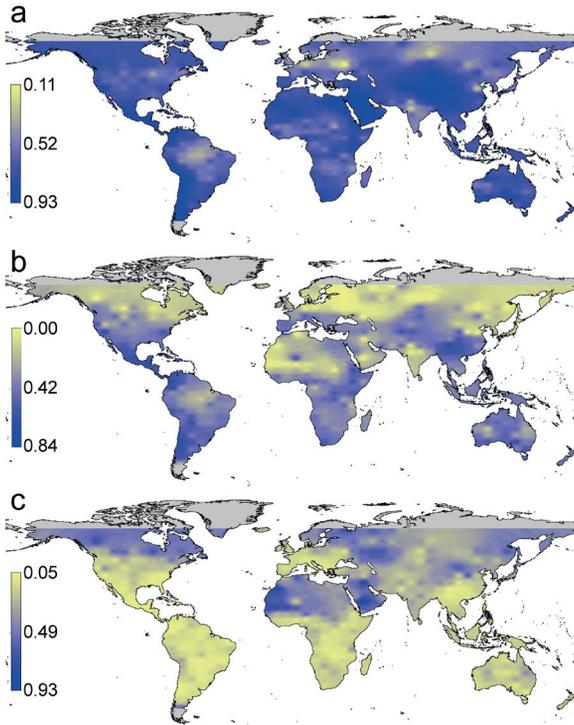
**Figura 2.** Ejemplo simplificado en el que se muestra cómo la diversidad beta puede estar causada por dos fenómenos antitéticos o la combinación de ambos. En las tres regiones A, B y C, la diversidad beta y los índices de disimilitud relacionados con ella tienen valores idénticos. Sin embargo, en la región A las diferencias entre las comunidades biológicas se deben a la sustitución de unas especies por otras (reemplazamiento), mientras que en la región B las diferencias entre comunidades biológicas se deben a la pérdida de especies de los sitios más ricos a los más pobres, sin que éstos tengan ninguna especie única (anidamiento). En la región C, suceden los dos fenómenos a la vez (reemplazamiento y anidamiento). Las fotos de los escarabajos proceden de Wikimedia Commons (publicadas bajo licencia Creative Commons, autor Udo Schmidt).

**Figure 2.** Simplified example showing that beta diversity can be caused by two antithetic phenomena or the combination of both. In the three regions A, B, and C, beta diversity and related dissimilarity indices take identical values. However, in region A the differences between biological communities are caused by the substitution of some species by others (replacement), while in region B the differences between biological communities are caused by the loss of some species from richer to poorer sites, which do not have any unique species (nestedness). In region C, both phenomena occur together (replacement and nestedness). Beetle pictures were downloaded from Wikimedia Commons (published under Creative Commons license, author Udo Schmidt).

**¿Qué significa diferente?**

Existe una gran variedad de índices de similitud o disimilitud biótica (MAGURRAN & MCGILL, 2011), y los que son transformaciones monótonas de la diversidad beta (índices como Sørensen y Jaccard) son medidas adecuadas de la diferencia entre las comunidades biológicas. Pero, ¿qué significa exactamente que las comunidades biológicas sean diferentes? Como veremos a continuación, no

hay una única forma en la que las comunidades biológicas pueden ser diferentes, lo cual complica nuestra capacidad de entender cómo se diferencian unas comunidades de otras y, sobre todo, a qué se deben dichas diferencias. La primera intuición que todos tenemos cuando pensamos en diversidad beta o en la diferencia entre comunidades biológicas de varios lugares es la sustitución de algunas especies por otras (región A en la Figura 2). Este patrón se denomina reemplazamiento (*turnover* o *replac-*



