

12 Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies

AUTORES RESPONSABLES: Patricia Koleff • Jorge Soberón

COAUTORES: Héctor T. Arita • Patricia Dávila • Óscar Flores-Villela • Jordan Golubov • Gonzalo Halffter • Andrés Lira-Noriega • Claudia E. Moreno • Elizabeth Moreno • Mariana Munguía • Miguel Murguía • Adolfo G. Navarro-Sigüenza • Oswaldo Téllez • Leticia Ochoa-Ochoa • A. Townsend Peterson • Pilar Rodríguez

AUTORES DE RECUADROS: 12.1, Salvador Contreras Balderas, Roberto Mendoza Alfaro, Carlos Ramírez Martínez • 12.2, Jorge A. Meave, Eduardo A. Pérez-García, José A. Gallardo-Cruz • 12.3, Ana M. Noguez, Héctor T. Arita, Ana E. Escalante, Larry Forney, Felipe García-Oliva, Valeria Souza

REVISORES: Jorge Lobo • Eduardo Pineda • Adriana Ruggiero

CONTENIDO

- 12.1 Introducción / 324
- 12.2 Antecedentes / 326
 - 12.2.1 Estudio de los patrones generales a escala global / 326
 - 12.2.2 La visión amplia de los patrones de diversidad de la biota de México / 326
 - Los estudios del componente α / 326
 - Los estudios del componente β / 330
- 12.3 Métodos / 338
 - 12.3.1 Patrones de diversidad α / 338
 - Especies de vertebrados terrestres / 338
 - Géneros nativos de angiospermas / 339
 - 12.3.2 Áreas de distribución y patrones de diversidad β / 339
 - Especies de vertebrados terrestres / 339
- 12.4 Patrones espaciales de riqueza de especies / 340
 - 12.4.1 Especies de vertebrados terrestres / 340
 - 12.4.2 Géneros de angiospermas / 348
- 12.5 Patrones del componente β de la diversidad / 348
 - 12.5.1 Especies de vertebrados terrestres / 348
 - 12.5.2 Géneros de angiospermas / 354

12.6 Los patrones espaciales de diversidad y sus implicaciones / 356

Referencias / 358

Recuadros

Recuadro 12.1. *Distribución espacial de las especies de peces* / 327

Recuadro 12.2. *Diferenciación florística y diversidad β en un paisaje tropical complejo* / 331

Recuadro 12.3. *Diversidad β en comunidades microbianas: procariontes con biogeografía* / 335

Apéndices

Apéndice 12.1. *Fuentes de datos de los vertebrados terrestres* / ^{CD}2

Apéndice 12.2. *Fuentes de los registros de géneros nativos de angiospermas* / ^{CD}2

Koleff, P., J. Soberón *et al.* 2008. Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México, pp. 323-364.

Resumen

En este capítulo se evalúa el estado del conocimiento de los patrones espaciales de la diversidad de especies en México y se analizan dichos patrones en sus componentes de riqueza de especies a escala regional y local y su relación, que busca expresar la diferenciación entre hábitats en su composición de especies (diversidad beta, β). La riqueza de especies y la diversidad β son aspectos cercanamente relacionados con el área de distribución de las especies y su arreglo espacial. Se presenta una revisión de los principales estudios realizados sobre patrones espaciales de la biodiversidad de la flora y la fauna de México.

Se presenta una descripción actualizada a una resolución de 0.5° de los patrones de diversidad para los vertebrados terrestres (mamíferos, aves, reptiles y anfibios) y los patrones de diversidad para los géneros nativos y endémicos de angiospermas. Todos los grupos estudiados presentan a grandes rasgos el patrón latitudinal de mayor riqueza de especies hacia el Ecuador, aunque los detalles cambian para cada taxón. Resalta además la zona de transición que representan el Eje Neovolcánico y las sierras Madre Oriental y Occidental, en donde confluyen biotas de las regiones Neártica y Neotropical y en la cual han ocurrido importantes eventos de especiación, que han dado lugar a una elevada concentración de endemismos, es decir, especies con áreas de distribución restringida en sentido estricto.

En el caso de los vertebrados terrestres, prácticamente en todas las celdas de la retícula utilizada hay una proporción superior de especies de aves respecto de los otros grupos. La excepción la constituye una región en el norte del país que

contiene una mayor proporción de especies de mamíferos. Esto se traduce en la existencia de celdas de 0.5° donde es posible encontrar hasta 60% de las aves residentes de México, mientras que no es posible encontrar celdas de 0.5° con más de 20% del total de las especies de anfibios o de reptiles debido a que sus áreas de distribución son en promedio más restringidas que las de las aves y los mamíferos (*i.e.* mayor diversidad β en esos dos grupos). El hecho de que ninguna región relativamente pequeña del territorio contenga una proporción alta de la herpetofauna mexicana, aunado a que la distribución de las agregaciones de especies con áreas de distribución restringida no es coincidente para todos los grupos, tiene profundas implicaciones para la conservación, ya que significa que no es factible usar unos grupos para priorizar sobre otros. Esto es más evidente si solo se consideraran las aves y los mamíferos para priorizar sobre otros grupos con áreas de distribución más restringidas.

En el caso de las plantas, esta primera aproximación en el nivel de género ha revelado patrones generales de gran interés, mostrando que además de la gran riqueza de géneros hay una elevada diversidad β , relacionada con los altos niveles de endemismo.

Se concluye que el estudio de los patrones de distribución de la biodiversidad tiene importantes implicaciones tanto para entender cómo se estructuran los ensamblajes de especies y sus determinantes de los procesos que subyacen, como en la planificación de la conservación y el manejo del patrimonio natural de México.

12.1 INTRODUCCIÓN

Una de las características más conspicuas de la biodiversidad es que no se distribuye de manera homogénea, por lo que los patrones espaciales de la diversidad de especies y los procesos asociados a los mismos han sido objeto de estudio desde hace mucho tiempo y desde diferentes escalas y enfoques, tales como la ecología de comunidades (*e.g.* Krebs 1978; Begon *et al.* 1990), la biogeografía (*e.g.* Rapoport 1975; Pielou 1979; Simberloff 1983; Murguía 2005a) y más recientemente desde la perspectiva de la macroecología (*e.g.* Brown 1995; Gaston y Blackburn 2000), e integrando varios enfoques (*e.g.* Magurran 1988; Rosenzweig 1995). El denominador común en todos estos estudios finalmente subyace en el conocimiento de las áreas de distribución de las especies y su arreglo espacial.

Dado que en el capítulo 2 de este mismo volumen se presenta un enfoque de biogeografía histórica, aquí se usará una perspectiva macroecológica, que busca comprender los patrones y procesos a escalas regionales que estructuran los ensamblajes de las especies. Este capítulo describe los patrones geográficos de la diversidad biológica para los grupos mejor conocidos en México. Desde este enfoque, uno de los indicadores de la diversidad biológica más ampliamente estudiado es el número de especies que habitan una región específica (Gaston 1996). El número de especies de un taxón superior presentes en una localidad se conoce como diversidad alfa (α). Esta definición asume que existe cierta "homogeneidad" en la localidad, de manera que α es la riqueza biológica en un determinado hábitat (Whittaker 1960, 1972). Obviamente, la escala local¹ depende del taxón en cuestión y puede ser una unidad de centímetros cúbicos, para bacterias, o

de kilómetros cuadrados, para vertebrados (Whittaker *et al.* 2001). Sin embargo, la diversidad α se ha definido solo como una medida del número de especies que habitan un espacio, sin considerar los procesos que subyacen, que incluso pueden ser de escalas regionales (Loreau 2000). La definición de diversidad α también supone un concepto de temporalidad, ya que las especies que se han registrado en una región cualquiera están referidas a un periodo relativamente corto en el cual las condiciones del hábitat han permanecido relativamente estables. Así, el concepto de diversidad α implica una consideración sobre la predominancia de factores locales (ecológicos) “relativamente homogéneos” sobre los factores biogeográficos o evolutivos, o en torno a la heterogeneidad intrínseca a grandes regiones espaciales, en la determinación del número de especies. La riqueza de especies de un conjunto de localidades (el “pool” de especies a escala regional) es la diversidad gamma (γ), es decir, representa la diversidad de un conjunto de sitios o comunidades que integran un paisaje (Halffter y Moreno 2005). Esta definición depende de la selección del área de estudio. El factor por el que la riqueza de especies de una región excede a la riqueza de especies promedio ($\bar{\alpha}$) de las localidades en dicha región fue definida por Whittaker (1960) como la diversidad beta (β_w), es decir,²

$$\beta_w = \frac{\gamma}{\bar{\alpha}}$$

Los conceptos de diversidad α , β y γ se han extendido a diferentes escalas y en la práctica los términos local y regional se usan en sentido relativo, de modo que la diversidad α es la riqueza a una escala de resolución más fina³ que la diversidad γ ; mientras que la diversidad β es la relación entre el número de especies en una región y el promedio de las diversidades α de las localidades que contiene dicha región, y es el indicador que refleja la heterogeneidad ecológica entre las diferentes subunidades de la región.

La diversidad β se ha usado para referir diversos conceptos muy relacionados, como recambio espacial en composición de especies (*e.g.* Koleff 2002), diferenciación de dos ensambles de especies (*e.g.* Mourelle y Ezcurra 1997; Pineda *et al.* 2005), para identificar zonas de transición (*e.g.* Williams 1996) y escalamiento de la diversidad (Rodríguez 2006), entre otros. Como consecuencia de esta variedad de conceptos a los que se refiere β , varios autores han desarrollado diferentes métodos y medidas para evaluar este componente de la diversidad (véanse revisiones recientes en Koleff *et al.* 2003b; Koleff 2005), pero

básicamente todos los métodos implican la definición de una región subdividida, más o menos arbitrariamente, en subregiones (“localidades”); no obstante, al comparar las diversidades α de dos localidades idealmente deben usarse áreas del mismo tamaño, considerando la conocida relación especies-área (descrita por Arrhenius en 1921, conocida como SAR, del inglés *Species Area Relationship*, véase Harte y Kinzing 1997).

La diversidad α promedio y el componente β de la diversidad regional son dos cantidades altamente informativas, que se ven afectadas por diferentes conjuntos de factores (Schmida y Wilson 1985; Cornell y Lawton 1992; Rodríguez *et al.* 2003), que no necesariamente se correlacionan entre sí (Orme *et al.* 2005), pero que estrictamente no podemos separar ya que interactúan a diferentes escalas (Koleff 2002).

Por otra parte, se ha demostrado matemáticamente que β_w representa el inverso de la proporción del área de la región que en promedio habitan las especies (Routledge 1977; Rodríguez *et al.* 2003; Soberón *et al.* 2005). Esta relación implica que una región con valores altos de β_w es aquella donde las especies ocupan, en promedio, extensiones menores de la región considerada.

Sabemos que la diversidad que alberga México es excepcional en su variedad de ecosistemas y número de especies, de las cuales una alta proporción es endémica, lo que desde la perspectiva geopolítica implica que se distribuyen exclusivamente en nuestro territorio (véanse, por ejemplo, los capítulos 1 y 11 de este mismo volumen, y Peterson y Watson 1998). Esta diversidad de especies forma complejos patrones espaciales que se hacen evidentes en los contrastantes cambios de vegetación y de paisajes con diferente composición de especies entre sitios relativamente cercanos. Un mejor entendimiento de los patrones de distribución de las especies es un aspecto esencial, no solo para los estudios básicos de ecología sino también para la conservación de las especies; en particular, el componente β captura un aspecto de los patrones de la diversidad cuyo estudio es central para entender los patrones geográficos de la riqueza de especies (Koleff 2002). La alta diversidad β de muchos grupos biológicos en nuestro país tiene importantes implicaciones para la biología de la conservación y en el manejo y la planeación estratégica de identificación de sitios prioritarios para preservar nuestro patrimonio biológico (Sarukhán *et al.* 1996), pues implica que para la conservación de una parte representativa de la biodiversidad se requiere una red de áreas protegidas con mayor número de sitios. Más difícil aún resultaría pensar en la comple-

mentariedad y la completitud de las especies protegidas bajo algún instrumento de protección (véase el capítulo 17 del volumen II).

12.2 ANTECEDENTES

Diversos estudios han documentado los patrones espaciales de riqueza de especies, desde diferentes enfoques y escalas. En esta sección se presenta un recuento de los estudios hechos a partir de la década de los noventa, a pesar de que los estudios de patrones de diversidad a escala continental comenzaron en los sesenta o setenta (*e.g.* Simpson 1964; Rapoport 1975). Sin embargo, en las últimas décadas los trabajos de análisis de grandes matrices de datos se incrementaron notablemente gracias a los avances en la informática de la biodiversidad.

12.2.1 Estudio de los patrones generales a escala global

Considerando desde los estudios más generales hasta los realizados para el país o una región del mundo, las investigaciones de riqueza de especies albergadas en unidades geopolíticas a escala mundial (*e.g.* Mittermeier y Goettsch 1992; Gaston y Blackburn 2000) hacen notar que para muchos grupos de organismos hay una menor concentración de especies hacia los polos, en las regiones altas de las montañas y en las zonas más secas del mundo. Sin embargo, estos patrones son muy gruesos y se sabe bien que al refinar la escala de estudio y pasar de escalas globales a escalas regionales y nacionales, los patrones son más complejos. Algunas de estas ideas se conocen desde los trabajos de Von Humboldt, Wallace, Darwin y Scatler.

En la literatura científica reciente existen cientos de publicaciones que incluyen temas de taxonomía, sistemática, biogeografía, conducta y conservación que brindan información general (básicamente listados de especies) sobre la riqueza de especies en una región, aunque algunos incluyen el estudio de los patrones espaciales y sus determinantes.

Con el desarrollo de programas bioinformáticos se incrementaron los estudios de los patrones espaciales usando gradillas (usualmente de áreas del mismo tamaño), las cuales se han ido refinando conforme se incrementan los datos disponibles y las capacidades informáticas. Así, por ejemplo, *WorldMap*, desarrollado por Paul Williams en el Museo de Historia Natural del Reino

Unido, fue uno de los programas más usados en la década pasada en estudios a escala mundial (Williams 1996) o continental (Jetz y Rahbek 2002), o por ejemplo en los estudios de las aves del continente americano (Blackburn y Gaston 1996), para Picidae y Psittacidae (Koleff y Gaston 2001) así como Tytonidae y Strigidae (Koleff *et al.* 2003a), pero al no ser un programa de libre acceso, sin duda impone limitaciones para compartir los resultados. Afortunadamente, cada vez se encuentran disponibles más programas de libre acceso, como *DivaGis*, desarrollado por el Centro Internacional de la Papa, Perú (CIP, 2006-2007) y *Spatial Analysis in Macroecology* (SAM, Rangel *et al.* 2006).

12.2.2 La visión amplia de los patrones de diversidad de la biota de México

Los estudios del componente α

En nuestro país se han realizado compilaciones que han demostrado, en forma muy general, que los grandes patrones de riqueza de especies observados a escala mundial se mantienen (*e.g.* mapas en el *Atlas Nacional de México*, Flores-Villela y Gerez 1988; Ramamoorthy *et al.* 1993; Flores-Villela y Gerez 1994). Por ejemplo, hay un mayor número de especies por unidad de área hacia el sur, en el trópico húmedo, en las regiones de piedemonte de montañas, etc. Sin embargo, existen muchas excepciones debidas a la compleja historia biogeográfica del país (*e.g.* Halffter 1987; Morrone 2005). En México existen varios grupos especialmente ricos en los desiertos, como las cactáceas (Dávila *et al.* 2002), patrones biogeográficos de la fauna de escarabajos determinados por las montañas (Halffter 1987, 2003) y un enorme número de endemismos y microendemismos que no necesariamente se correlacionan entre grupos taxonómicos, debido a lo complejo de los factores evolutivos que los causan (Ramamoorthy *et al.* 1993 y referencias incluidas). Por lo tanto, es necesario hacer análisis de mayor resolución que los que se habían realizado en el pasado. El primer paso en esta tarea consiste en obtener listados y mapas de distribución de los taxones de mayor resolución. Esto se ha hecho posible en los últimos diez años debido a la creciente tendencia a computarizar colecciones biológicas y al desarrollo de herramientas bioinformáticas novedosas que permiten aumentar la resolución de los datos (Soberón y Peterson 2004).

Los grupos más estudiados en el país son los vertebrados terrestres. Para la década de los noventa y lo que va

de este siglo hay en la literatura más de una docena de estudios de mamíferos terrestres que incluyen todo el grupo y cuyos análisis abarcan la totalidad del territorio nacional (Ceballos y Navarro 1991; Arita 1993 y la revisión que aparece ahí; Ceballos y Rodríguez 1993; Fa y Morales 1993; Ramírez-Pulido y Castro-Campillo 1993; Arita 1997; Arita *et al.* 1997; Ceballos *et al.* 1998; Arita y Figueroa 1999; Rodríguez 1999 y la revisión que aparece ahí; Arita y Rodríguez 2002; Ceballos y Oliva 2005).

Los trabajos de la avifauna a escala nacional se han hecho en su mayoría con un enfoque de biogeografía histórica (*e.g.* Navarro-Sigüenza 1992; García-Trejo y Navarro-Sigüenza 2004); aunque también con enfoques regionales se han llevado a cabo diversos análisis con aves (*e.g.* Navarro-Sigüenza 1992; García-Trejo y Navarro-Sigüenza 2004; Gómez de Silva 2005; Rodríguez 2007; Lira-Noriega *et al.* 2007).

Dentro de los estudios de herpetofauna existen los trabajos de Flores-Villela (1991; 1993b), Flores-Villela *et al.* (2005), Urbina-Cardona y Reynoso (2005) y Ochoa-Ochoa y Flores-Villela (2006). Este último incluye por primera vez el uso de mapas de alta resolución obtenidos mediante técnicas de modelación de nichos ecológicos, para prácticamente todas las especies conocidas de anfibios y reptiles, y en él se estudia el efecto de la escala en los patrones de riqueza de especies y endemismo para las dos clases de vertebrados. Otro de los pocos estudios comparativos entre escarabajos, ranas y murciélagos para valorar los efectos de la fragmentación y acciones antrópicas en agro-

ecosistemas es el de Pineda *et al.* (2005). La distribución espacial de especies de peces se trata en el recuadro 12.1.

Los estudios de plantas han sido más escasos y con enfoques más específicos; a una escala nacional podemos mencionar, por ejemplo, el trabajo de gran visión de Rzedowski (1991); con mayor detalle geográfico pero reducido a dos géneros de plantas, *Opuntia* y *Agave*, el de Golubov *et al.* (2005), y para las selvas bajas caducifolias el de Trejo (2005). En otros estudios se ha propuesto el uso de niveles taxonómicos superiores como indicadores de su distribución, como ha ocurrido con algunos trabajos que emplean el nivel de género (Villaseñor *et al.* 2005; Soberón *et al.* 2007) y de familia (Hernández y Bárcenas 1995, 1996; Pérez-García *et al.* 2005).

Los estudios del recambio de especies entre diferentes localidades, relacionado directamente con la sobreposición de áreas de distribución de especies dentro de una región de estudio, al que se le refiere en general como el estudio del componente β de la diversidad, a pesar de haberse desarrollado de manera más pausada en el mundo, en México ha llevado a la publicación de una serie de contribuciones recientes sobre el tema (Halffter *et al.* 2005). Esta contribución muestra la importancia de los estudios de diversidad a distintas escalas de espacio y tiempo. Una de las principales conclusiones es que hay una clara tendencia a incorporar cada vez más el componente β en los análisis de la diversidad, y de manera incipiente en el tema de la conservación de la biodiversidad (Halffter *et al.* 2005).

RECUADRO 12.1 DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LAS ESPECIES DE PECES

Salvador Contreras Balderas, Roberto Mendoza Alfaro, Carlos Ramírez Martínez

El mosaico de ecosistemas de nuestro país ha desempeñado un papel muy importante en el desarrollo de las comunidades acuáticas. México tiene una posición privilegiada ya que en su territorio se presentan dos grandes regiones biogeográficas: la Neotropical y la Neártica, y una amplia zona de transición. Por otra parte, cuenta con diferentes vertientes (Océano Pacífico, Golfo de California, Golfo de México y Mar Caribe), numerosas cuencas en cada una, además de innumerables cuencas interiores, y complejas orografía y topografía que presentan variaciones en elevación sobre el nivel del mar hasta 5 500 m, aunque los peces solo alcanzan distribuciones hasta 3 000 m aproximadamente. Asimismo, sus océanos tienen profundidades variadas (mayores a los 4 000 m). La gran extensión latitudinal del país, que va de 32° 30' N (en el NW) a

14° 30' (en el SE), presenta una zona de aislamiento del altiplano de la Mesa central que contiene la importante fauna del Río Lerma así como la de la Cuenca del Río Bravo, y la adaptación de varios grupos marinos a corrientes de agua dulce. Todo esto explica la existencia en México de una de las mayores diversidades de peces del planeta.

Se conocen aproximadamente entre 30 200 (Froese y Pauly 2008; datos del World Resources Institute, 2003) y 32 500 (Nelson 2006) especies de peces (Figs. 1 y 2) en el planeta. En México se han registrado 2 327, *i.e.* entre 7.01 y 7.64% de ese total. De ellas, 1 782 especies son marinas (aunque este número está sin duda subestimado), 545 dulceacuícolas, 118 introducidas, y de 330 a 335 endémicas (solo en aguas continentales); 503 arrecifales, 225 pelágicas y 311 demersales.

RECUADRO 12.1 [continúa]

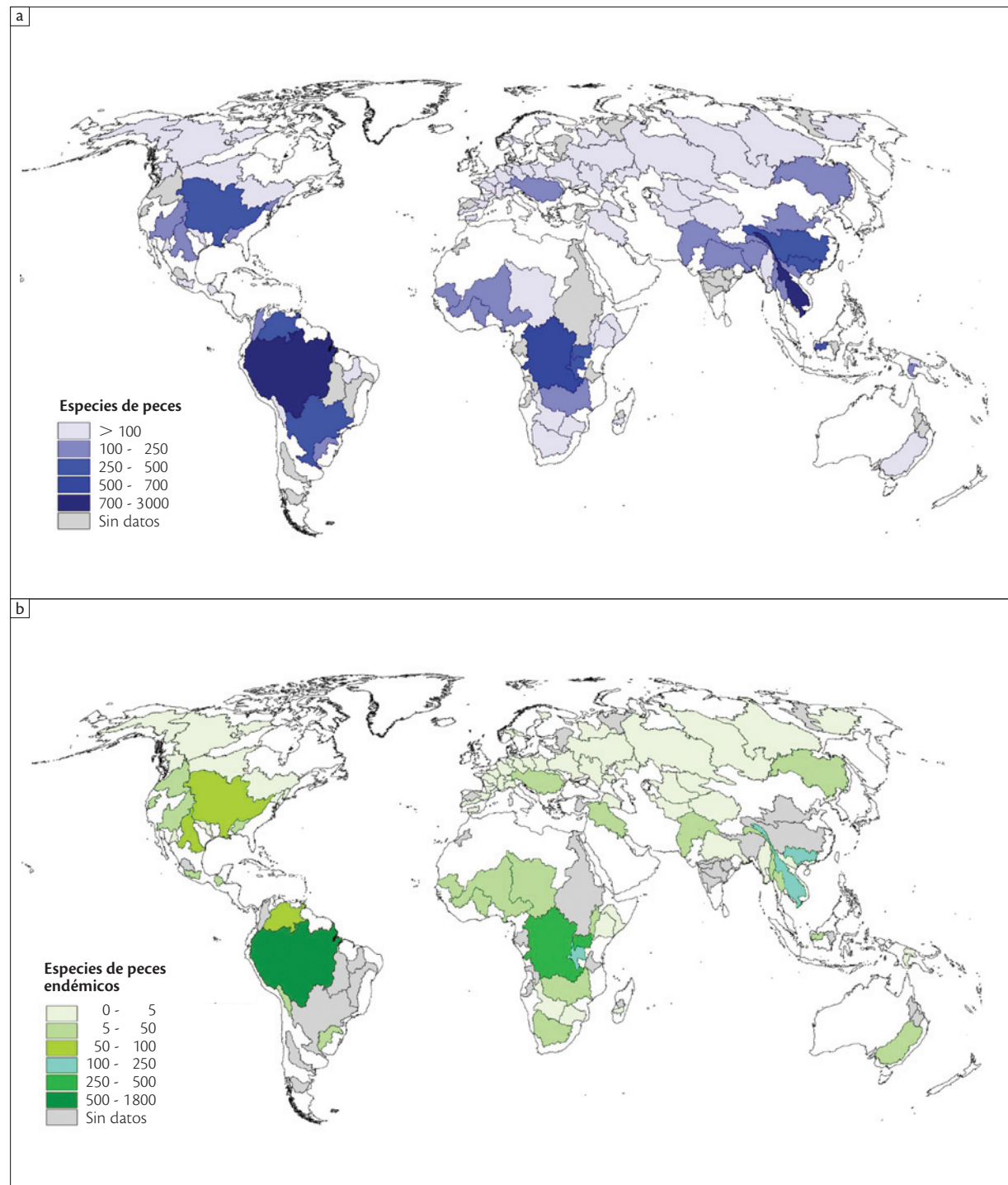


Figura 1 Especies de peces en diferentes regiones del mundo (a) totales y (b) endémicas (World Resources eAtlas, datos del World Resources Institute 2003).

RECUADRO 12.1 [continúa]



Figura 2 Número de especies de peces en el mundo, por áreas de la FAO (Froese 2000).

Hay 182 especies enlistadas en alguna categoría de riesgo en la NOM-059-SEMARNAT- 2001 (Semarnat 2002), de las cuales 145 son endémicas y 116 dulceacuícolas. A la fecha se han extinguido 21 y siete están extirpadas del país (Contreras-Balderas, en revisión).

Las aguas continentales de México cuentan con 50 familias de peces, 155 géneros, y 540 a 545 especies (modificado de Miller *et al.*, 2005; Contreras-Balderas, en revisión) con características y preferencias sumamente diversificadas. Esto representa 60% de las 950 especies de peces continentales de América del Norte (Gilbert 1976) y 4.5% de las 12 000 de peces dulceacuícolas conocidas en el planeta (Darwall 2005), lo que revela la importancia de la ictiofauna de México debido a la riqueza de especies, pero principalmente por su gran número de endemismos (Olson *et al.* 1995; Fig. 1).

Un primer enfoque en el nivel de familia desde los puntos de vista biogeográfico y ecológico, muestra que los elementos Neárticos primarios son dominantes y en mayor número en el norte del país, mientras que los secundarios dominan en el

Neotrópico sureño, con una gran masa de especies periféricas compartidas con el norte. Esta comparación se muestra en el cuadro 1.

La distribución de tales especies dulceacuícolas no es equilibrada en las regiones mexicanas, ya que las vertientes del Golfo de México (299 especies) son más ricas que las del Océano Pacífico (203), mientras que en las interiores existen unas 40 o 45 especies. Esencialmente, la parte continental tiene más especies que las penínsulas: Baja California solo tiene 45 especies (ninguna primaria, tres secundarias y 42 periféricas, sin contar el Río Colorado, que es continental) y Yucatán 86 (cuatro primarias, 35 secundarias y 47 periféricas). El endemismo se considera un buen indicador de la biodiversidad, y de acuerdo con WWF, de las regiones dulceacuícolas sobresalientes en el mundo, 16 se encuentran en Norteamérica, nueve de las cuales se localizan en México (Revenga *et al.* 2000). Es notable que aun dentro de las divisiones anteriores se conocen áreas menores con ictiofauna peculiar. Entre ellas el endemismo es alto, como en la Faja

RECUADRO 12.1 [concluye]**Cuadro 1** Cuantificación de las familias y especies de peces nativos continentales de México, según su origen biogeográfico y ecológico

Grupos	Neárticas	Neotropicales	Subtotal
Primarias	*5/133	4/17	9/150
Secundarias	3/82	5/149	8/231
Periféricas	31/161	0/0	31/161
Total	39/376	9/166	48/542

* Los valores en la proporción se refieren a familias/especies.

Especies primarias: estrictamente de agua dulce.

Especies secundarias: especies de aguas salobres.

Especies periféricas: especies de alta salinidad, generalmente de afinidad marina.

Volcánica, donde tienen dominancia los atherinópsidos y goodeidos, en Catemaco, donde prácticamente las ocho especies son endémicas, y en Cuatrociénegas, donde más de la mitad (12 de 18 especies) son endémicas o aún no se han descrito.

Por otra parte, la riqueza de especies marinas se debe en gran parte a la importante extensión de los mares y océanos de México. Así, con una superficie de 1 138 980 km², el Golfo de México es el noveno cuerpo de agua en el mundo (McEachran y Fechhelm 1998). Tiene 539 especies (Dickson y Moore 1998), 15% del total de las especies marinas conocidas. El Golfo de California tiene una superficie de 247 000 km² y

profundidades mayores a los 3 000 m, y en sus aguas habitan más de 875 especies de peces —que representan 145 familias y 446 géneros— de las cuales 77 son consideradas endémicas (Findley *et al.*, 1996). México igualmente comparte el Mar Caribe, el segundo en extensión en el mundo, con 2 515 900 km², con otras naciones, mar que alberga 1 172 especies (1 553, de acuerdo con Froese y Pauly 2008) de las cuales 253, es decir 22%, son endémicas de esta región.

Finalmente, existen grandes vacíos de información sobre la diversidad de peces demersales y abisales marinos y de la ictiofauna cavernícola del país.

Los estudios del componente β

Los estudios que utilizan datos de la biota mexicana que han considerado explícitamente a β suman decenas.⁴ El principal enfoque ha sido la descripción de los patrones y en menor medida la búsqueda de variables relacionadas con este componente de la diversidad (Halffter *et al.* 2005). Entre estos estudios podemos citar el trabajo de Trejo (2005) que analiza los patrones de β de las selvas caducifolias de México, el de Balvanera (1999) que estudia la diversidad β de los árboles de un bosque tropical caducifolio a una escala local, y a escalas de paisaje los trabajos de Pérez-García *et al.* (2005, véase el recuadro 12.2) y Williams-Linera *et al.* (2005). La investigación de Golubov *et al.* (2005) antes mencionada también estudia el componente β en dos grupos de plantas.

En lo que corresponde a la fauna de vertebrados destacan los estudios realizados para los mamíferos a escala nacional (Rodríguez 1999; Arita y Rodríguez 2002; Rodrí-

guez *et al.* 2003), así como a escalas de paisaje (Halffter y Moreno 2005); para las aves (Lira-Noriega 2006; Rodríguez 2007); para la herpetofauna del país a escala nacional (Flores-Villela *et al.* 2005; Ochoa-Ochoa y Flores-Villela 2006) y de paisaje (*e.g.* Pineda *et al.* 2005; Urbina-Cardona y Reynoso 2005).

Los grupos de invertebrados han sido más escasamente estudiados; no obstante se cuenta con el trabajo de Soberón *et al.* (2005) para mariposas diurnas (Papilionoideae y Pieridae), así como los estudios sobre los escarabajos del estiércol, que son de los indicadores más empleados para evaluar el estado de conservación de los ecosistemas: Escobar (2005) y Favila (2005).

Noguez *et al.* (2005) realizaron un estudio novedoso que aplicó la perspectiva macroecológica a comunidades de microbiota del suelo en una localidad de la selva baja caducifolia en Chamela (véase el recuadro 12.3).

RECUADRO 12.2 DIFERENCIACIÓN FLORÍSTICA Y DIVERSIDAD β EN UN PAISAJE TROPICAL COMPLEJO

Jorge A. Meave, Eduardo A. Pérez-García, José A. Gallardo-Cruz

La diversidad beta (β) es el marco conceptual del estudio de las similitudes y las diferencias entre comunidades bióticas y permite cuantificar la diferenciación taxonómica entre ellas (e.g. Moreno y Halffter 2001). Como el análisis de la diversidad β se ha centrado en sus aspectos numéricos, con frecuencia se ha dejando de lado el trasfondo biológico de los problemas abordados (Wilson y Shmida 1984). Numerosos factores del medio abiótico (e.g. litología superficial, relieve, exposición de laderas, etc.) provocan heterogeneidad en la vegetación de un paisaje (Stoutjesdijk y Barkman 1992). El estudio de la vegetación en un paisaje permite relacionar cambios en la composición de especies con variables ambientales a escalas espaciales intermedias (mesoescala). Con el fin de analizar aspectos biológicos de la diversidad β , a continuación se sintetizan tres estudios realizados en un paisaje del trópico estacionalmente seco.

Los estudios se realizaron en los alrededores de Nizanda (16° 39' N, 95° 00' W), en la vertiente pacífica del Istmo de Tehuantepec (Oaxaca, sur de México). La región comprende un paisaje de tierras bajas de 100 a 300 msnm. El clima es cálido (temperatura media = 25° C), subhúmedo, con régimen de lluvias en verano (ca. 1 000 mm de precipitación anual). La época seca es muy marcada y dura unos seis meses. El sustrato rocoso es principalmente metamórfico (filitas del Mesozoico), mezclado con calizas cretácicas. La vegetación es un mosaico de comunidades que incluye desde selvas medianas subperennifolias y bajas caducifolias hasta sabanas y matorrales xerófilos (Pérez-García *et al.* 2001).

Los estudios que se presentan tienen como base común un inventario florístico regional elaborado durante 10 años (Pérez-García *et al.* 2005) y un conjunto numeroso de muestras de vegetación (parcelas de 100 m²) donde se han registrado datos de presencia/ausencia de las especies. La diferenciación florística entre parcelas se evaluó calculando similitudes (y disimilitudes) entre ellas por medio del índice de Sørensen (α). Además, la diversidad β fue evaluada usando el índice de Whittaker (Whittaker 1972) ($\beta_w = \gamma / \bar{\alpha}$). Se realizaron clasificaciones de las parcelas por medio del método de Ward, con distancias euclidianas (o su cuadrado) como algoritmo de disimilitud.

EFFECTO DE LA EXPOSICIÓN Y LA ALTITUD SOBRE LA HETEROGENEIDAD DE LA SELVA BAJA CADUCIFOLIA

La selva baja caducifolia (SBC) es la comunidad mejor representada en Nizanda y también la más variada. El primer

estudio analizó los efectos de la altitud y la exposición sobre la heterogeneidad florística en el Cerro Verde, una elevación prominente del área (ca. 450 m). Los datos se obtuvieron en 30 parcelas distribuidas en tres pisos altitudinales (bajo, medio, alto) y en las dos laderas principales (N y S), cuya combinación resultó en seis grupos ambientales. Se calculó el índice β_w para el total de las muestras, por ladera, por piso altitudinal y por grupo ambiental. Además, se evaluaron los efectos de la separación espacial y de la altitud sobre la diversidad β , comparando las disimilitudes promedio entre cuadros de un mismo piso altitudinal con las calculadas entre parcelas de diferentes elevaciones.

Solo en la ladera norte el recambio de especies asociado a la altitud fue mayor que el producido por la separación espacial (dentro de un mismo piso). Tanto los pisos bajos como los altos de cada ladera fueron muy similares a su respectiva contraparte, es decir, la orientación no fue determinante en la diferenciación florística en dichas zonas. Sin embargo, en la porción media del cerro la diferenciación sí dependió de la orientación: las parcelas intermedias del lado sur se agruparon con las bajas, pero las del norte lo hicieron con las altas (Fig. 1). β_w varió poco entre grupos ambientales (de 2.71 a 2.92). Se encontró un fuerte recambio de especies entre todos los conjuntos analizados, lo que permite entender cómo se alcanza una riqueza elevada ($\gamma = 194$ especies/3 000 m²), a pesar del bajo valor número promedio por grupo (85.5 especies/500 m²). En la clasificación de las parcelas se formaron dos grandes conjuntos, quedando casi completamente separadas las parcelas más altas de las más bajas. Las parcelas intermedias quedaron repartidas según su orientación en dichos conjuntos. En síntesis, la mayor variación florística se presentó a lo largo del gradiente altitudinal pero la tasa recambio dependió de la exposición.

DIFERENCIACIÓN FLORÍSTICA EN ENCLAVES DE VEGETACIÓN XEROFÍTICA

En la región hay un sistema de enclaves de vegetación xerofítica (EVX) asociado a los afloramientos calizos. La configuración fragmentada del sistema permitió analizar los efectos de la separación espacial y de la heterogeneidad ambiental (gradiente edáfico) sobre la diversidad β . En los EVX se delimitaron tres comunidades vegetales (Pérez-García y Meave 2004): selva baja caducifolia (SBC) en suelo desarrollado

RECUADRO 12.2 [continúa]

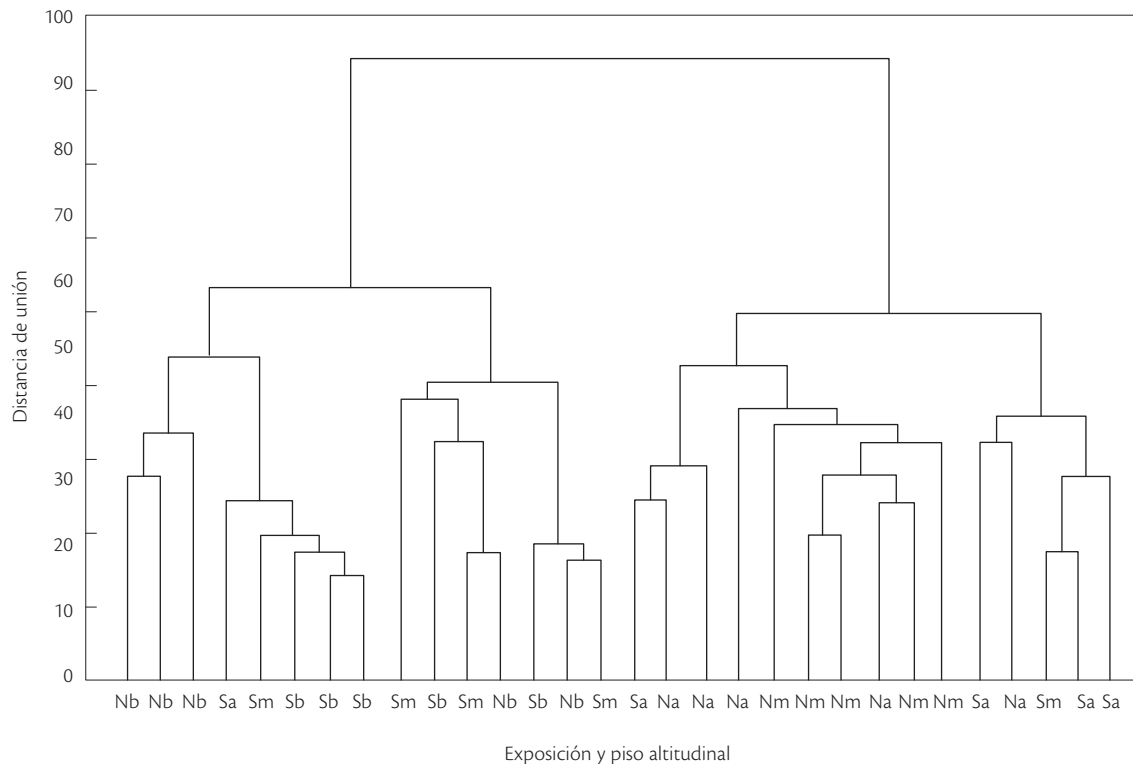


Fig. 1 Clasificación de las parcelas de muestreo del Cerro Verde.

Nota: para cada muestra se indica su exposición (N, S) y piso altitudinal (b = bajo, m = medio, a = alto).

(SBCs), SBC en roca expuesta (SBCr) y matorral xerófilo (MX). El análisis se basó en datos de 27 parcelas de muestreo repartidas en las tres comunidades (nueve por comunidad). Los índices β_w fueron calculados: 1] para los 27 cuadros; 2] por comunidad, y 3] para series de tres cuadros ordenados siguiendo los gradientes ambiental y espacial en cada EVX. Los efectos relativos de estos dos gradientes se midieron calculando índices de similitud (IS) entre pares de parcelas de varios conjuntos: 1] mismo EVX, misma comunidad; 2] mismo EVX, diferente comunidad; 3] diferente EVX, misma comunidad, y 4] diferente EVX, diferente comunidad. Las 214 especies registradas en todo el sistema se distribuyeron de forma desigual entre comunidades: SBCs (160 especies), SBCr (108) y MX (32). El valor de β_w fue bajo para el MX (3.10), intermedio para las dos comunidades arbóreas (SBCr = 4.23; SBCs = 4.31) y alto (8.58) para el conjunto total. Al comparar el recambio florístico dentro y entre comunidades, el promedio de β_w fue mayor entre comunidades (2.54) que

dentro de ellas (2.00), y el análisis de series de tres parcelas por EVX mostró que en promedio las especies se acumulan a una tasa más alta a lo largo del gradiente edáfico que a través del espacio. La similitud fue mayor entre pares de parcelas ubicadas en un mismo EVX que entre las de distintos EVX, mostrando así un aumento en la diversidad β con la distancia. No obstante, este efecto difirió entre comunidades, siendo más fuerte en la SBCs que en MX y SBCr. La similitud promedio de las comparaciones entre todas las parcelas de una misma comunidad (39.8%) fue de más del doble que la obtenida entre comunidades (16.7%); en contraste, la separación espacial no tuvo un efecto notable en la similitud entre comunidades.

La heterogeneidad ambiental generó la mayor diferenciación florística en el sistema; no obstante, parece haber un fenómeno aditivo de este efecto con el de la distancia, ya que ninguna combinación parcial igualó el alto valor de diversidad β obtenido para el sistema completo.