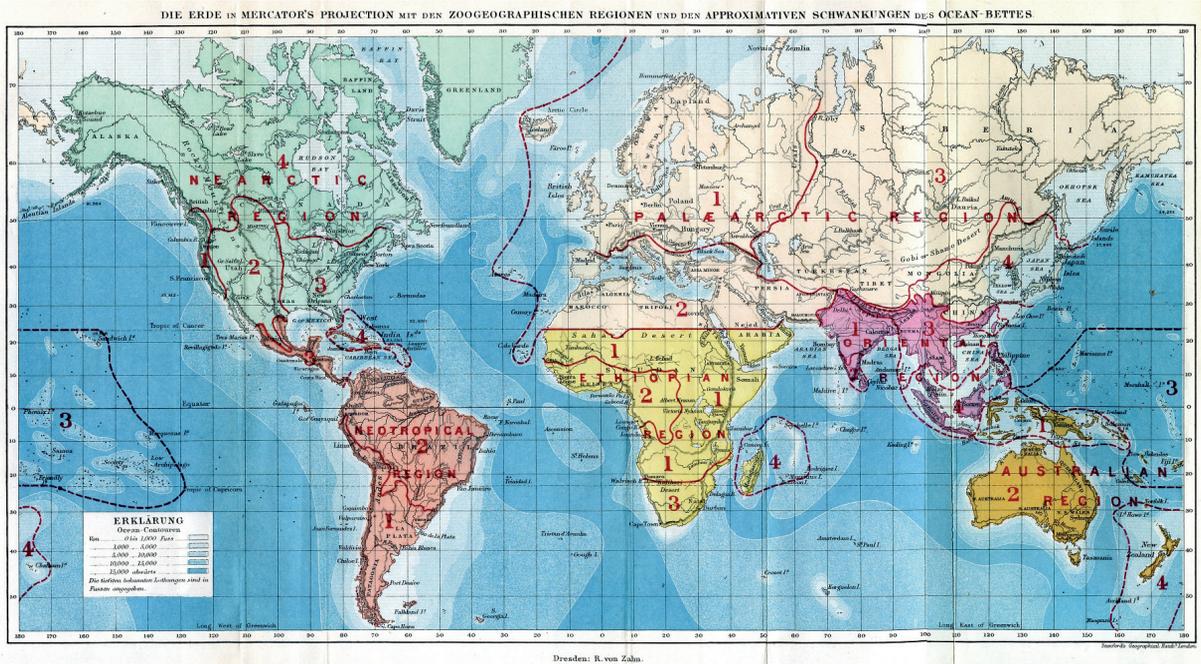
**Figura 3.** Distribución de la diversidad beta de las faunas de anfibios (a) y sus componentes de reemplazamiento (b) y anidamiento (c). Los valores de disimilitud muestran cómo de diferentes son las faunas de anfibios entre cuadrículas de  $100 \times 100$  km dentro de regiones de  $500 \times 500$  km. Figura tomada de BASELGA *et al.* (2012) (publicada bajo licencia Creative Commons).

**Figure 3.** Distribution beta diversity (a) of amphibian faunas, and its replacement (b) and nestedness (c) components. Dissimilarity values show how different are amphibian faunas among  $100 \times 100$  km squares within regions of  $500 \times 500$  km. Figure taken from BASELGA *et al.* (2012) (published under Creative Commons license).

ment en inglés). Sin embargo, la pérdida de especies de la comunidad más rica a la más pobre (patrón de anidamiento o *nestedness* en inglés, región B en la Figura 2) también hace que las diversidades alfa y gamma sean diferentes, potencialmente produciendo el mismo valor de diversidad beta para situaciones completamente diferentes: en la primera las especies son substituidas por otras, en la segunda no hay substituciones, solo pérdida de especies del lugar más diverso al menos diverso. Al patrón observado en la región A lo denominamos reemplazamiento porque unas comunidades reemplazan a otras. En cambio, al patrón observado en la región B lo denominamos anidamiento porque unas comunidades están anidadas en otras (es decir las comunidades menos diversas son subconjuntos de las más diversas). Las implicaciones para la