RECUADRO 12.2 [continúa]**DIFERENCIACIÓN FLORÍSTICA ENTRE LAS COMUNIDADES VEGETALES DEL PAISAJE**

Este ejemplo se basó en comparaciones de la diversidad florística entre las principales comunidades vegetales del paisaje de Nizanda, al explorar las dos cuestiones siguientes: ¿qué tan fuertes son las relaciones florísticas generales entre ellas?, y ¿hasta qué nivel de la jerarquía taxonómica se reflejan sus diferencias florísticas? Los análisis se basaron en datos de presencia-ausencia de las especies en 140 parcelas distribuidas en los diferentes tipos de vegetación. Se construyeron tres matrices (especies, géneros y familias presentes en las parcelas), lo cual permitió hacer sendas clasificaciones numéricas. Además se analizaron las similitudes florísticas (I_S y el β_W) entre dichas comunidades.

La clasificación hecha para el nivel de especie distinguió

grupos que coinciden bien con los tipos de vegetación definidos a partir de criterios fisonómicos (Fig. 2). Primero se agrupó la SBC con el matorral espinoso, y al conjunto así formado se incorporaron después la vegetación xerófila (matorral xerófilo y SBCr) y la vegetación ribereña (selva mediana y bosque de galería). Las parcelas de sabana mantuvieron su individualidad respecto al resto de las comunidades. En las clasificaciones hechas para los niveles de género y familia se observaron básicamente los mismos grupos. La mayor afinidad florística se encontró entre la selva mediana y la SBC ($I_S = 51.7\%$), y la mayor diferenciación se registró entre la selva mediana y el matorral xerófilo ($I_S = 4.7\%$). Con los valores del índice β_W se generó una nueva matriz cuya estructura fue muy semejante a la elaborada con los datos del I_S . Aunque esto era de esperarse porque ambos índices tienen interpretaciones recíprocas

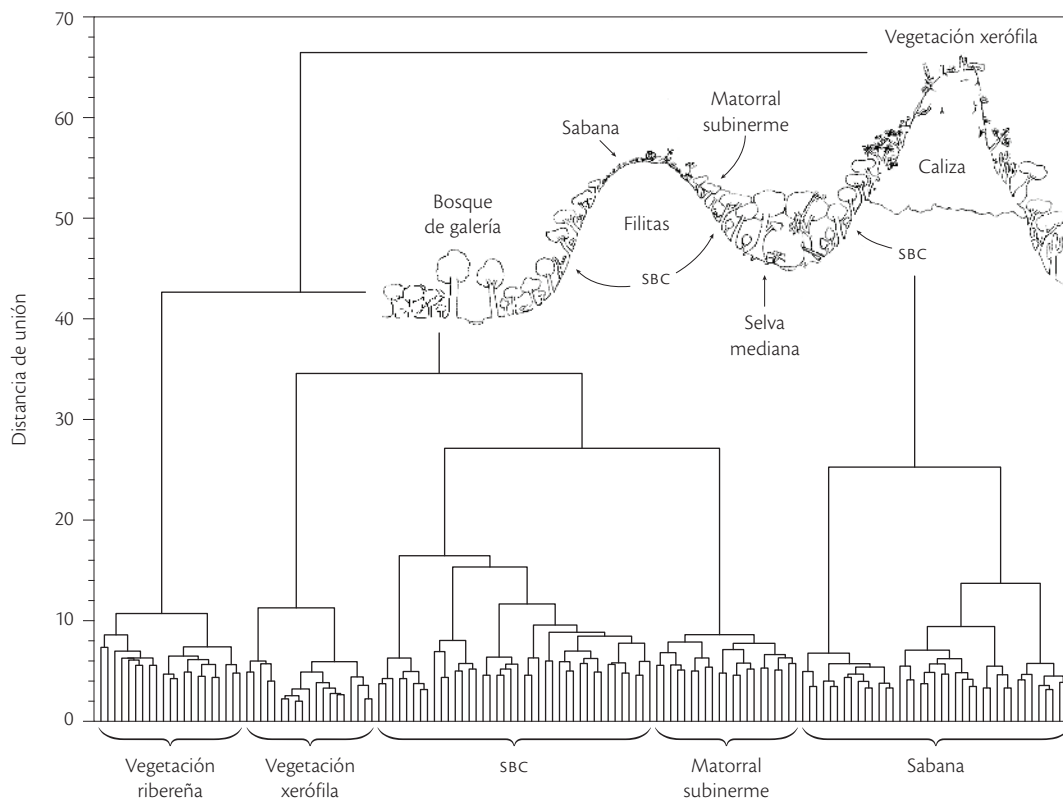


Fig. 2 Clasificación de 140 muestras de vegetación.

Nota: se muestra un perfil esquemático de la vegetación. SBC: selva baja caducifolia; la vegetación xerófila une el matorral xerófilo y la selva baja caducifolia en roca caliza; la vegetación ribereña comprende el bosque de galería y la selva mediana.

RECUADRO 12.2 [continúa]

Cuadro 1 Diversidad β y riqueza de especies en seis tipos de vegetación primaria y en la vegetación secundaria en Nizanda

	Comunidad	Sab	SBC	MS	MX	SM	BG
Índice de Sørensen	Sab	189					
	SBC	14.2	443				
	MS	23.9	46.9	130			
	MX	8.7	17.7	14.7	74		
	SM	7.0	51.7	26.9	4.7	317	
	BG	7.0	20.5	21.7	6.9	29.3	105
Índice β de Whittaker	SBC	1.87					
	MS	1.79	1.62				
	MX	1.92	1.84	1.86			
	SM	1.93	1.59	1.76	1.95		
	BG	1.93	1.81	1.8	1.93	369	
Riqueza de especies	SBC	590					
	MS	285	465				
	MX	252	475	190			
	SM	489	604	394	382		
	BG	284	497	212	173	369	

Notas: en la diagonal principal del primer bloque se muestra la riqueza de especies de cada comunidad (en *itálicas*). Al comparar entre comunidades, para cada par de ellas se indica el índice de Sørensen (bloque superior), el índice β de Whittaker (bloque intermedio) y la riqueza combinada de especies (bloque inferior).

Abreviaturas: Sab: sabana, SBC: selva baja caducifolia, MS: matorral subinerme, MX: matorral xerófilo, SM: selva mediana, BG: bosque de galería.

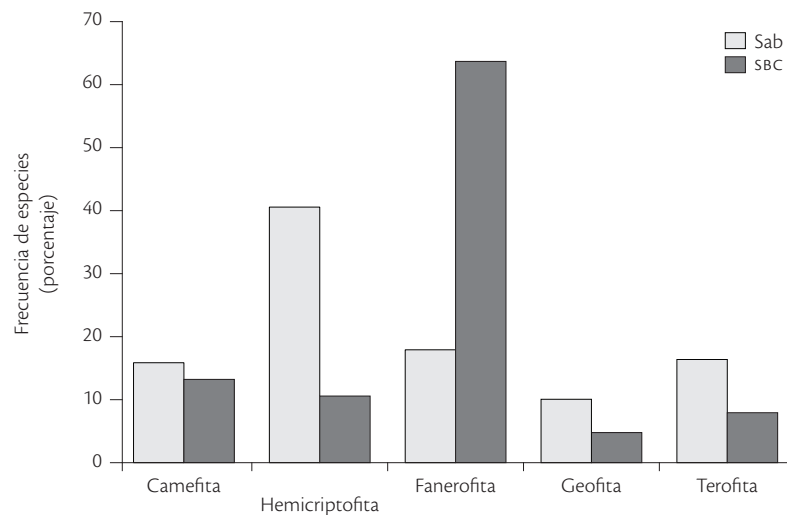


Fig. 3 Espectros de formas de vida para la selva baja caducifolia (sbc) y la sabana (Sab).

RECUADRO 12.2 [concluye]

acerca de un mismo fenómeno, la coincidencia entre los valores altos de una de las matrices y los bajos de la otra no fue total, lo que indica que la utilización de ambos índices en un mismo estudio no necesariamente es redundante (cuadro 1).

La consistencia observada entre niveles taxonómicos confirmó que la diferenciación florística entre tipos de vegetación no es exclusiva del nivel de especie. Si bien se podría pensar en varias explicaciones ecológicas para este resultado, también se pueden invocar explicaciones evolutivas y biogeográficas. Para profundizar en esta cuestión, se hizo una comparación más detallada de los dos sistemas más extensos y de fisonomías más contrastante (selva baja caducifolia y sabana) en términos florísticos y de sus patrones de formas de vida, formas de crecimiento y hábitos de crecimiento (Pérez-García y Meave 2006). Aunque la riqueza combinada de ambas comunidades es de 600 especies, la similitud es muy baja en el nivel de especies ($is = 10\%$) y de género ($is = 21\%$), y solo en el nivel de familia es alto ($is = 72\%$). De los tres conjuntos mencionados, en la *sbc* prevalecieron los árboles, las plantas leñosas y las fanerofitas, mientras que en la sabanas las categorías predominantes fueron las hierbas, las forbias y hierbas gramíneas, así como

las hemipterofitas (Fig. 3). Estos resultados sugieren grandes diferencias en las estrategias adaptativas de las especies de cada comunidad, quizá como consecuencia del disturbio por fuego y la oligotrofia en la sabana, factores poco importantes en la *sbc*.

CONCLUSIONES

A pesar de que la comprensión de las causas de la diferenciación florística en Nizanda es aún insuficiente, estos ejemplos muestran que ningún factor por sí solo puede generar la altísima diversidad γ de Nizanda, cercana al millar de especies de plantas. Asimismo, se hizo evidente que la variación de los factores que tienen efectos muy locales no solo genera diferencias numéricas en la diversidad β , sino que además reflejan una fuerte diferenciación biológica.

AGRADECIMIENTOS

Las investigaciones aquí reseñadas recibieron financiamiento de la CONABIO, del fondo sectorial Conacyt-Semarnat y del programa PAPIIT de la UNAM.

RECUADRO 12.3 DIVERSIDAD β EN COMUNIDADES MICROBIANAS: PROCARIONTES CON BIOGEOGRAFÍA¹

Ana M. Noguez, Héctor T. Arita, Ana E. Escalante, Larry Forney, Felipe García-Oliva, Valeria Souza

Desde hace algunos años se planteó la discusión sobre la existencia de patrones de distribución y diversidad en las comunidades microbianas semejantes a aquellos que presentan los microorganismos ($z = 0.082$; Finlay 2002). Sin embargo, existen escasos estudios diseñados específicamente para demostrar si las bacterias presentan o no biogeografía (Horner-Devine *et al.* 2004).

Nosotros definimos un síndrome de ubicuidad para especies "sin biogeografía" que incluyó las siguientes predicciones: *a*] un cociente elevado de especies locales/especies globales; *b*] una alta tasa de dispersión; *c*] rangos de distribución extremadamente grandes, con muy pocas o sin especies endémicas; *d*] una tasa de recambio de especies muy baja (diversidad β); *e*] una curva especies-área plana; *f*] comunidades locales no estructuradas.

Para probar si los procariontes de vida libre eran organismos "sin biogeografía" examinamos la diversidad de procariontes del suelo y la comparamos con patrones biogeográficos de otros grupos. El estudio se llevó a cabo en dos lugares contrastantes (cresta y ladera) en la selva baja perennifolia de la Estación de Biología Chamela, en Jalisco.

Examinamos la composición de ensamblajes de procariontes del suelo a cuatro escalas espaciales (A_0, A_1, A_2, A_3) con un sistema de cuadrantes anidado (Fig. 1; Arita y Rodríguez 2002). En cada localidad se realizaron muestreos del suelo en los primeros 5 cm de profundidad en 32 de los 64 cuadrantes A_3 . Para determinar la diversidad de procariontes se definieron unidades taxonómicas operacionales (OTU, por sus siglas en inglés) utilizando fragmentos terminales de restricción (TRFLP por sus siglas en inglés) del gen 16S ARNr. Posteriormente, para

RECUADRO 12.3 [continúa]

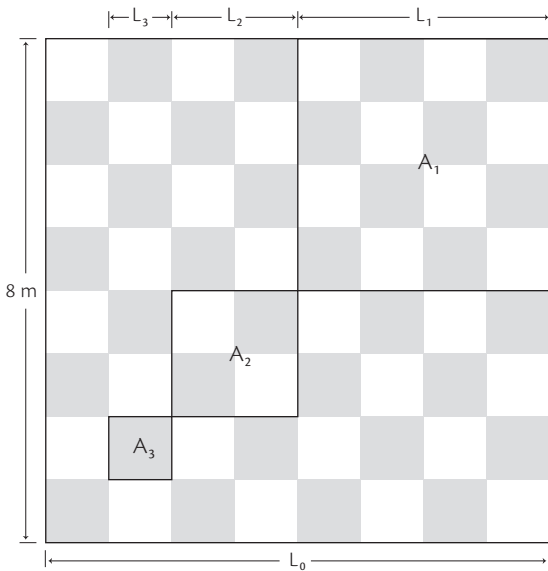


Figura 1 Diseño de los cuadrantes de un sistema totalmente anidado para analizar el escalamiento de la diversidad de especies. Nota: se comenzó con un cuadrante de lado $L_0 = 8$ m y área $A_0 = 64$ m², que contiene S_0 taxones; se dividió en cuatro cuadrantes de lado $L_1 = L_0/2 = 4$ m, de área $A_1 = A_0/4 = 16$ m². Se repitió la subdivisión para completar cuadrantes de menor tamaño de lado, que contiene $L_2 = 2$ m, de área $A_2 = 4$ m² y 64 cuadrantes de área $A_3 = 1$ m². Por claridad, solo un cuadrante de cada tamaño está marcado. Se tomó una muestra de suelo en cada uno de los 32 cuadrantes más pequeños, siguiendo el patrón de tablero de ajedrez. La diversidad de las unidades taxonómicas operacionales (OTU) se midió a las cuatro escalas; S_0 es la diversidad total encontrada en el cuadrante; S_1 es la diversidad promedio acumulada de los cuatro cuadrantes del área A_1 (cada una incluye ocho muestras de suelo); S_2 es la diversidad promedio acumulada en los 16 cuadrantes del área A_2 (cada una incluye dos muestras de suelo), y S_3 es la diversidad promedio en las 32 unidades de muestreo.

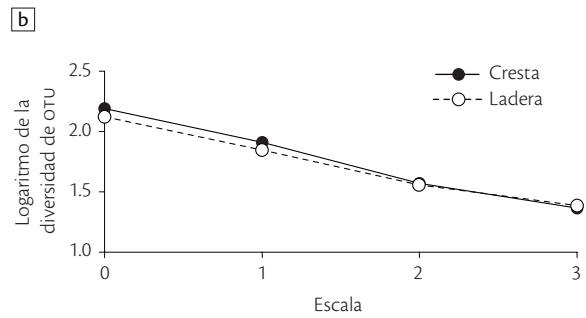
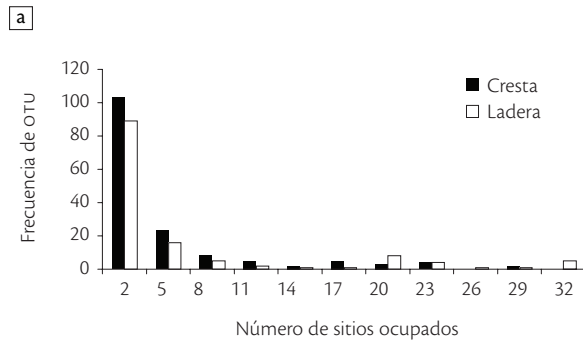
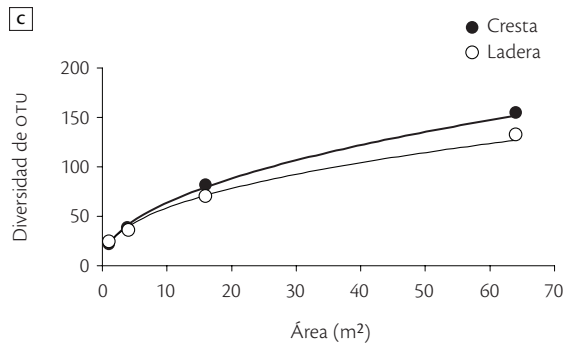


Figura 2 Patrones de diversidad de los procariontes del suelo en dos localidades de la selva baja perennifolia del oeste de México. Los círculos negros indican las muestras de las partes altas de la pendiente y los círculos blancos las muestras en pendientes medias. **(a)** Frecuencia de distribución de presencias (número de cuadrantes de muestreo ocupados) para los OTU procariontes en los dos cuadros de 64 m². **(b)** Gráficas de la diversidad OTU-escala para los dos cuadros de 64 m², que muestran la diversidad de los OTU como función de la escala, como se explica en la figura 1. **(c)** Curva especies-área; los datos de los OTU de los dos cuadros de 64 m² fueron muestreados para calcular la regresión; el punto en el extremo derecho es la diversidad acumulada en los dos cuadros.



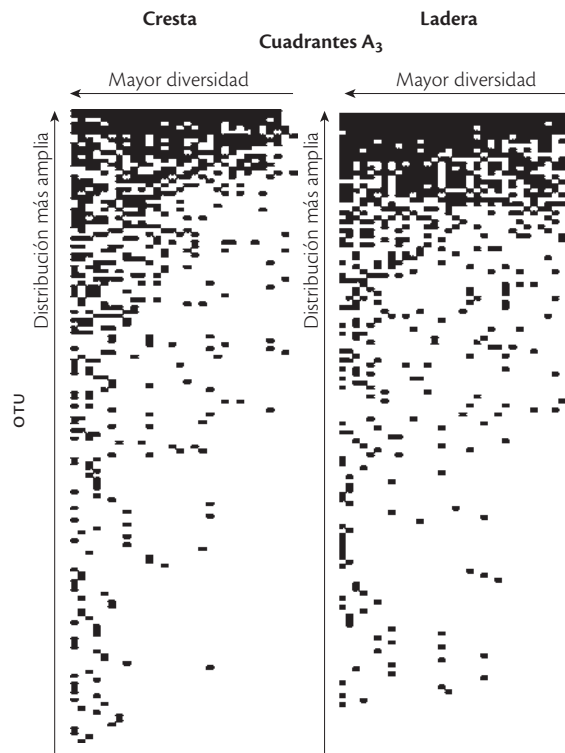
RECUADRO 12.3 [concluye]


Figura 3 Patrón de distribución altamente anidado en la diversidad de los procariontes del suelo en dos localidades de 64 m² de la selva baja perennifolia del oeste de México, en lo más alto de la pendiente (izquierda), y en la pendiente (derecha). Los OTU están ordenados de acuerdo con su presencia (los taxones de distribución más amplia arriba y los taxones de distribución restringida abajo). Las muestras están ordenadas por la diversidad de los OTU (los sitios más ricos en el extremo derecho y los sitios menos diversos en el extremo izquierdo). Cada punto representa la presencia de un OTU dado en una muestra dada. En un patrón de anidamiento perfecto, los puntos se arreglarían en un patrón triangular de tal forma que la parte más abajo a la izquierda de la figura no tendría ningún punto.

cada localidad se construyeron matrices de presencia-ausencia describiendo así la distribución de OTU entre los 32 cuadrantes de tamaño A₃. Con estos datos se calcularon los valores de diversidad β , se estimaron los valores de z ($S = cA^z$) y se midió el grado de anidamiento de acuerdo con Atmar y Patterson (1995).

Nuestros resultados mostraron que la distribución de frecuencia de ocupación entre los cuadrantes de tamaño A₃ (Fig. 2a) es muy similar a los rangos de distribución de vertebrados terrestres en masas continentales. Existe también una sobrerrepresentación de OTU presentes en muy pocas muestras y muchas muestras con muy pocos OTU presentes (Fig. 2a). Los valores de diversidad β fueron ($\beta = 1.91$, $r^2 = 0.99$) para la cresta y ($\beta = 1.78$, $r^2 = 0.99$) para la ladera. Arita y Rodríguez (2002), con cuadrantes A₀ de 180 000 km², encontraron que la diversidad β para mamíferos no voladores mexicanos oscilaba entre 1.19 y 2.52. Utilizando la relación especie-área ($S = cA^z$) encontramos un valor de $z = 0.446$ (Fig. 2c), el cual es mucho más alto que el presentado por invertebrados en el mar ($z = 0.161$, Azovski 2002) y por ciliados ($z = 0.082$, Finlay 2002). Otro resultado interesante fue el alto grado de anidamiento en la distribución en los dos cuadrantes de 64 m² (Fig. 3), estimado con valores de 'temperatura anidamiento' (véanse Atmar y Patterson 1993, 1995) de 12.55° para la cresta y $T = 25.05$ para la ladera.

De este estudio pudimos concluir que los rangos de distribución extremadamente pequeños y el gran número de OTU endémicos nos permiten rechazar la predicción c] del síndrome de especies sin biogeografía. La alta tasa de recambio (diversidad β) nos lleva a rechazar la predicción d]. De acuerdo con nuestros resultados, los procariontes no presentan una curva de distribución plana, por lo tanto la predicción e] del síndrome de ubicuidad también puede ser rechazada. Los valores de temperatura muestran que la distribución de los procariontes en estos suelos no es al azar, por lo que podemos rechazar la predicción f].

Nuestros resultados nos permiten rechazar varios de los criterios presentados para organismos "sin biogeografía". Además nos muestran que las mismas reglas que determinan las reglas de distribución de vertebrados a escalas continentales pueden ser aplicadas a procariontes en un cuadrante de 64 m².