conservación son obvias: en sistemas naturales donde predominen los patrones de anidamiento, los lugares de mayor interés para la conservación son los que albergan un mayor número de especies. Por el contrario, si predomina un patrón de reemplazamiento, el valor de la riqueza local de especies es insuficiente y es necesario adoptar medidas de conservación que contemplen la complementariedad de las comunidades biológicas de diferentes localidades. Por supuesto, en los sistemas naturales puede haber una mezcla de los dos patrones (región C en la Figura 2, en la que existe reemplazamiento y también anidamiento). En los tres ejemplos, la diversidad alfa y gamma son idénticas, y por tanto la diversidad beta y el índice de Sørensen también tienen los mismos valores. Sin embargo vemos muy claramente que las comunidades de esas tres regiones no son diferentes de la misma manera: los patrones con los que las comunidades cambian de unos lugares a otros son muy distintos en las tres regiones, y los procesos que han producido esos patrones son potencialmente también muy distintos. ¿Qué proceso ha producido que unas especies substituyan a otras en las localidades de la región A? ¿Qué proceso ha producido que vayan desapareciendo especies desde el sitio 1 al sitio 3 en la región B? Muy posiblemente esos patrones tan diferentes de las regiones A y B se hayan producido a través de procesos muy distintos y el poder diferenciarlos es de especial interés para la gestión y conservación de la biodiversidad. Por tanto, las medidas generales de diferenciación de las comunidades biológicas, en las que se incluye el valor “bruto” de la diversidad beta o el índice de Sørensen, no son suficientes para investigar cómo cambian las comunidades en los diferentes lugares de una región o por qué lo hacen.

Afortunadamente, hay una manera de separar los valores de diversidad beta producidos por estos dos patrones (BASELGA, 2010). El índice de disimilitud biológica de Simpson elimina los efectos de la riqueza (número de especies) sobre la diferencia entre comunidades. Este índice considera que comunidades que estén anidadas (una comunidad es un subconjunto de otra comunidad) son completamente idénticas. Por tanto, mide solo las diferencias entre comunidades debidas al reemplazamiento de especies. Si no hay diferencia de riqueza entre dos comunidades, los índices de Simpson y Sørensen toman el mismo valor porque dos comunidades que



**Figura 4.** Regiones biogeográficas terrestres delimitadas por Alfred Russel Wallace en *The Geographical Distribution of Animals* (1876) (Dominio Público).

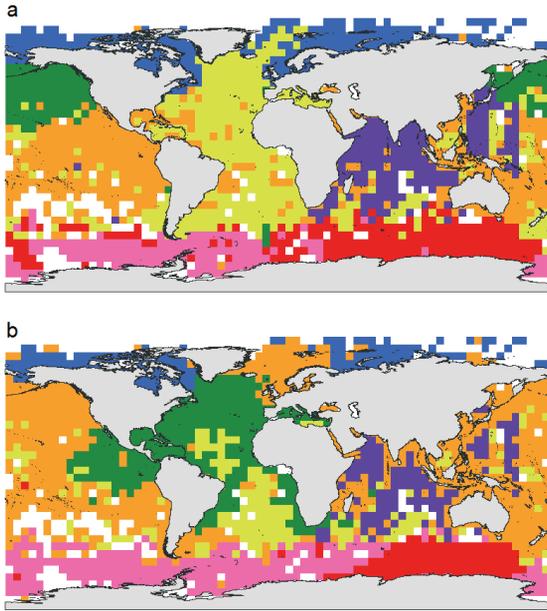
**Figure 4.** The biogeographic regions delimited by Alfred Russel Wallace in *The Geographical Distribution of Animals* (1876) (Public Domain).

tienen el mismo número de especies no pueden estar anidadas (ser una un subconjunto de la otra). Por tanto, la diferencia entre los índices de Simpson y Sørensen será debida al anidamiento (diferencias de composición causadas por pérdida de especies). De esta forma, la disimilitud total (Sørensen) es la suma las disimilitudes debidas al reemplazamiento de especies y al anidamiento. Podemos a partir de esos nuevos índices entender si las diferencias en composición son debidas a uno u otro fenómeno, y a continuación podemos investigar cuál es la relación entre estos dos componentes de la diversidad beta (reemplazamiento o y anidamiento) y los potenciales factores causales.