1 Basado en Noguez *et al.* (2005)

12.3 MÉTODOS

Se analizaron los patrones espaciales de diversidad de los vertebrados terrestres (mamíferos, aves, reptiles y anfibios) tomando como fundamento para los mamíferos la base de datos de Arita (2007; véase el apéndice 12.1, en el ^{CD} 2 que acompaña a este volumen). Para aves, reptiles y anfibios se usaron modelos de distribución potencial, que son hipótesis sobre las áreas de distribución reales (Arrhenius 1921; Peterson y Watson 1998; Peterson *et al.* 2006) planteadas a partir de datos de registros de museos y colecciones científicas; se obtuvieron modelos de nicho ecológico de manera independiente por grupos de trabajo distintos para cada taxón (Rodríguez *et al.* 2005), que fueron revisados y editados por expertos para eliminar las sobrepredicciones asociadas al método (véanse detalles en el apéndice 12.1; también Peterson *et al.* 2006). Este método permite obtener la distribución geográfica de numerosas especies a medio grado de resolución, superponer mapas y realizar los análisis relacionados con la riqueza y el recambio de especies (componente β), que eran imposibles de realizar antes por la inexistencia de hipótesis cuantitativas sobre la distribución de las especies. Desafortunadamente, aún no se cuenta con este tipo de mapas para otros grupos de animales a escala nacional, aparte de los vertebrados terrestres, y son muy escasos los datos que se tienen para plantas. Hasta donde sabemos, sólo están disponibles los modelos de áreas de distribución potencial para las especies de plantas enlistadas en la NOM-059-SEMARNAT-2001 (Semarnat, 2002; véase el capítulo 18 del volumen II de esta obra), así como para los géneros *Agave* y *Opuntia* (Golubov *et al.* 2005), así como de un conjunto de especies de árboles tropicales de importancia para México (Pennington y Sarukhán 2005). Es importante subrayar que desde una perspectiva macroecológica se debe estudiar toda una región,⁵ y taxones completos.

La mayor dificultad para el estudio de los patrones de diversidad de las plantas (al menos todas las plantas vasculares) es que existen casi diez veces más especies de plantas que de vertebrados terrestres. Sin embargo, es posible realizar un análisis nacional para las plantas usando una metodología que permite estimar el número de especies a una resolución medianamente alta, con celdas de 0.5° (Soberón *et al.* 2007). Para lo anterior se consideraron los géneros nativos de las angiospermas (Magnoliophyta), a partir de registros georreferidos de ejemplares de herbario, del Sistema Nacional de Infor-

mación sobre Biodiversidad (SNIB) y de bases de datos compiladas por la CONABIO mediante el apoyo a la computarización de datos de herbarios nacionales y del extranjero, la cual contiene aproximadamente 1.3 millones de ejemplares georreferidos (véanse detalles en el apéndice 12.2 ^{CD} 2). A partir de esta base se realizó una estimación del número de especies, usando el método de curvas de acumulación de especies (Soberón y Llorente 1993; Colwell y Coddington 1994; Gotelli y Colwell 2001; Soberón *et al.* 2007). A continuación se detallan los análisis realizados.

12.3.1 Patrones de diversidad α

Especies de vertebrados terrestres

Como se dijo antes, para los mamíferos se utilizó la base de datos especies de Arita (2007). Para generar los modelos de distribución potencial de las especies de aves se usó la base de datos elaborada por Navarro-Sigüenza *et al.* (2003) y Navarro y Peterson (2008), y para los anfibios y reptiles se indican los detalles en Ochoa-Ochoa y Flores-Villela (2006) y Flores-Villela (2008).

Para la construcción de los modelos de áreas de distribución potencial se utilizó Desktop GARP versión 1.1.3 (Stockwell y Noble 1991; Scachetti-Pereira 2001), que ha mostrado ser una herramienta muy útil para modelar la distribución geográfica de las especies (*i.e.* Illoldi-Rangel *et al.* 2004; McNyset 2005; Peterson *et al.* 2006). Los errores de omisión que se han reportado en la literatura para diferentes taxones, usualmente varía de 0 a 17% (McNyset 2005).

Los modelos de nicho para todos los grupos utilizados en este estudio fueron editados con criterios biogeográficos, por ecorregión y atendiendo la opinión de expertos con el fin de reducir las distribuciones *potenciales* que generan el programa GARP a hipótesis sobre el área *actual* de distribución (sobre la generación de los modelos de las áreas de distribución, véanse detalles en el apéndice 12.1). Si bien no se evaluó la precisión de las predicciones debido a que esto habría significado una cantidad de trabajo de campo completamente fuera de las posibilidades del estudio, tanto la modelación como la edición fueron realizadas por especialistas, y el algoritmo GARP contiene intrínsecamente una rutina de calibración de las predicciones basada en “entrenar” al algoritmo con un subconjunto de los datos, y contrastar las predicciones contra otro subconjunto independiente de datos. En total se usaron modelos de distribución potencial de 1 948

especies. Se sabe que los resultados obtenidos al utilizar este método para realizar análisis de biodiversidad son intermedios entre utilizar solamente datos de colecciones, sin modelación, y hacer estudios exhaustivos de campo (Lira-Noriega *et al.* 2007).

Para el cálculo de la diversidad α , la superficie del territorio se dividió en una retícula de 703 celdas de 0.5° por 0.5° (Arita *et al.* 1997) y se unieron los datos de presencia de cada especie de los mapas de distribución para cada celda utilizando ArcView 3.2.

Géneros nativos de angiospermas

Para el caso de los géneros de angiospermas se estimó el número de ellos en celdas de 0.5° . Se usó el nivel de género debido a razones que se detallan más adelante. Como base sistemática se utilizó la lista incluida en Villaseñor (2004) en la que se incluyen 2 663 géneros como nativos de México, de los cuales 218 se consideran endémicos. El problema de las diversas propuestas de los sistemas de clasificación, principalmente dentro de cada familia, a nivel de género y de especie, se solucionó con los nombres válidos de los géneros existentes en esta lista y resolviendo las sinonimias más evidentes en la base de datos mediante correspondencias de nombres de especies y géneros.

La realización de estudios de la riqueza de especies de angiospermas requiere asegurar los estándares en la nomenclatura taxonómica, los cuales están ya terminados para varias familias (véase el capítulo 11) pero no para su totalidad, así como contar con una representación adecuada de los registros de recolecta o bien mediante la generación de modelos de distribución potencial de las especies, los cuales todavía no existen a escala nacional, como ya se comentó. Adicionalmente, el nivel género agrupa especies que tienen más características en común que con cualquier otro conjunto de especies, por lo que su estudio ayudará a la generación de hipótesis biogeográficas sólidas (Villaseñor 2004).

En la retícula de celdas de 0.5° se cuantificó el número de géneros en cada celda, tanto totales como endémicos (exclusivos de México), a partir de los registros georreferidos (apéndice 12.2 ⁽²⁾) de las bases de datos integrados en el Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (SNIB) y en la Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (REMIB, véanse detalles de las fuentes en el apéndice 12.2). De esta manera se registró la presencia de cada género en cada celda de 0.5° y se aplicó el estimador de riqueza de especies de ICE (Colwell y Coddington

1994), tomando las frecuencias de cada fecha de recolecta de los ejemplares registrados dentro de cada celda; es decir, el estimador ICE se calculó de forma independiente para cada celda.

12.3.2 Áreas de distribución y patrones de diversidad β

Especies de vertebrados terrestres

El área de distribución de cada especie, en México, se definió como el conjunto de celdas de la retícula que subdivide el país en que se encuentra presente la especie. Para poder establecer comparaciones entre los grupos de vertebrados, para cada celda se obtuvieron dos valores: la proporción de especies de cada taxón (mamíferos, aves, reptiles y anfibios) presente en cada celda, y el promedio de área de distribución proporcional (al total de celdas) de las especies que se encuentran presentes en la celda (Arita *et al.* 2008).

En otras palabras, cada celda de la retícula recibe un valor que corresponde al promedio de la proporción de celdas que ocupan las especies que habitan esa celda para todo el país. Ese valor puede fluctuar entre $1/703$ (en caso de que la celda estuviera habitada únicamente por especies endémicas de esa celda) y 1, en caso de que la celda estuviera habitada solamente por especies de amplia distribución en México (*i.e.* presentes en todas las celdas en las que se subdividió el país). Una gráfica donde se desplieguen los valores de proporción de especies de cada celda *vs.* el área proporcional promedio ocupada por esas especies (*richness-mean range plot*) permite mostrar, de manera comparable, los patrones de riqueza de especies local con una medida de qué tan restringida es el área de distribución de las especies que habitan cada celda.

Es necesario aclarar que con los datos con que se cuenta en este momento, el valor del área promedio de distribución se calcula con respecto a México. Dado que este estudio considera solo a México y no un dominio biogeográfico, una especie puede parecer rara (*i.e.* de distribución restringida), si alcanza el límite de su distribución en México, aun cuando sea una especie de relativamente amplia distribución en el continente. Esto sin duda es un inconveniente, ya que una celda podría estar constituida tanto por especies de distribución amplia y restringida en la misma proporción, y su valor sería el mismo si la mayoría de las especies contenidas tuvieran especies con áreas de distribución intermedia. No obstante, todos los

métodos y formas de medir la diversidad β tienen diferentes ventajas y capturan distintos aspectos de este componente (Koleff 2005).

12.4 PATRONES ESPACIALES DE RIQUEZA DE ESPECIES

12.4.1 Especies de vertebrados terrestres

Como ya se mencionó, es muy conocido el patrón latitudinal de una mayor concentración de especies de vertebrados terrestres de México. Cuando se observan los patrones de riqueza de especies a escalas de 0.5° , es evidente que el sur del país alberga un mayor número de especies. Sin embargo, los detalles cambian si se analizan los diferentes taxones por separado (Fig. 12.1). Aunque los valores de riqueza de especies en las 703 celdas para los cuatro grupos de vertebrados terrestres se correlacionan positivamente (Fig. 12.2), existen diferencias importantes en los detalles de los patrones. Para los mamíferos, las áreas de mayor concentración de especies se encuentran en el este y sureste del país, en los estados de Veracruz, Tabasco, Oaxaca y Chiapas. Este patrón es similar para la mayoría de los órdenes, aunque la contribución de los quirópteros en el patrón observado representa poco más de 50% de las especies en dicha región. Sin embargo, los artiodáctilos, lagomorfos y roedores se concentran preferentemente en latitudes intermedias o norteñas (Rodríguez 1999; Ceballos *et al.* 2005). En el caso de las aves, las regiones de mayor riqueza de especies se encuentran en las tierras bajas de la planicie del Golfo de México, el Istmo de Tehuantepec, la Península de Yucatán y una pequeña área de la costa del Pacífico de Oaxaca (Navarro-Sigüenza y Sánchez-González 2003). Por su parte, los patrones de riqueza de especies de reptiles y anfibios se ubican también al sur de la República, en Oaxaca, Veracruz y Chiapas (Ochoa-Ochoa y Flores-Villela 2006).

En la figura 12.2 se muestra que, en general, prácticamente en todas las celdas existe una proporción de especies de aves superior a las proporciones de especies de los otros grupos. La única excepción la constituye un pequeño grupo de celdas en el norte del país que contiene una mayor proporción de mamíferos que de aves. En otras palabras, en nuestro país existen regiones donde es posible encontrar hasta 60% de las aves residentes de México, mientras que nunca será posible encontrar más de 20% del total de las especies de anfibios o de reptiles (Fig. 12.2).

Este patrón corrobora el hecho de que las áreas de distribución de reptiles y anfibios son en promedio más restringidas que las de las aves, mientras que las de los mamíferos son intermedias, lo cual tiene consecuencias importantes para la conservación. Por ejemplo, esta información sugiere que debe ser más sencillo lograr que una porción alta de la ornitofauna total del país se preserve mediante áreas protegidas como parques y reservas, que en el caso de los anfibios y reptiles.

Las mayores coincidencias en riqueza de especies proporcional se dan entre los reptiles y los anfibios (Fig. 12.2f). En general, las celdas de 0.5° son más ricas en reptiles que en anfibios, pero solo marginalmente. En promedio, una celda que contenga 10% de los anfibios de México contendrá entre 10 y 15% de los reptiles. Existe una marcada coincidencia geográfica en la zona de mayor riqueza de especies de estos grupos. Más adelante se mostrará que las celdas que contienen riquezas de especies altas de aves (mayores de 60%) coinciden, con algunas diferencias, con las zonas de mayor riqueza de especies de mamíferos, y en una medida menor con las de anfibios y reptiles.

La región de México con menor riqueza de especies proporcional, definida como aquellas celdas que contienen 15% o menos de la riqueza de especies de aves, se encuentra en los desiertos del centro-norte de México. Esta región muestra una buena coincidencia para los mamíferos, reptiles y anfibios, con varias excepciones. Sin embargo, los valores por sí solos no indican correctamente las prioridades de conservación (véase el capítulo 18 del volumen II de esta obra). En efecto, esa zona del norte de México contiene poblaciones de mamíferos de tamaño corporal grande que son de gran interés conservacionista y económico. En el caso de los reptiles están las especies endémicas del Desierto Chihuahuense, el Bolsón de Mapimí y Cuatrociénegas, entre otras localidades importantes (Morafka 1977).

Considerar las especies “endémicas de México”, a pesar de que esta conceptualización es geopolítica y puede incluir especies de distribución amplia a escala nacional, resulta relevante en un contexto global. La mayor concentración de especies endémicas de mamíferos se observa entre los 18° y 26° de latitud norte, específicamente en la Cuenca del Balsas y el Eje Neovolcánico (Ceballos *et al.* 2005; Munguía 2006), con un alto recambio longitudinal de especies sobre el Eje Neovolcánico (Fa y Morales 1993; Escalante *et al.* 2002; Munguía 2006). Para el caso de las aves (Fig. 12.3) hay varios estudios que indican que las especies endémicas se concentran en la región

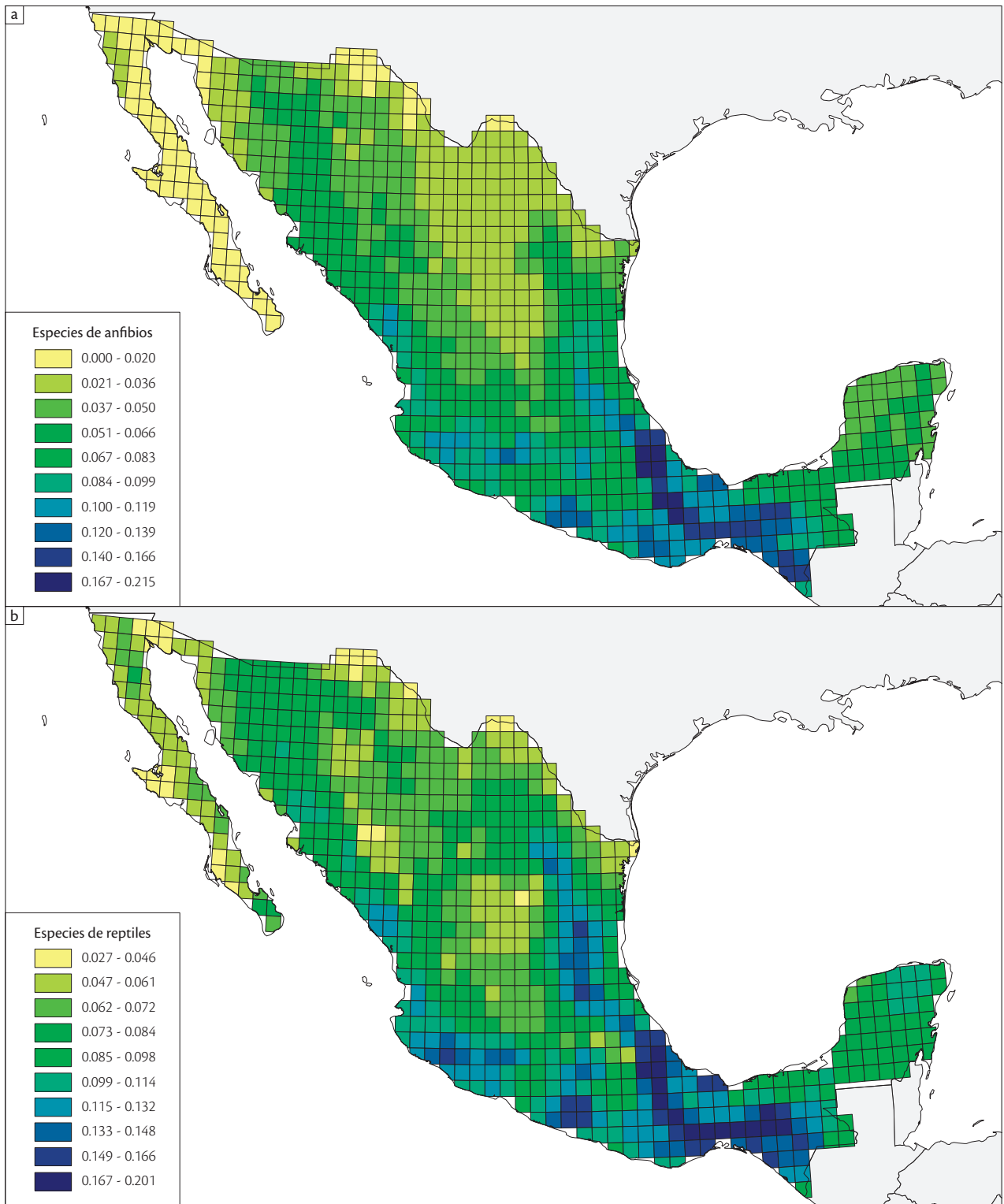


Figura 12.1 [Esta página y la siguiente.] Representación gráfica de la distribución del número de especies en celdas de 0.5°.

Nota: Las escalas de colores varían entre grupos de la siguiente manera; los mínimos y máximos para cada grupo son:

(a) anfibios (0.003, 0.215), total 302; (b) reptiles (0.027, 0.201), total 676; (c) aves (0.094, 0.640), total 663, y (d) mamíferos (0.062, 0.374), total 422.

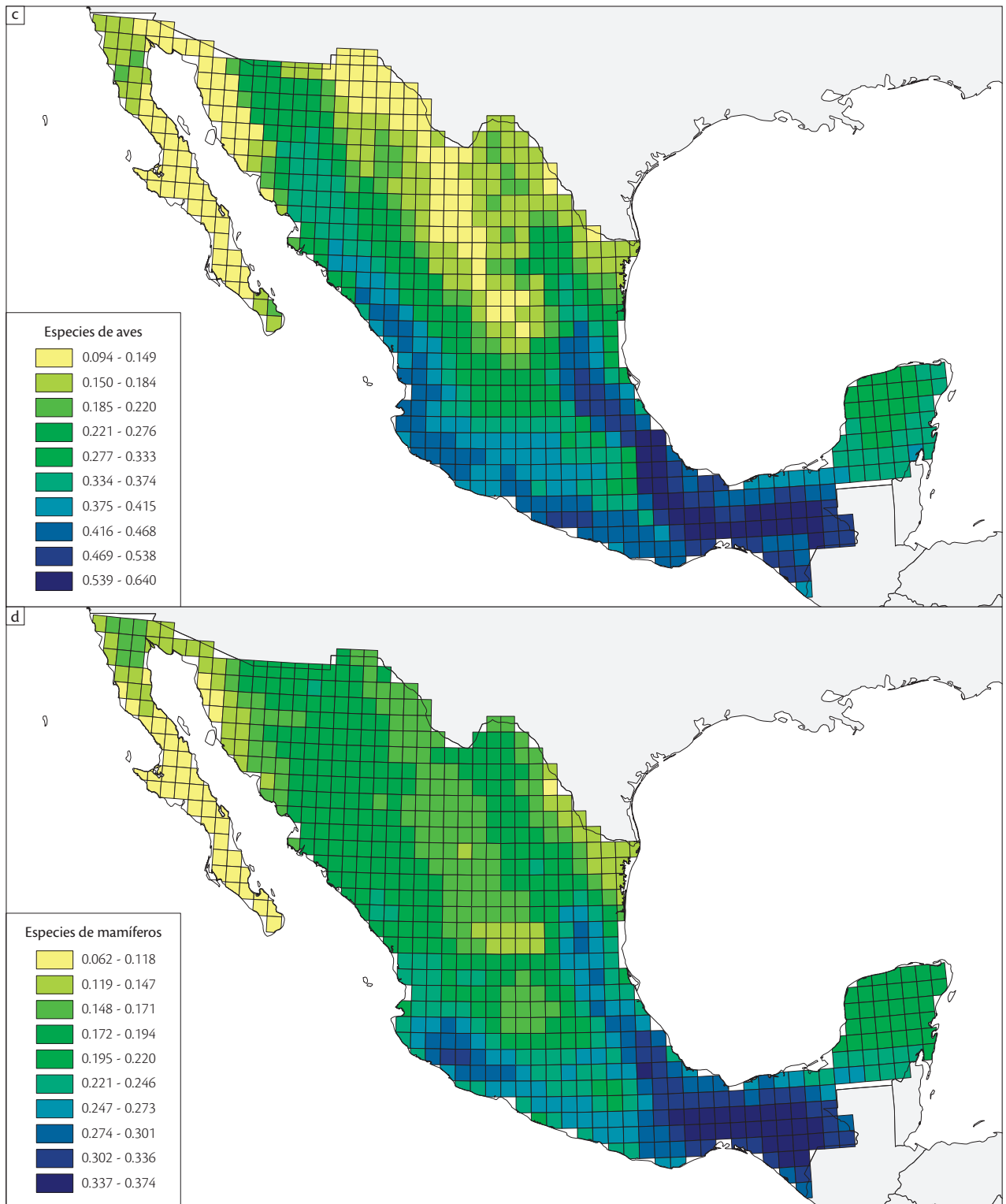


Figura 12.1 [concluye].

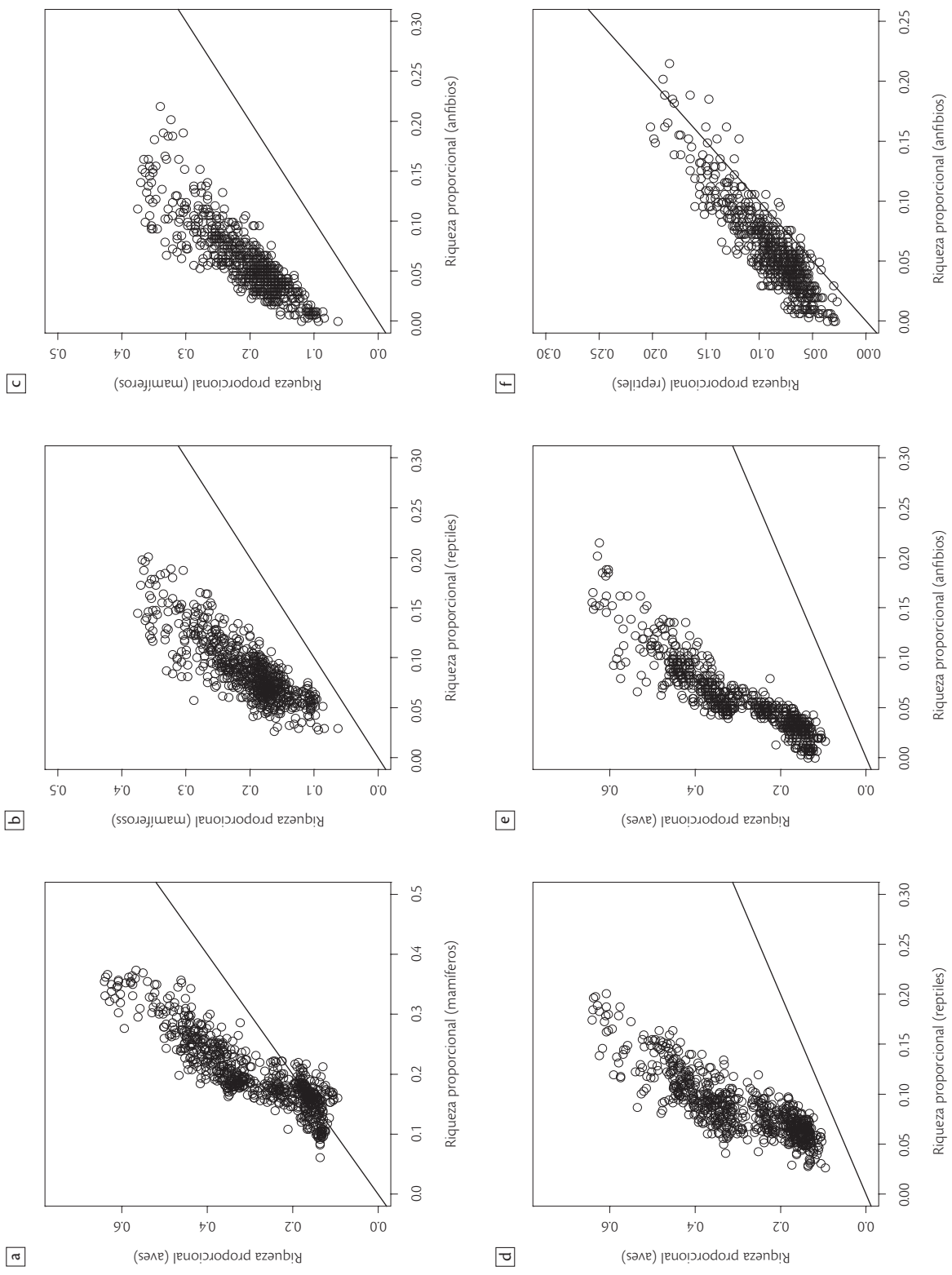


Figura 12.2 Relaciones entre las riquezas de especies proporcionales de las cuatro clases de vertebrados terrestres incluidas en el análisis.

Nota: las rectas representan la función identidad. Las escalas difieren entre las gráficas.

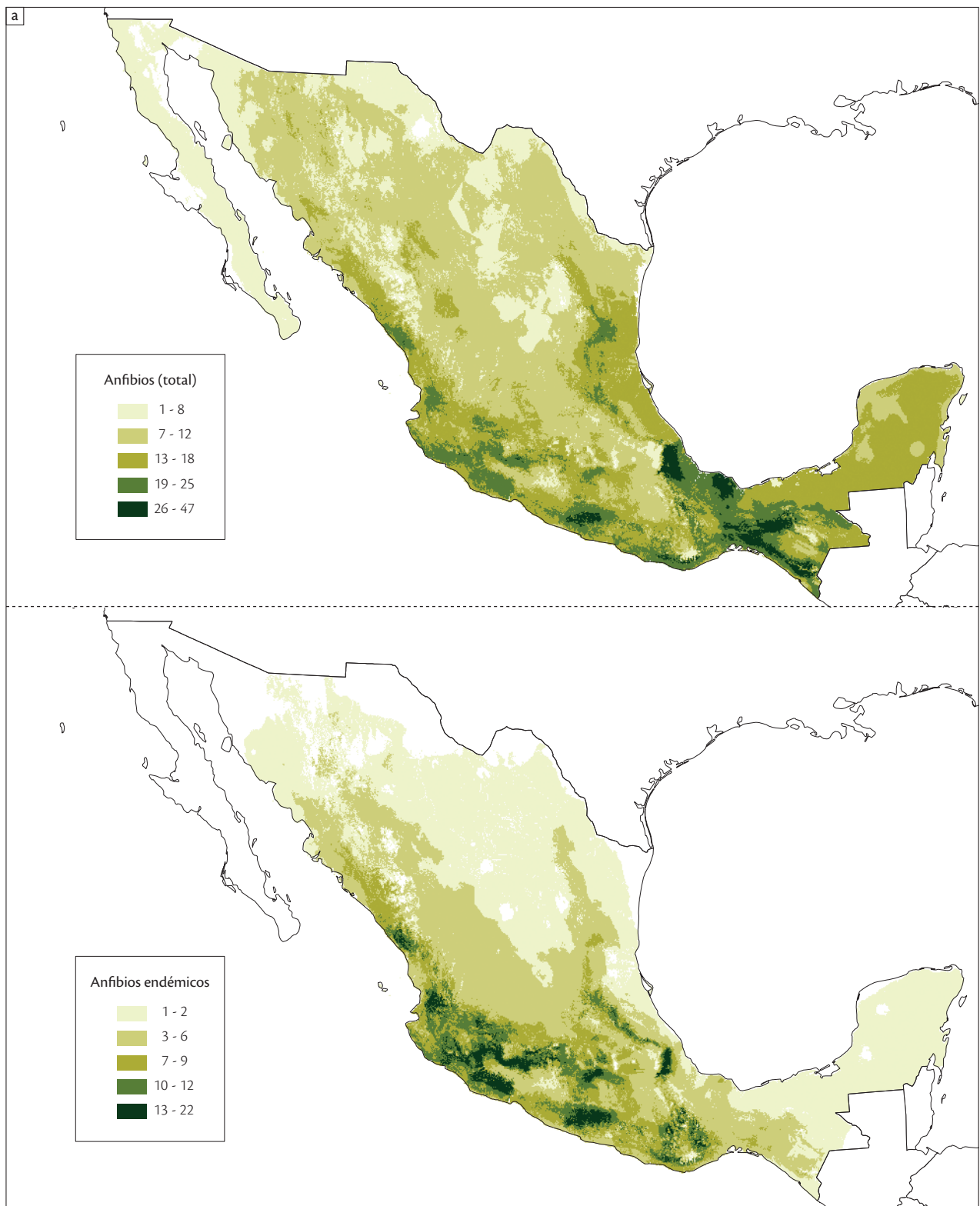


Figura 12.3 [Esta página y las siguientes] Comparación de los patrones de riqueza y endemismo a escala de alta resolución (1 km²). **(a)** Total de anfibios [y] anfibios endémicos. **(b)** Total de reptiles [y] reptiles endémicos. **(c)** Total de aves [y] aves endémicas. **(d)** Total de mamíferos [y] mamíferos endémicos.

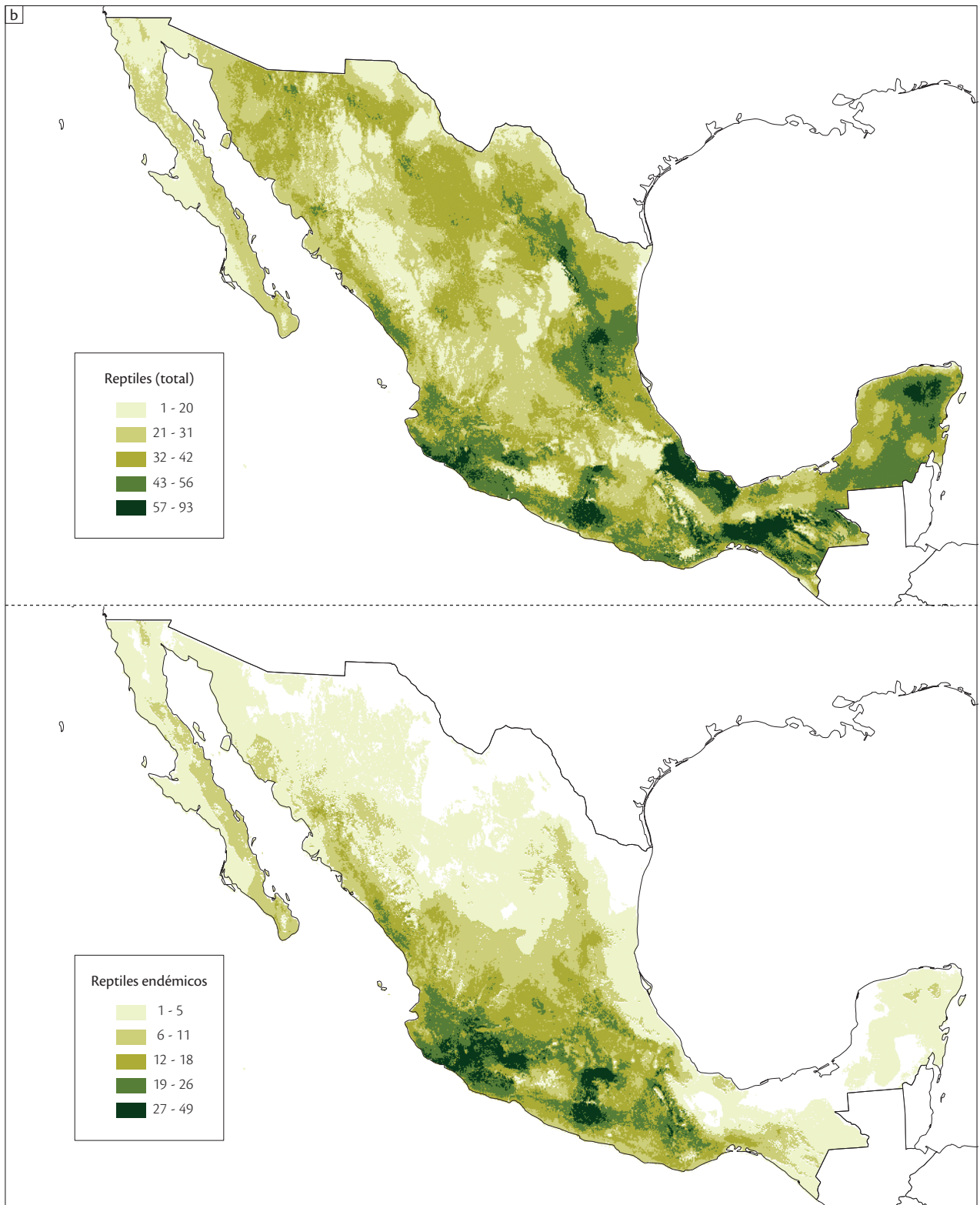


Figura 12.3 [continúa].

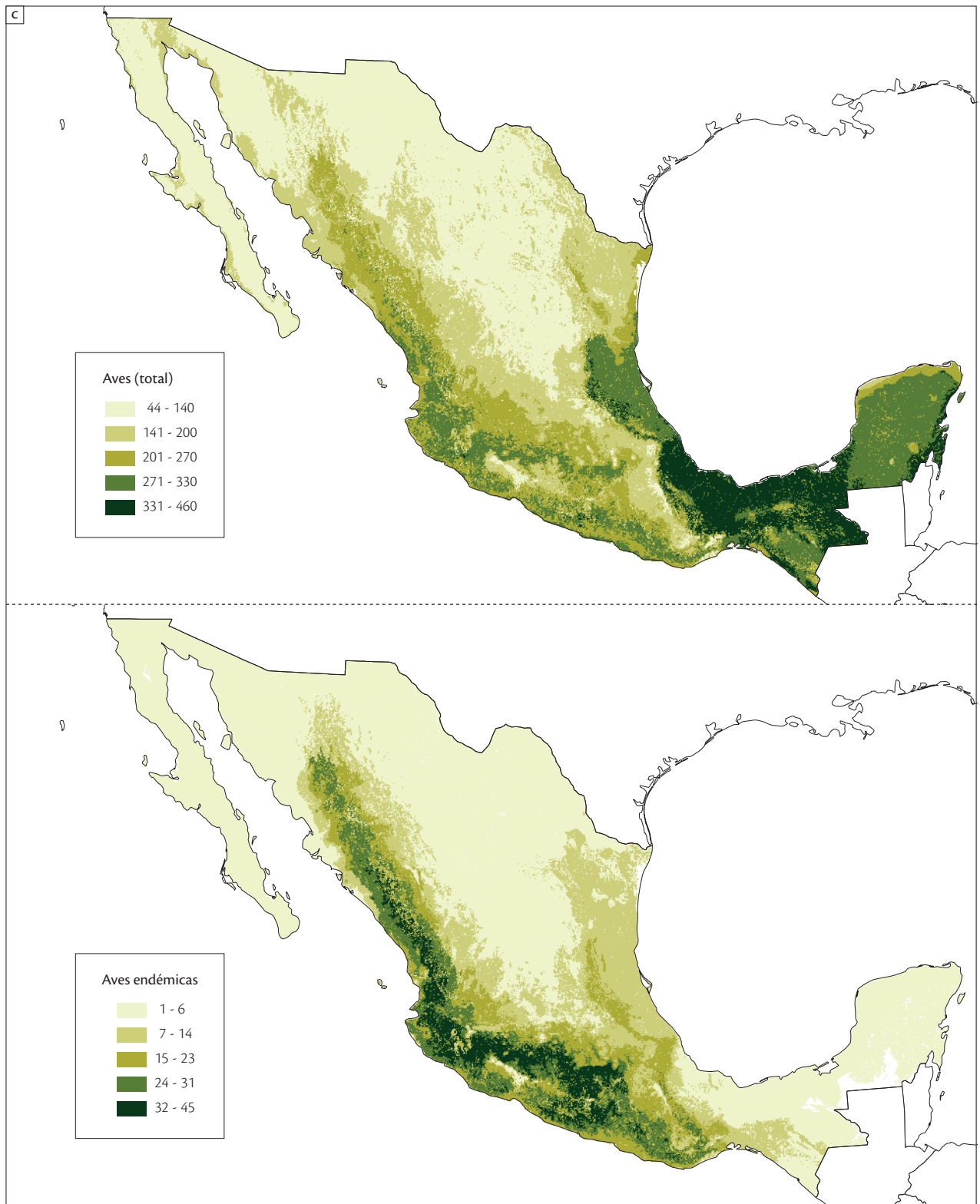


Figura 12.3 [continúa].

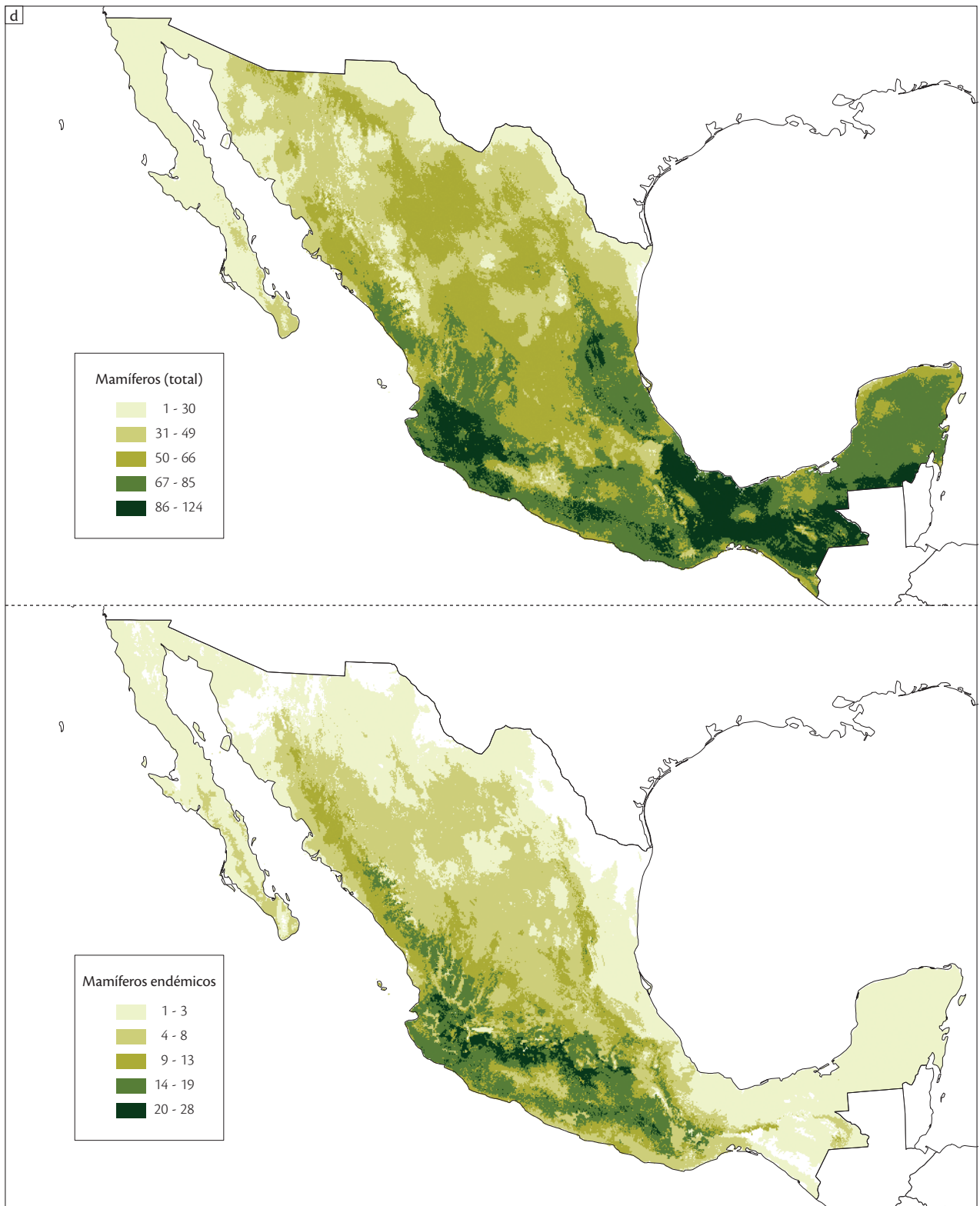


Figura 12.3 [concluye].

oeste, central y sur de México, en zonas altas a más de 2000 msnm en la Sierra Madre Occidental, el Eje Neovolcánico y la Sierra Madre del Sur en Guerrero, en los bosques de encino, de pino-encino y mesófilo de montaña, así como en las islas Revillagigedo y las Tres Marías y la Cuenca del Balsas (e.g. Escalante *et al.* 1993; González-García y Gómez de Silva 2003). La mayor concentración de endemismos de la herpetofauna mexicana se ubica también en el Eje Neovolcánico, la Sierra Madre del Sur y la costa del Pacífico (Flores-Villela 1991, 1993b; Ochoa-Ochoa y Flores-Villela 2006).

Es importante mencionar que los patrones observados de riqueza y de concentración de especies del “área de distribución restringida”⁶ (un indicador de endemismo) referido a las especies exclusivas de México (Fig. 12.3), no coinciden en las mismas áreas geográficas en ninguno de los grupos de vertebrados terrestres (Ricketts 2001).