**La relevancia de separar los componentes de la diversidad beta**

Todos estos métodos nos ayudan a analizar cómo cambian las comunidades biológicas en el espacio (por ejemplo, por qué las comunidades de árboles son diferentes entre los bosques de la Península Ibérica y los de Escandinavia) o en el tiempo (por ejemplo, cómo han cambiado las comunidades de mamíferos en Galicia por efecto de los cambios históricos en los usos agrícolas y

forestales). La separación de los niveles alfa, beta y gamma permite explorar cómo se producen esos cambios, a qué escalas geográficas y en relación con qué factores. Por ejemplo, parece que tanto la diversidad local (alfa) y la regional (gamma) aumentan según nos acercamos al ecuador, pero la diversidad regional lo hace de manera más acusada. Esto indica que la diversidad beta (el grado de diferenciación de las comunidades) aumenta también según nos acercamos a los trópicos. Sin embargo, no basta con saber que las comunidades en los trópicos tienden a ser más diferentes entre sí que las comunidades de las áreas templadas: si queremos intentar entender cuál es la causa, lo primero que tenemos que preguntarnos es si las comunidades de los trópicos son más diferentes entre sí porque hay más reemplazamiento de especies o porque hay más anidamiento que en las zonas templadas. En las faunas de vertebrados terrestres, por ejemplo, observamos que en los trópicos hay más reemplazamiento de especies y, en cambio, el anidamiento es mucho mayor en las áreas templadas y frías (Fig. 3). Además, el incremento del anidamiento desde el ecuador hacia los polos se relaciona más con factores históricos como los efectos de las glaciaciones del Pleistoceno que



**Figura 5.** Regiones biogeográficas marinas, delimitadas utilizando métodos cuantitativos basados en la disimilitud de las biotas de las cuadrículas. La utilización de un índice de disimilitud que solo mide las diferencias debidas a reemplazamiento de especies produce regiones biogeográficas coherentes (a), mientras que un índice que mide los dos tipos de disimilitud conjuntamente (reemplazamiento + anidamiento) produce regiones que están sesgadas por las diferencias en riqueza de especies (b). Figura tomada de CASTRO-INSUA *et al.* (2018) (publicada bajo licencia Creative Commons).

**Figure 5.** Marine biogeographic regions, as delimited using quantitative methods based on the dissimilarity between squares' biotas. Using a dissimilarity index that accounts only for differences caused by replacement yields coherent biogeographic regions (a), while using a dissimilarity index accounting for both types of dissimilarity (replacement + nestedness) yields regions biased by species richness differences (b). Figure taken from CASTRO-INSUA *et al.* (2012) (published under Creative Commons license).

con los gradientes climáticos actuales (BASELGA *et al.*, 2012; CASTRO-INSUA *et al.*, 2016), sugiriendo que esa pérdida de especies hacia altas latitudes (que hace que las comunidades sean subconjuntos unas de otras) está relacionado con una dispersión limitada de las especies hacia los polos una vez que se retiraron los hielos desde el último máximo glaciario (hace unos 20.000 años).

Otra utilidad de separar los dos componentes de la diversidad beta es evidente en la delimitación de regiones biogeográficas. Las regiones biogeográficas son aquellas que albergan faunas o floras (comunidades biológicas, en definitiva) diferentes y a nivel global son muy claros los límites entre las grandes regiones de las faunas y floras terrestres,