12.4.2 Géneros de angiospermas

De manera muy general se pueden discutir los patrones de diversidad espacial de las angiospermas, tanto de la riqueza total de géneros como de la riqueza de géneros endémicos (Figs. 12.4 y 12.5, respectivamente). Ya se ha anotado que México, junto con Centroamérica, constituye una región de alta biodiversidad de plantas, donde el grado de endemismos, tanto en el nivel de género como de especies, es alto (Rzedowski 1991). Se estima que en México existen alrededor de 29 000 especies (Villaseñor 2003), lo que crea una dificultad para observar patrones generales definidos de la distribución de su riqueza de especies, ya que distintos taxones pueden tener distribuciones diferenciadas.

Los análisis muestran una alta riqueza de géneros de angiospermas en el sureste del país, que alcanza los valores más altos en la parte central del estado de Chiapas, así como en el Eje Neovolcánico. Las sierras Madre Oriental y Occidental también registran altos valores de riqueza de géneros, aunque menores que el Eje Neovolcánico y Chiapas.

La región del Bajío comprendida entre los estados de Querétaro, Guanajuato y San Luis Potosí, la zona centro-norte del país en general (los estados de Zacatecas, Durango, Chihuahua y Coahuila), así como la norte-occidental (el estado de Sinaloa y la Península de Baja California), son grandes extensiones con valores de riqueza de géneros menores al resto del país. Aunque la metodología de curvas de acumulación (IEC, Colwell y Coddington 1994) se aplica para compensar las diferen-

cias debidas al esfuerzo desigual de recolecta, no podemos descartar enteramente la posibilidad de que algunas de las diferencias en riqueza de géneros que encontramos sigan teniendo su explicación en un esfuerzo de recolecta y estudio que no se ha distribuido homogéneamente en el territorio.

Cuando comparamos estos patrones con los de las opuntias y agaves de México (Golubov *et al.* 2005), las regiones de concentración de riqueza de especies no coinciden. Además, en el estudio de Golubov *et al.* se corrigieron los sesgos de colecta generando mapas de distribución potencial para cada especie. Si bien ambos géneros están ampliamente representados en todo México, la diversidad del género *Agave* se encuentra relacionada con las serranías, con una concentración importante en la Mixteca entre Guerrero y Oaxaca (Tambutti 2002; Golubov *et al.* 2005), mientras que la del género *Opuntia* está relacionada con los desiertos del norte del país; en particular con el Desierto Chihuahuense y la región centro-oeste del país, en los estados de Jalisco, Guerrero y México. Sin embargo, analizando en conjunto la riqueza de especies de los dos géneros, el patrón se parece al que se observa en el nivel de género, ya que las zonas más diversas son el Eje Neovolcánico, los estados de Oaxaca y Jalisco, las sierras Madre Occidental y Oriental, aunque en el caso de las opuntias las regiones de alta riqueza de especies se extienden hacia el sur del Desierto Chihuahuense (Golubov *et al.* 2005).

12.5 PATRONES DEL COMPONENTE β DE LA DIVERSIDAD

12.5.1 Especies de vertebrados terrestres

Representar cartográficamente la diversidad β es un problema más complicado que el de representar la riqueza de especies, porque en general la diversidad β es una medida del recambio de especies entre dos áreas o subdivisiones territoriales. Para calcular β , por lo tanto, es necesario definir una región (la cual debería considerarse desde el punto de vista biogeográfico) y sus subdivisiones. El tamaño en que una región es subdividida por una retícula y la selección de las áreas para estimar β son generalmente arbitrarios, aunque en la definición del tamaño de celda deben considerarse las características particulares del taxón que se estudia. Dado que en este capítulo se analizan varios grupos, decidimos seguir las ideas originalmente propuestas por Prendergast *et al.* (1993) y

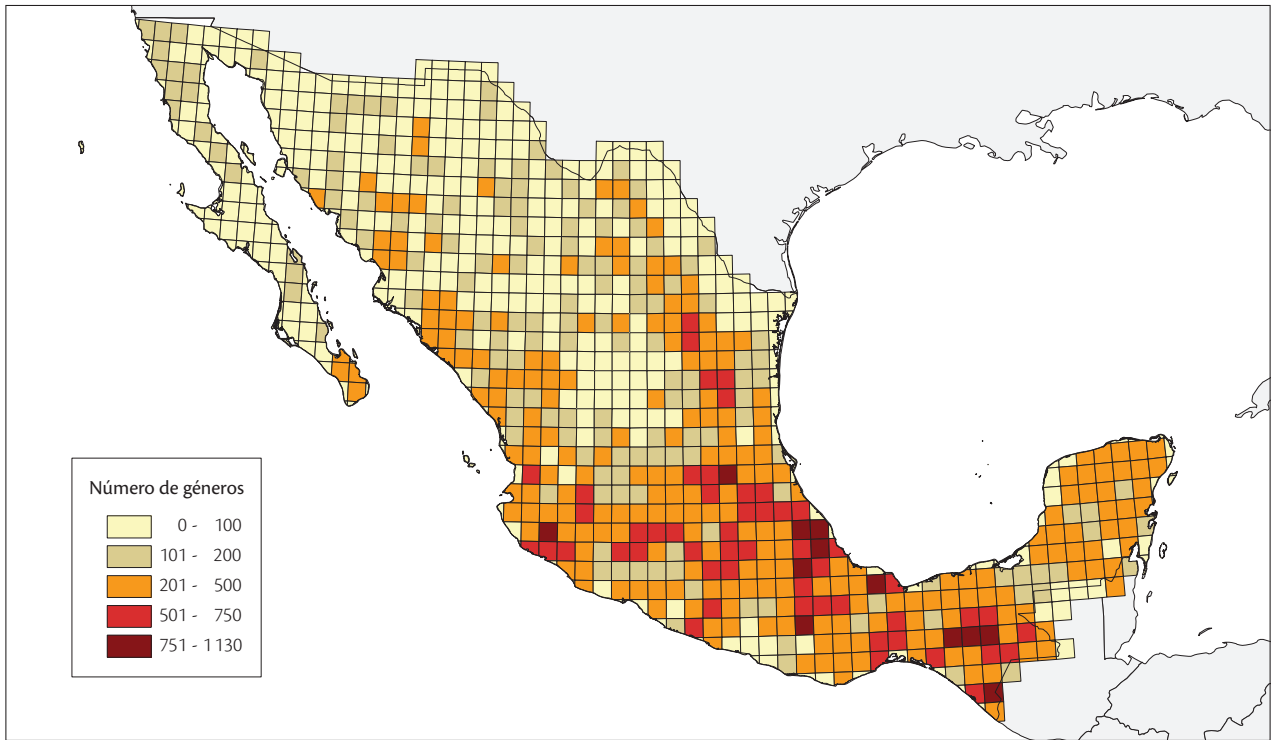


Figura 12.4 Patrones de riqueza de géneros de angiospermas de México en celdas de 0.5 por 0.5°.

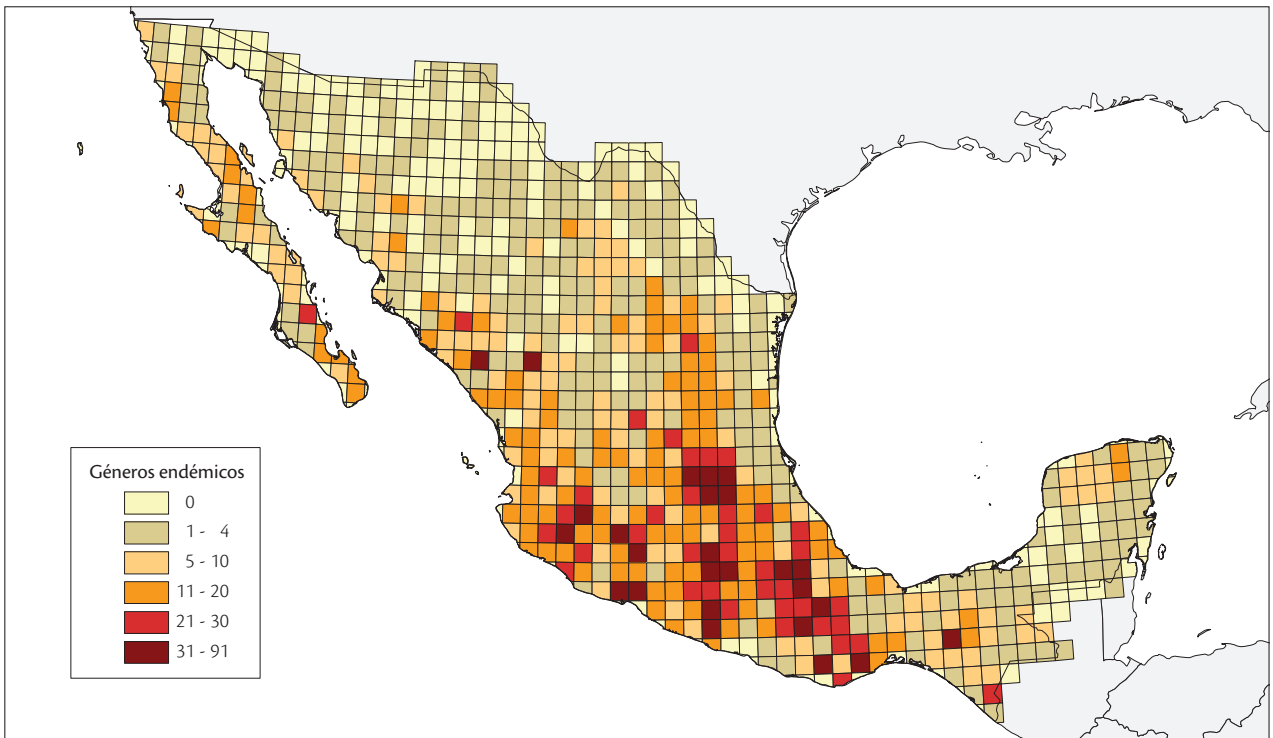


Figura 12.5 Patrones de riqueza estimada mediante ICE (véanse detalles en el texto) de géneros endémicos de angiospermas de México, en celdas de 0.5 por 0.5°.

Arita *et al.* (1997) para representar en cada celda de la retícula una medida de qué tan ampliamente distribuidas están las especies que habitan cada celda β_w ; (que se relaciona inversamente con β_w , Arita *et al.* 2008). Esta medida es simplemente el promedio de la proporción del área de México que ocupan las especies que existen en cada celda, que genera mapas como el de la figura 12.6. Esta relación no considera explícitamente la identidad de las especies presentes en la celda ni la autocorrelación espacial en la distribución de las especies (Murguía 2005b), pero tiene la ventaja de que es fácil de definir y visualizar y no depende de la selección de regiones arbitrarias (Roberts *et al.* 2002; Pimm y Brown 2004).

En la figura 12.6 se observa que el patrón de endemismo-restricción geográfica es similar entre los grupos, que muestra en el norte áreas que en general están ocupadas por especies de distribución amplia, en relación con el sur de México, pero como ocurría con la diversidad α , la distribución geográfica varía en los detalles. Por ejemplo, los reptiles presentan regiones con especies de distribución restringida en la costa del Pacífico y en el noreste de la Península de Yucatán, mientras que en los anfibios es en el noroeste de México. La observación de que la distribución de las agregaciones de especies con áreas de distribución restringida no es coincidente para todos los grupos tiene profundas implicaciones para la conservación, ya que significa que no es factible usar unos grupos para diseñar la conservación de otros (véase el capítulo 18 del volumen II de esta obra).

En la sección 12.4.1 se dijo que las relaciones de riqueza de especies entre grupos sugerían que, en promedio, las aves estarían más ampliamente distribuidas que los mamíferos, y estos que los reptiles y los anfibios, que son los de más alto endemismo (en el sentido de áreas de distribución de menor extensión). En la figura 12.7 se muestran los histogramas de proporción del área de México ocupada por las especies de las diferentes clases de vertebrados. Estos histogramas confirman la predicción derivada de las relaciones entre la riqueza de especies de los distintos grupos. Debe recordarse, sin embargo, que los histogramas de las áreas de distribución son dependientes de la escala de la medida (*i.e.* Stoms 1994; Lennon *et al.* 2001; Rahbeck 2005; Lira-Noriega *et al.* 2007). Por tanto, los resultados aquí presentados son únicamente válidos para la resolución de 0.5°, es decir, los patrones espaciales de diversidad podrían variar con la escala, ya que se sabe que tanto la riqueza de especies como la diversidad β son sensibles a la extensión y la resolución usada para el análisis (Lira-Noriega *et al.* 2007).

Como ya se dijo, la relación entre el número de especies de una celda y el área proporcional promedio de las especies que la habitan se puede presentar en una gráfica, llamada gráfica de diversidad-área de distribución. En la figura 12.8 se presentan estas relaciones. El patrón general observado es la existencia de una consistente, pero no sencilla, relación inversa entre la riqueza de especies de los sitios y de qué tan restringidas espacialmente son las especies que los habitan. En general, mientras mayor riqueza de especies tiene un sitio, más restringidas en su distribución son las especies que lo habitan. Esto se traduce en que la diversidad α y β para los vertebrados de México a escala de 0.5° se correlaciona de manera positiva, es decir, los sitios de mayor β_w tienen la mayor diversidad α , lo que significa que las especies raras (de distribución más restringida) contribuyen más a los patrones de riqueza de especies que las de distribución amplia. Esto ha sido observado en los patrones de aves en regiones con una alta diversidad y heterogeneidad, en el Sur de África, en contraste con los observados en el sureste de Escocia y del Reino Unido (Lennon *et al.* 2004). Sin embargo, el que las especies raras contribuyan proporcionalmente más a los patrones de riqueza de especies, se conecta con la frecuentemente comprobada relación entre riqueza de especies y rareza (véase Blackburn y Gaston 1996; Kerr 1997; Domínguez-Lozano y Schwartz 2005; Lamoreux *et al.* 2006). Las medidas de riqueza de especies y rareza aportan información complementaria sobre la variación de la diversidad biológica (véase Pendergast *et al.* 1993; Williams *et al.* 1996; Arita *et al.* 1997; Kerr 1997; Hughes *et al.* 2002; Jetz *et al.* 2004; Orme *et al.* 2005; Grenyer *et al.* 2006).

Los biomas más ampliamente distribuidos en México, que son las zonas áridas del altiplano, corresponden a las regiones de baja riqueza de especies proporcional y alto promedio de proporción ocupada de México (baja diversidad β). Los biomas que ocupan una menor superficie del territorio son los bosques tropicales de montaña, ricos en especies (alta diversidad β). La zona pico de máxima riqueza de especies y mínima área de distribución promedio corresponde a las montañas del norte de Oaxaca y Chiapas, como se muestra en la figura 12.9a. Si se reduce la diversidad local y se fija el área promedio de distribución, se llega a la región señalada en la figura 12.9b, que corresponde a la península de Yucatán. Los resultados para las aves presentados en la figura 12.9 son parecidos a los correspondientes para los otros grupos taxonómicos, y muestran cómo las asociaciones con dos biomas de proporción similar en el territorio nacional

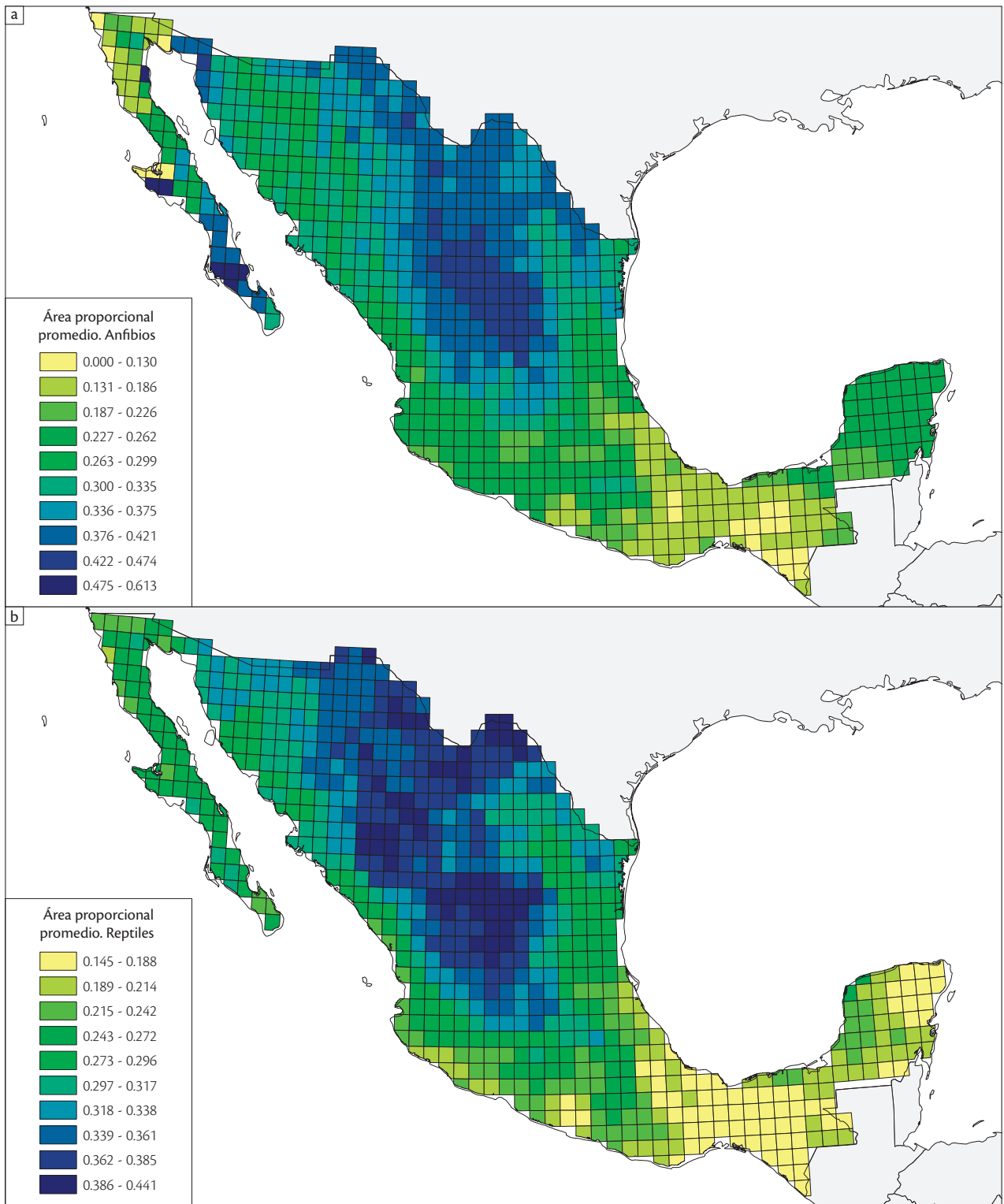


Figura 12.6 [Esta página y la siguiente.] Representación gráfica del promedio de área de distribución (como proporción del total de la superficie continental de México) de las especies que habitan cada celda de 0.5° del territorio mexicano. **(a)** Anfibios. **(b)** Reptiles. **(c)** Aves. **(d)** Mamíferos. Nota: Los tonos claros representan zonas ocupadas en promedio por especies de distribución restringida. El color azul oscuro representa regiones habitadas por especies de amplia distribución.⁶

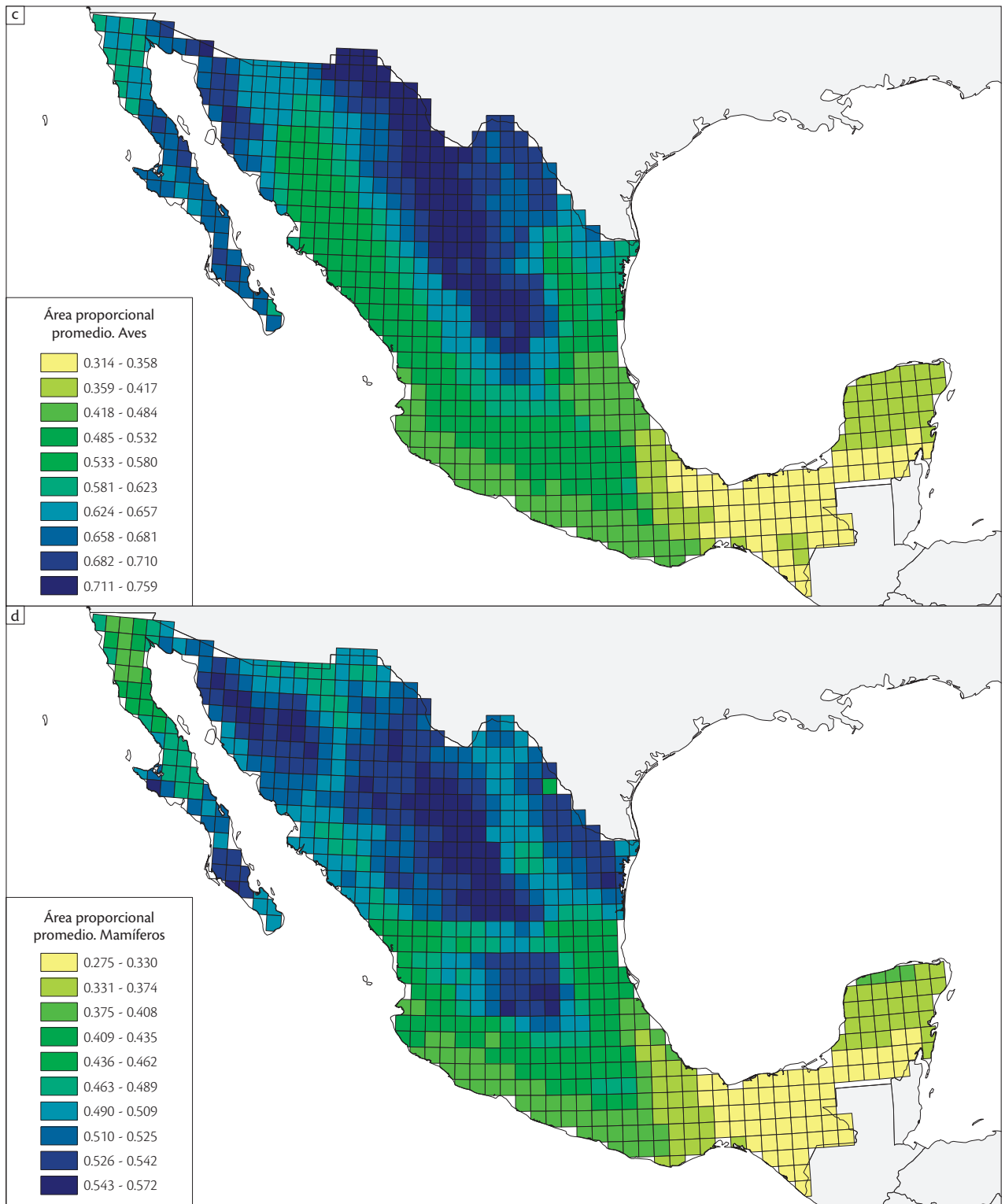


Figura 12.6 [concluye].

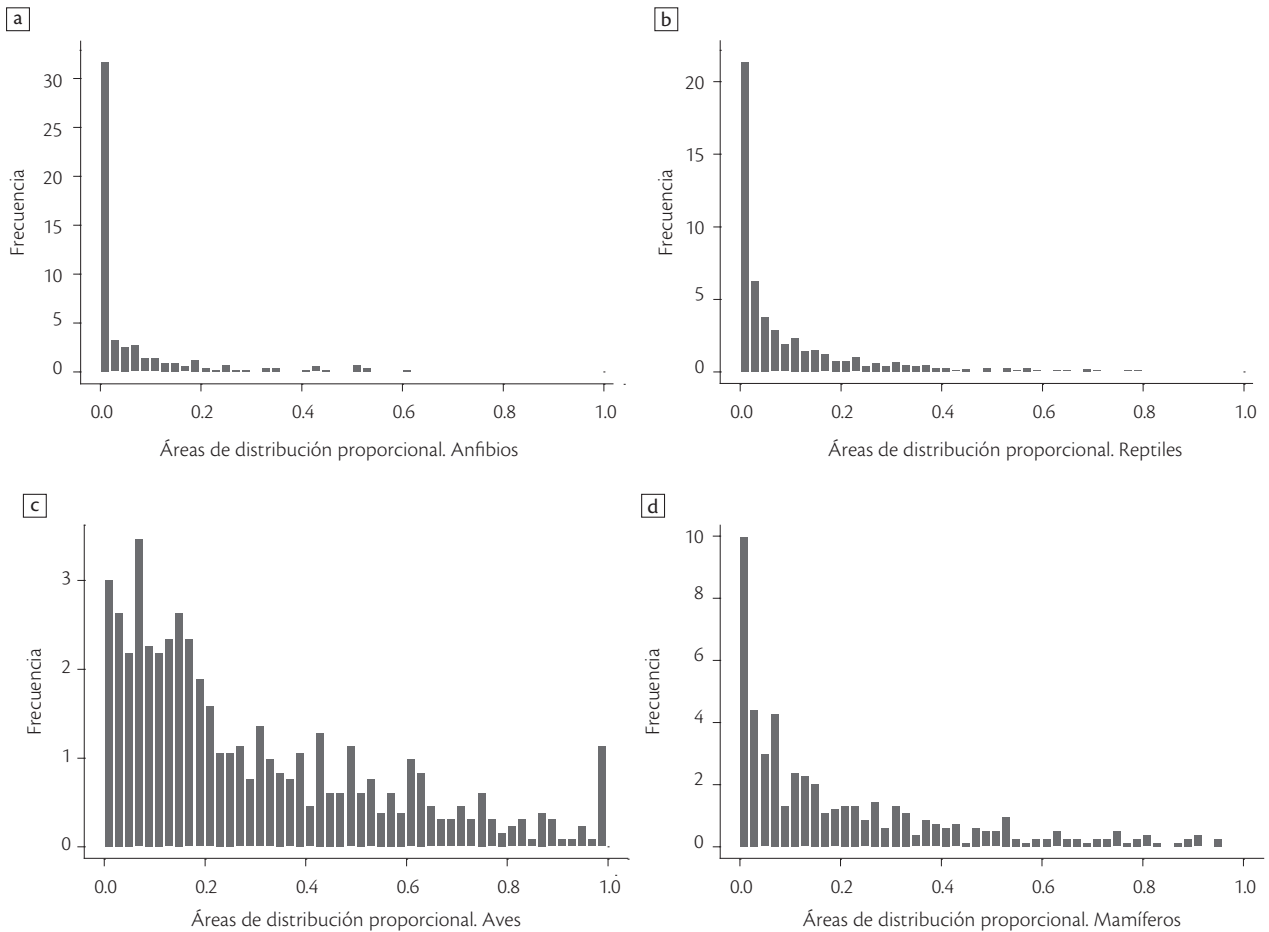


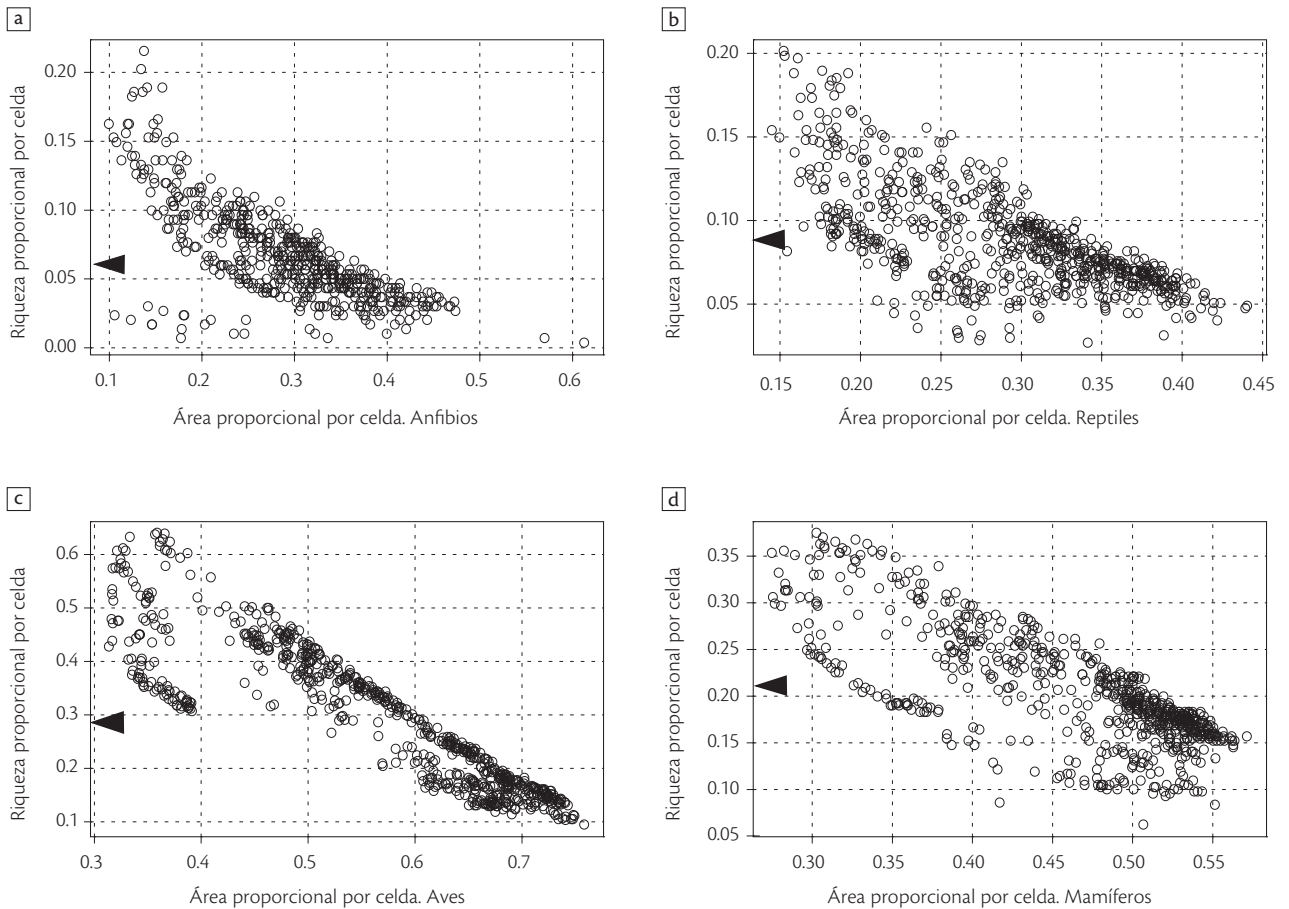
Figura 12.7 Distribución del área proporcional ocupada por las especies de los diferentes grupos.

(Yucatán y zonas montañosas tropicales del sureste), tienen proporciones de fauna muy diferentes.

Como se dijo al principio, β_w es simplemente el factor que relaciona el promedio de la diversidad α con la diversidad γ . A resolución de 0.5° , el factor β para las aves, mamíferos, reptiles y anfibios a escala nacional es, respectivamente, de 3.41, 4.95, 11.49 y 17.86 (por ejemplo, el total de especies de aves en México es 3.41 veces mayor que el promedio de especies en las celdas de 0.5° ; y el total de especies de anfibios en México es 17.86 veces mayor que el promedio de especies en las mismas celdas). Aunque el valor de β_w estimado de esta manera no tiene límites máximos de escalamiento y depende del número total de especies consideradas (Koleff *et al.* 2003b), su significado es inmediato y muestra que los anfibios de México presentan un grado de endemismo-rareza geográfica muy superior a los otros grupos, seguidos de los reptiles y luego de los mamíferos y las aves.

Al analizar los patrones de diversidad, el alto valor de β tiene implicaciones importantes. Un factor β alto significa que el total del territorio tiene muchas más especies que la subregión promedio (Arita y León-Paniagua 1993), lo que a su vez implica que muy pocas celdas pueden contener proporciones altas de especies. Es decir que, como ya se mencionó (Fig. 12.7), las áreas de distribución de los anfibios y reptiles son más restringidas que las de mamíferos y aves, lo que indica que los reptiles y los anfibios tienen asociaciones más “estrictas” con los biomas de México, lo cual es importante para entender mejor cómo se estructuran los paisajes y comunidades e implica retos especiales para su conservación.

De la figura 12.9 podemos concluir que el área *per se* no tiene mayor influencia sobre la riqueza de especies, pero sí los gradientes ambientales resultado de la compleja orografía del territorio. Dichos gradientes ambientales pronunciados que ocurren en las zonas montañosas



Figuras 12.8 Gráficas de “diversidad-área de distribución” para los cuatro grupos de vertebrados terrestres analizados.

Nota: las escalas son diferentes. El triángulo negro en cada gráfica señala la riqueza fraccional promedio que, como se demuestra en Arita *et al.* 2008, es el inverso del valor de β_w .

tropicales son los principales determinantes de la mayor diversidad encontrada en dichas regiones, como apuntó Janzen (1967) al examinar cómo la variación latitudinal y climática podrían moldear la evolución de las tolerancias fisiológicas y, en consecuencia, determinar la resistencia topográfica a la dispersión, y por medio de ella influir en su rango de distribución geográfica. De esta forma, las montañas se han considerado barreras fisiográficas, dado el cambio abrupto de condiciones climáticas entre los valles de baja altitud y las zonas de mayor altitud.

Una tarea pendiente es la de obtener correlaciones entre factores fisiográficos o climatológicos con las medidas del área de distribución promedio de las especies de cada cuadro. Este ejercicio sin duda arrojará información valiosa para entender mejor las causas de la distribución espacial de las especies de vertebrados terrestres de México.

12.5.2 Géneros de angiospermas

En la figura 12.10 se muestra una gráfica que relaciona la proporción de géneros de angiospermas nativos de México respecto a la extensión de sus áreas de distribución (en porcentaje de ocupación del país). El primer punto de la gráfica muestra que más de 50% de los géneros de angiospermas tienen un área de distribución menor o igual a 5% de la superficie del territorio nacional. En sentido estricto, esta área de distribución es menor a 5%, pues las áreas de distribución se calcularon con base en una retícula con celdas de 0.5°, por lo que no necesariamente el género se distribuye en toda la superficie de cada cuadro en donde se ha recolectado. Como ya se ha anotado (Soberón *et al.* 2005), la diversidad β_w es el recíproco del área de distribución de las especies dentro de una región dada. En este caso, aunque el análisis se hizo para géne-

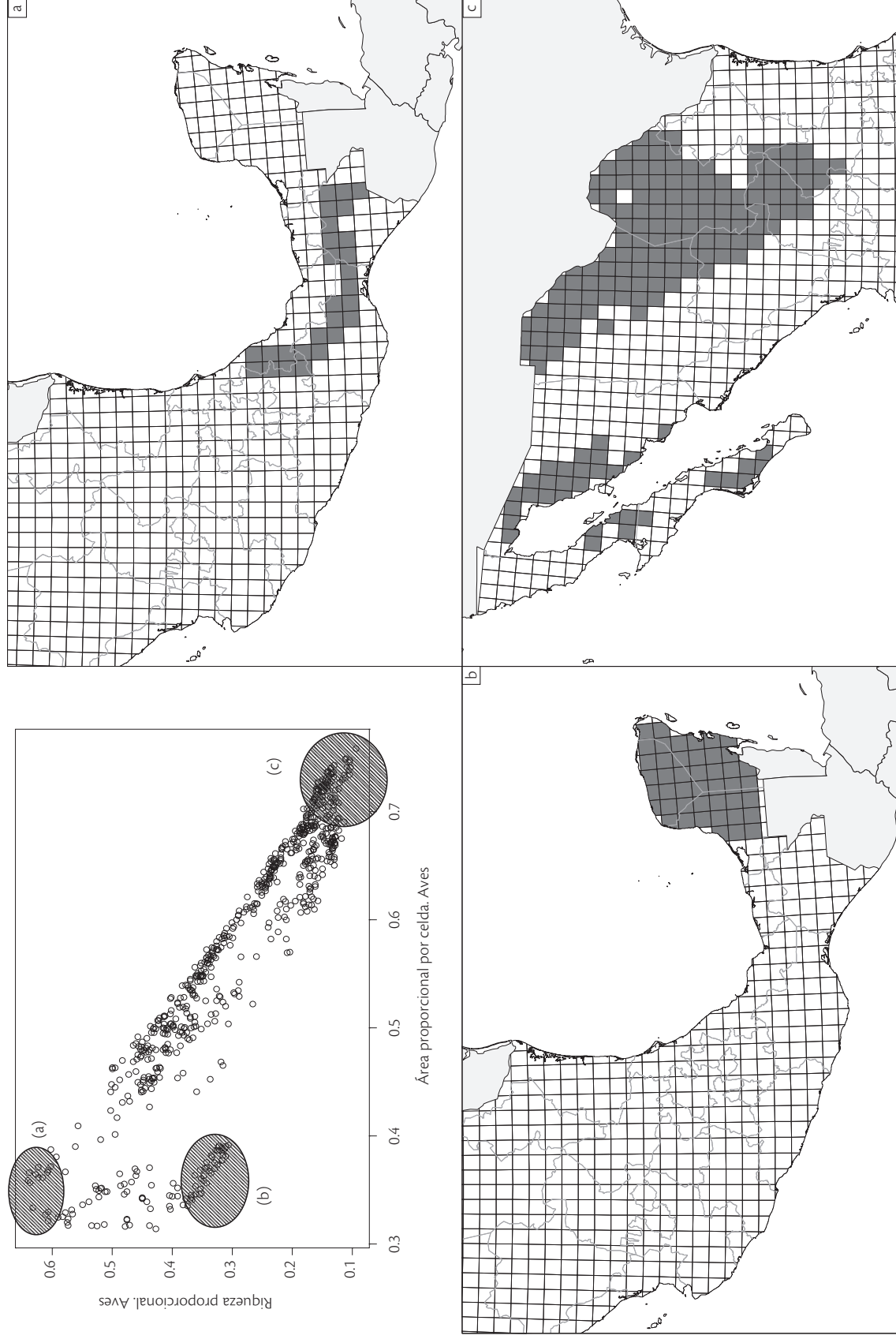


Figura 12.9 Diferentes partes de la gráfica “diversidad-área de distribución” para aves, con su región geográfica correspondiente. Las regiones **(a)** y **(b)** tienen valores similares (bajos) de promedio del área de distribución y valores contrastantes de número de especies. La región **(c)** corresponde a celdas con el mínimo número de especies, en promedio, con la máxima área de ocupación en el territorio.

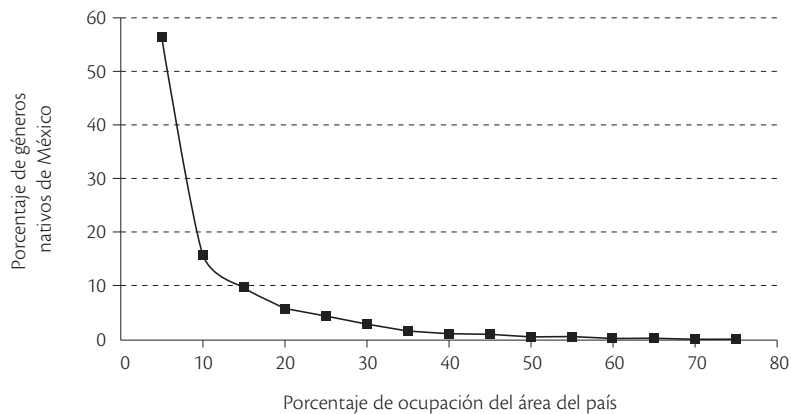


Figura 12.10 Relación entre la proporción de géneros de angiospermas nativos de México y la extensión de sus áreas de distribución (en porcentaje de ocupación del país).

ros, sucede también que los taxones con áreas de distribución pequeñas dentro del área de estudio son indicadores de altos valores de diversidad β_w .

Considerando lo anterior, a pesar de que la región centro registra, a un escala de celdas de 0.5° , una riqueza de géneros local relativamente baja, en la altiplanicie mexicana habitan 1 165 géneros de plantas (Villaseñor 2004); este número elevado se explica por la reducida área de distribución de muchos géneros (alta diversidad β_w).

Whittaker (1972) hizo notar que considerando los procesos evolutivos, la diversidad β para muchos grupos debería ser mayor en las zonas tropicales que en las regiones templadas. Esta predicción confirma la curva de riqueza de especies observada para varios grupos que se han estudiado en el continente americano, cuyos valores de riqueza de especies más altos se presentan alrededor del Ecuador, es decir, se observa el patrón latitudinal de la riqueza de especies. No obstante, diferentes estudios sobre la diversidad β han reportado a escala continental una curva con dos picos, con valores de alta diversidad β en latitudes alrededor de los trópicos de Cáncer y de Capricornio, que en México coincide más o menos con los límites biogeográficos de las regiones Neártica y Neotropical (Willing y Gannon 1997; Koleff *et al.* 2003a).

El patrón de los géneros endémicos mostrado en la figura 12.5 es congruente con la propuesta de que el componente β permite identificar la zona de transición entre componentes neárticos y neotropicales, que están acompañados de eventos vicariantes producidos por la aparición de las sierras Madre y el Eje Neovolcánico. En los estudios de Ramamoorthy *et al.* (1993), Lobo y Halffter (2000), Halffter (2003) y Morrone (2005) se ha argumen-

tado que en la zona transicional (sierras Madre Oriental y Occidental, Eje Neovolcánico, Cuenca del Balsas y Sierra Madre del Sur), se superponen elementos neárticos y neotropicales producto de diferentes expansiones biogeográficas, en donde no solo resulta interesante la “mezcla” biótica de esta zona de transición, sino también la evolución *in situ* de numerosos taxones endémicos.

Al comparar estos resultados con los estudios en el nivel de especies de *Opuntia* y *Agave* realizados por Golubov *et al.* (2005), se desprende que estos autores encontraron una relación inversa entre las diversidades α y β , ya que mientras se observa una alta riqueza de especies de *Opuntia* en el Desierto Chihuahuense, en esta zona se encontró una diversidad β baja, resultando la zona de mayor importancia la parte alta del Golfo de California, que tiene un alto grado de endemismos. También observaron valores bajos en la diversidad α y β en la zona sureste y bajo Golfo de México.