en ocasiones por la disposición de los continentes (por ejemplo, las regiones Etiópica y Neotropical de África y Sudamérica, respectivamente), en ocasiones por la presencia de grandes barreras como el Sahara, que separa la región Etiópica de la región Paleártica (que incluye el norte de África, Europa y gran parte de Asia). La razón por la que el norte de África se incluye en la región Paleártica en vez de en la región Etiópica es que las comunidades de animales y plantas que viven en el norte de África son más similares a las del sur de Europa que a las del África subsahariana. Estas divisiones en regiones biogeográficas se han hecho de manera intuitiva y descriptiva desde los primeros estudios en las áreas de la ecología y la biogeografía (WALLACE, 1876) (Fig. 4). La gran acumulación de datos sobre la presencia de numerosas especies de plantas y animales en diferentes lugares y la utilización de índices de disimilitud como los descritos anteriormente nos permiten en la actualidad medir las similitudes (o diferencias) entre comunidades biológicas de forma cuantitativa y delimitar las regiones biogeográficas de manera objetiva y evaluable numéricamente. Sin embargo, como sabemos que dos comunidades pueden ser diferentes debido a que unas especies reemplazan a otras, o debido a que una comunidad es un subconjunto de otra, tenemos que tener esto muy en cuenta cuando usamos las diferencias entre comunidades para delimitar regiones biogeográficas. Es evidente que si una comunidad es un subconjunto de otra, no tiene ninguna especie exclusiva y por tanto este tipo de diferencias no deben tenerse en cuenta para delimitar regiones (que definimos como áreas con conjuntos de especies exclusivas de esa región). Cuando usamos índices de disimilitud no afectados por el anidamiento (diferencias de riqueza de especies entre comunidades), conseguimos en cambio delimitar regiones con comunidades biológicas únicas. En el caso de las regiones biogeográficas marinas (CASTRO-INSUA *et al.*, 2018), que no estaban tan estudiadas como las terrestres, la utilización de un índice afectado por los dos componentes de la diversidad beta produce resultados confusos (como una región que incluye parte del Atlántico y el Pacífico), mientras que usando un índice que solo mide el reemplazamiento de especies obtenemos regiones coherentes y con mayor sentido biogeográfico (Fig. 5).

Para terminar, es necesario recalcar que todos estos métodos cuantitativos son extremadamente útiles para caracterizar cómo cambia la diversidad biológica en el espacio y en el tiempo, pero para ello necesitamos tener los datos necesarios. Para la mayor parte de los grupos biológicos no tenemos información suficiente de en qué áreas viven las especies. Esta falta de conocimiento es particularmente acusada en los invertebrados. Por ejemplo, por lo que podemos estimar, se cree que gran parte de las especies que viven en el planeta todavía no han sido descubiertas: aunque conocemos aproximadamente 1.5 millones de especies en todo el globo, estimamos que deben de existir entre 5 y 15 millones (ODEGAARD, 2000). La obtención de esos datos y su posterior análisis son necesarios para conocer cómo se distribuye la diversidad biológica en el planeta. Y este conocimiento es esencial si queremos conservar la biodiversidad. Sobre esto último, parece haber un gran consenso social, pero es necesario que ese mismo consenso se alcance sobre la necesidad de fomentar (y financiar) el estudio de la diversidad biológica antes de que gran parte de esta desaparezca para siempre.

## REFERENCIAS

- BASELGA, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19: 134-143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>
- BASELGA, A., GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C. & LOBO, J.M. (2012). Historical legacies in world amphibian diversity revealed by the turnover and nestedness components of beta diversity. *PLoS One*, 7: e32341. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032341>
- CASTRO-INSUA, A., GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C. & BASELGA, A. (2016). Break the pattern: breakpoints in beta diversity of vertebrates are general across clades and suggest common historical causes. *Global Ecology and Biogeography*, 25: 1279-1283. <https://doi.org/10.1111/geb.12507>
- CASTRO-INSUA, A., GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C. & BASELGA, A. (2018). Dissimilarity measures affected by richness differences yield biased delimitations of biogeographic realms. *Nature Communications*, 9: 5084. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06291-1>
- CHAO, A., CHIU, C.H. & HSIEH, T.C. (2012). Proposing a resolution to debates on diversity partitioning. *Ecology*, 39: 2037-2051. <https://doi.org/10.1890/11-1817.1>
- MAGURRAN, A.E. & MCGILL, B. (2011). *Biological diversity*. Oxford University Press, Oxford. 345 pp.
- ODEGAARD, F. (2000). How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71: 583-597. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb01279.x>
- WALLACE, A.R. (1876). *The Geographical Distribution of Animals*. Harper and Brothers, New York. 503 pp.
- WHITTAKER, R.H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30: 280-338. <https://doi.org/10.2307/1943563>