12.6 LOS PATRONES ESPACIALES DE DIVERSIDAD Y SUS IMPLICACIONES

En lo que se refiere a la diversidad α , este capítulo resume en gran medida los resultados conocidos, esto es, que la mayor riqueza de especies de muchos taxones se presenta en el sureste de México o en los desiertos del noroeste (como se indica en los apartados 12.4.2 y 12.5.1; véase también Ramamoorthy *et al.* 1993) y que para las plantas existen concentraciones de endemismos en el Eje Neovolcánico, aunque se enmascara el alto grado de endemismos en el nivel de especies de las zonas áridas (Rzedowski 1991).

No obstante, los patrones varían con la escala de resolución que se utiliza (véase el recuadro 12.2).

Los resultados muestran que la distribución espacial de la riqueza de especies, a 0.5° de resolución (Fig. 12.1), a grandes rasgos es similar pero no idéntica para los grupos examinados (Rodríguez *et al.* 2005). Eso implica que ningún grupo por sí solo puede servir para identificar los sitios de mayor biodiversidad a resoluciones de celdas individuales; sin embargo, en los agregados de celdas sí existen buenas correlaciones (Prendergast *et al.* 1993; Moritz *et al.* 2001). El segundo resultado importante es que el elevado valor de β para reptiles y anfibios implica que por sí sola ninguna región razonablemente pequeña del territorio contiene una proporción alta de las especies de México. En contraste, hay celdas de 0.5° que contienen hasta 60% de las especies de aves de México. Aparentemente, en México se puede aplicar la idea de *hotspots* (Mittermeier *et al.* 1998) más fácilmente para aves que para otros grupos. Sin embargo, incluso para estas, la conectividad entre distintos hábitats, la funcio-

nalidad de ecosistemas a escalas grandes (Kareiva y Marvier 2003) y los movimientos migratorios de muchas especies implican que una estrategia de conservación simple, basada solamente en *hotspots*, no es suficiente, ni siquiera para las aves de México, y mucho menos para los grupos altamente β -diversos.

La figura 12.11 muestra la relación entre la riqueza de especies proporcional y el área promedio de distribución, donde la posición en que se ubica cada grupo está determinada por el componente β . Las líneas curvas representan los límites matemáticos de la relación (Arita *et al.* 2008). Esto es, por arriba de las curvas es matemáticamente imposible que existan combinaciones observadas de riqueza de especies y de área promedio de distribución. Los grupos β -diversos (como los anfibios y reptiles) presentan una curva sesgada hacia la izquierda, de forma plana, de manera que no hay zonas con una alta riqueza de especies proporcional habitadas por especies de distribución amplia. Por el contrario, las aves tienen una menor diversidad β , con curvas sesgadas a la derecha,

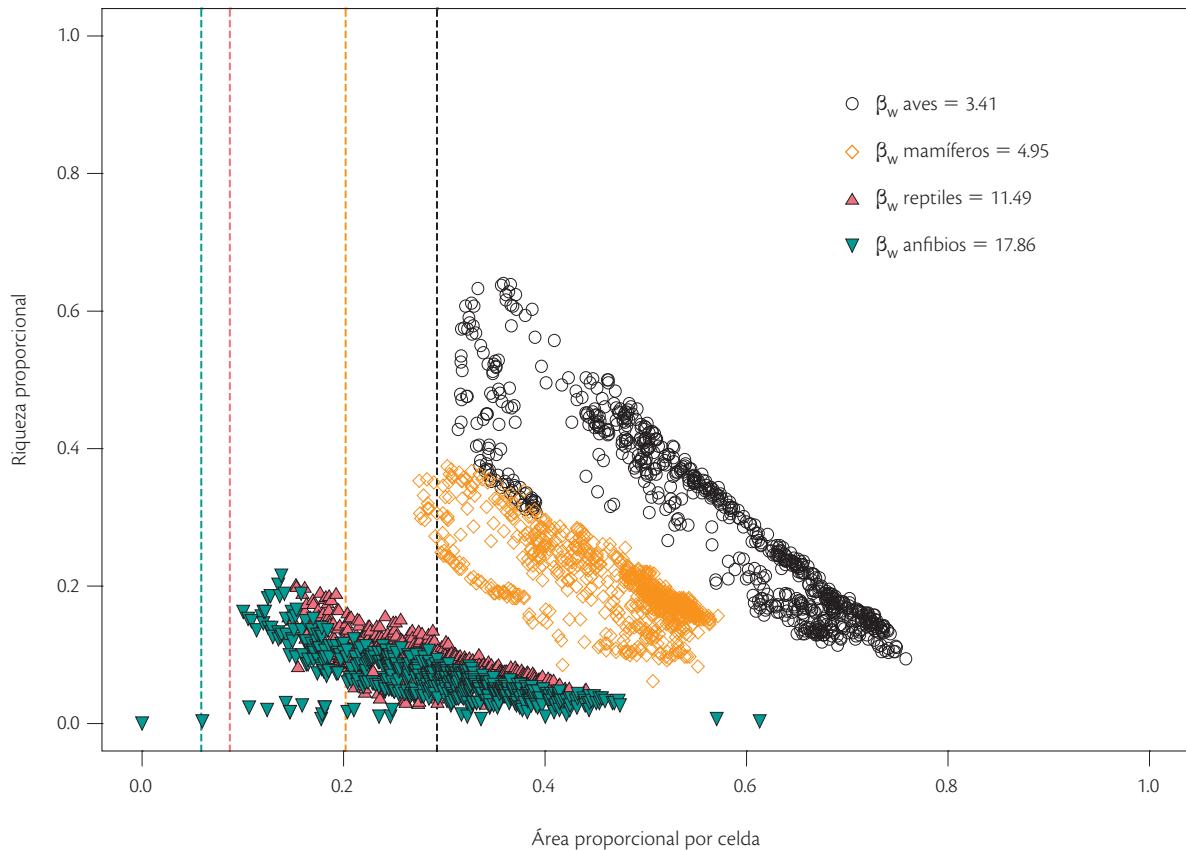


Figura 12.11 Superposición de las gráficas “diversidad-área de distribución” para los vertebrados terrestres, incluyendo las regiones.

con la posibilidad de encontrar muchos sitios de alta riqueza de especies, porque las aves tienden a tener distribuciones más amplias; es decir, hay más superposición en sus áreas de distribución y menor recambio en la composición de sus especies.

En el caso de las plantas, esta primera aproximación a nivel genérico ha revelado algunos patrones generales de gran importancia. Por ejemplo, existen zonas con concentraciones de hasta 1 120 géneros, lo que implica, sobre la base de la relación del número de géneros con el número de especies registradas a la fecha (Soberón *et al.* 2007), que las especies presentes son al menos 5 500. Pocas regiones en el mundo y pocos países ostentan tales grados de endemismo en el nivel de género, por lo que a pesar de que los patrones de las plantas deberán reevaluarse en el nivel de especies en un análisis que considere las áreas de distribución de las especies para las diversas familias de plantas, esta visión general debe considerarse en la identificación de las áreas de importancia para la conservación. Sin duda, en los análisis posteriores que consideren las áreas de distribución de las especies se observarán variantes en los patrones reportados en el nivel de género, como lo demuestran los análisis de Golubov *et al.* (2005) y los diversos estudios regionales ya mencionados.

Conocer el componente β en los patrones de diversidad es de suma importancia, por las implicaciones que tiene para la conservación de una proporción representativa de las especies y, más aún, porque las especies de distribución restringida usualmente son las de mayor prioridad. Por ejemplo, en el caso de los grupos α -diversos, como las aves, y en regiones que pueden considerarse *hotspots*, las reservas de la biosfera pueden ser una opción de manejo adecuada dado que suelen comprender áreas extensas con una zonificación de uso de suelo bien establecida (Halffter 1984; 1988). Al ser México pionero internacionalmente en el establecimiento de este tipo de reservas (Halffter 1987), bien puede ser el momento de evaluar con seriedad su papel real en la conservación. Por otro lado, para grupos β -diversos como los anfibios y reptiles, y en regiones de alta heterogeneidad como el Eje Neovolcánico, sería más adecuado pensar en estrategias como la implementación legal y la práctica de nuevos modelos de conservación, como las reservas archipiélago (Halffter 2005) o una decidida apuesta por el manejo sustentable y de bajo impacto de zonas fuera de las áreas protegidas.

Sin duda, los patrones de distribución de la biodiversidad descritos proporcionan información valiosa, y una línea a futuro es corroborar cómo se correlacionan con

las variables climáticas y energéticas (por ejemplo, como los estudios de Hawkins *et al.* 2003), que han documentado claras asociaciones del número de especies con variables relacionadas con la cantidad de energía y agua disponible.

NOTAS

- 1 La localidad se ha definido como la escala espacial a la cual un organismo desarrolla su ciclo de vida completo; sin embargo, al hablar de conjuntos de especies se ha considerado la escala en la que interaccionan los organismos de una misma población, lo cual no resulta trivial de definir en un espacio geográfico.
- 2 Usamos el subíndice “w” para distinguir otros conceptos de β a los que nos referimos de manera general, que no hacen referencia solo a la relación de la riqueza de especies entre dos áreas, como propuso originalmente Whittaker (1960; véase Koleff 2005).
- 3 La relación de qué tan pequeña debe ser el área para determinar α respecto a γ , usualmente es arbitraria.
- 4 Aquí no hemos considerado los estudios que utilizan medidas de similitud/disimilitud, aunque estas se han usado como medidas de diversidad β ya que no hacen mención a este aspecto o al estudio de patrones de diversidad.
- 5 Idealmente se debería estudiar la región biogeográfica; en el caso de México sería el continente, ya que está ubicado en la zona de confluencia de las regiones Neártica y Neotropical. No obstante, el estudio, considerando como dominio una región geopolítica, es decir, el territorio continental de México, nos parece de gran relevancia para los fines de esta obra.
- 6 Pueden ser también especies con amplia distribución en el mundo o la región biogeográfica que alcanzan su límite de distribución en territorio mexicano y, por lo tanto, ocupan solo una pequeña proporción de la superficie continental.

REFERENCIAS

- AOU. 1998. *Checklist of North American birds*, American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- Arhennius, O. 1921. Species and area. *Journal of Ecology* 9:95-99.
- Arita, H.T. 1993. Riqueza de especies de la mastofauna de México, en R.A. Medellín y G. Ceballos (eds.), *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C., México, pp. 109-128.

- Arita, H.T. 1997. The non-volant mammal fauna of Mexico: Species richness in a megadiverse country. *Biodiversity Conservation* **6**: 787-795.
- Arita, H.T. 2001. *Patrones geográficos de diversidad de los mamíferos terrestres de América del Norte*. Proyecto Q068 Bases de datos SNIB-CONABIO. Instituto de Ecología, UNAM.
- Arita, H.T. 2007. *Patrones geográficos de diversidad de los mamíferos terrestres de América del Norte*. Base de datos SNIB-REMIB, en <<http://www.conabio.gob.mx/informacion/mamiferos/doctos/presentacion.html>> (consultada en enero de 2007).
- Arita, H.T., y L. León-Paniagua. 1993. Diversidad de mamíferos terrestres. *Ciencias* **7**: 13-22.
- Arita, H.T., y G. Ceballos. 1997. *Escalas y la diversidad de mamíferos de México*. Proyecto P075 Bases de datos SNIB-CONABIO. Instituto de Ecología, UNAM.
- Arita, H.T., F. Figueroa, A. Frisch, P. Rodríguez y K.S.D. Prado. 1997. Geographical range size and the conservation of Mexican mammals. *Conservation Biology* **11**: 92-100.
- Arita, H.T., y F. Figueroa. 1999. Geographic patterns of body-mass diversity of Mexican mammals. *Oikos* **85**: 310-319.
- Arita, H.T., y P. Rodríguez. 2002. Geographic range, turnover rate, and the scaling of species diversity. *Ecography* **25**: 541-553.
- Arita, H.T., A. Christen, P. Rodríguez y J. Soberón. 2008. Species diversity and distribution in presence-absence matrices: Mathematical relationships and biological implications. *American Naturalist* **172**: 519-532.
- Atmar, W., y B.D. Patterson. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia* **96**: 373-382.
- Atmar, W., y B.D. Patterson. 1995. *The nestedness temperature calculator: A visual basic program, including 294 presence-absence matrices*. AICS Research Incorporate, University Park, NM-The Field Museum, Chicago. <<http://aics-research.com/nestedness/tempcalc.html>>.
- Azovski, A.I. 2002. Size-dependent species area relationships in benthos. Is the world more diverse for microbes? *Ecography* **25**: 273-282.
- Balvanera, P. 1999. *Diversidad beta, heterogeneidad ambiental y relaciones espaciales en una selva baja caducifolia*. Tesis de doctorado, UNAM.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1990. *Ecology: Individuals, populations, and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Blackburn, T.M., y K.J. Gaston. 1996. The distribution of bird species in the New World: Patterns in species turnover. *Oikos* **77**: 146-152.
- Brown, J. 1995. *Macroecology*. Chicago University Press, Chicago.
- Ceballos, G., y D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals, en M. Mares y D.J. Schmidly (eds.), *Latin American mammalogy: History, diversity and conservation*. University of Oklahoma Press, Norman, pp. 167-198.
- Ceballos, G., y P. Rodríguez. 1993. Diversidad y conservación de los mamíferos de México, II: Patrones de endemidad, en R.A. Medellín y G. Ceballos (eds.), *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C., México, pp. 87-108.
- Ceballos, G., R.A. Medellín y P. Rodríguez. 1998. Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: Mammalian diversity, endemism and endangerment. *Ecological Applications* **8**: 8-17.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales, R. Medellín, L. Medrano-González y G. Oliva. 2005. Diversidad y conservación de los mamíferos de México, en G. Ceballos y G. Oliva (coords.), *Los mamíferos silvestres de México*. CONABIO-Fondo de Cultura Económica, México, pp. 21-66.
- Ceballos, G., y G. Oliva (coords.). 2005. *Los mamíferos silvestres de México*. CONABIO-Fondo de Cultura Económica, México.
- Colwell, R.K., y J.A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions Royal Society London B* **335**: 101-118.
- Contreras-Balderas, S. (Remitido a revisión). Checklist of the continental fishes of Mexico.
- Cornell, H.V., y J.H. Lawton. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* **61**: 1-12.
- Darwall, W.R.T. 2005. Identifying important sites for conservation of freshwater biodiversity: Extending the species-based approach. *Fisheries Management and Ecology* **12**: 287-293.
- Dávila, P., M.C. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J.L. Villaseñor, A. Casas et al. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán valley, Mexico. *Biodiversity and Conservation* **11**: 421-442.
- Dickson, H., y R. Moore. 1998. *Fishes of the Gulf of Mexico. Texas, Louisiana, and adjacent waters*. Texas A&M University Press, College Station.
- Domínguez-Lozano, F., y M.W. Schwartz. 2005. Patterns of rarity and taxonomic group plant in plants. *Biological Conservation* **126**: 146-154.
- Escalante, P., A.G. Navarro y A.T. Peterson. 1993. A geographic, historical and ecological analysis of land bird diversity in Mexico, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J.F. (eds.), *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution*. Oxford University Press, Nueva York, pp. 281-307.
- Escalante, T., D. Espinosa y J.J. Morrone. 2002. Patrones de distribución geográfica de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie) **87**: 47-65.
- Escobar, F. 2005. *Diversidad, distribución y uso de hábitat de los escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeidae:*

- Scarabaeinae*) en montañas de la Región Neotropical. Tesis de doctorado, Instituto de Ecología, A.C, Xalapa.
- Fa, J.E., y L.M. Morales. 1993. Patterns of mammalian diversity in Mexico, en T.P. Ramamoorthy, A. Bye, A. Lot y J.E. Fa (eds.), *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution*. Oxford University Press, Nueva York, pp. 319-361.
- Faivovich, J., C.F.B. Haddad, P.C.A. García, D.R. Frost, J.A. Campbell, W.C. Humphries, C.J.R.I. van Wright y P.H. Williams. 1991. Biodiversity reserves: Setting new priorities for the conservation of wildlife. *Parks* 2: 34-38.
- Favila, M.E. 2005. Diversidad alfa y beta de los escarabajos del estiércol (*Scarabaeinae*) en Los Tuxtlas, México, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 209-219.
- Findley, L.T., M.E. Hendricks, R.C. Brusca, A.M. van der Heiden y P.A. Hastings. 1996. Preliminary ichthyofaunal analysis from a macrofaunal database on the Gulf of California, Mexico, en *Abstracts, 75th Annual Meeting*, American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Nueva Orleans, p. 138.
- Finlay, B.J. 2002. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science* 296: 1061-1063.
- Flores-Villela, O. 1991. *Análisis de la distribución de la herpetofauna de México*. Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Flores-Villela, O. 1993a. Herpetofauna mexicana. *Special Publications, Carnegie Museum of Natural History* 17: 1-73.
- Flores-Villela, O. 1993b. Herpetofauna of Mexico: Distribution and endemism, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Biological diversity of Mexico: Origins and distributions*. Oxford University Press, Nueva York, pp. 253-280.
- Flores-Villela, O. 2008. Áreas potenciales de distribución y GAP análisis de la herpetofauna de México. Proyecto DS009. Base de datos SNIB-CONABIO. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Flores-Villela, O., y P. Gerez. 1988. *Conservación en México: síntesis sobre vertebrados terrestres, vegetación y uso del suelo*. Inireb-Conservation International, México.
- Flores-Villela, O., y P. Gerez. 1994. *Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo*. CONABIO-UNAM, México.
- Flores-Villela, O., y L. Canseco-Márquez. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie) 20: 115-144.
- Flores-Villela, O., L. Ochoa-Ochoa y C.E. Moreno. 2005. Variación latitudinal y longitudinal de la riqueza de especies y la diversidad beta de la herpetofauna mexicana, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 143-152.
- Froese, R. 2000. Biodiversity: Concepts, data, and preliminary results, en <<http://www.earthscope.org/r1/fr02/>> (consultada en septiembre de 2007).
- Froese, R., y D. Pauly (ed.). 2008. *FishBase*, en <www.fishbase.org>, version (02/2008).
- Frost, D.R., et al. 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 297: 1-370.
- García-Trejo, E., y A.G. Navarro-Sigüenza. 2004. Patrones biogeográficos de la riqueza de especies y el endemismo de la avifauna en el oeste de México. *Acta Zoológica Mexicana* 20: 167-185.
- Gaston, K.J. 1996. Species richness: Measure and measurement, en K.J. Gaston (ed.), *Biodiversity. A biology of numbers and differences*. Blackwell Science, Oxford, pp. 77-113.
- Gaston, K.J., y T.M. Blackburn. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Gilbert, C.R., 1976. Composition and derivation of the North American fish fauna. *Florida Scientist* 39: 104-111.
- Golubov, J., M.C. Mandujano y F. Mandujano. 2005. Diversidad alfa y beta en *Opuntia* y *Agave*, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 221-230.
- Gómez de Silva, H. 2005. Límites inferiores de la diversidad alfa de aves en México y contribuciones al estudio de comunidades con baja diversidad, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 97-108.
- González-García, F., y H. Gómez de Silva. 2003. Especies endémicas: riqueza, patrones de distribución y retos para su conservación, en H. Gómez de Silva y A. Oliveras de Ita (eds.), *Conservación de aves. Experiencias en México*. CONABIO-Cipamex, México, pp. 24-85.
- Gotelli, N.J., y R.K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391.
- Grenyer, R., C.D.L. Orme, S.F. Jackson, G.H. Thomas, R.G. Davies et al. 2006. The global distribution and conservation of rare and threatened vertebrates. *Nature* 444: 93-96.
- Halffter, G. 1984. Biosphere reserves: The conservation of nature for man, en *Conservation, science, and society*, vol. II. UNESCO-UNEP, p. 45.
- Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* 32: 95-114.
- Halffter, G. 1988. El concepto de reserva de la biosfera, en P. Reyes-Castillo (ed.), *El futuro del hombre en la naturaleza:*

- ensayos sobre reservas de la biosfera*. Publicaciones del Instituto de Ecología, México, pp. 79-111.
- Halffter, G. 2003. Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central, en J.J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Facultad de Ciencias, UNAM, México, pp. 87-97.
- Halffter, G. 2005. Towards a culture of biodiversity conservation. *Acta Zoológica Mexicana* **21**: 133-153.
- Halffter, G., y C.E. Moreno. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 5-18.
- Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.). 2005. *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.
- Hall, E.R. 1981. *The mammals of North America*. 2 vols. John Wiley, Nueva York.
- Harte, J., y A.P. Kinzing. 1997. On the implications of species-area relationships for endemisms, spatial turnover and food-web patterns. *Oikos* **80**:417-427.
- Hawkins, B.A., E. Porter y J.A.F. Diniz-Filho. 2003. Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds. *Ecology Letters* **84**:1608-1623.
- Hernández, H.M., y R.T. Bárcenas. 1995. Endangered cacti in the Chihuahua Desert. I: Distribution patterns. *Conservation Biology* **9**:1176-1188.
- Hernández, H.M., y R.T. Bárcenas. 1996. Endangered cacti in the Chihuahua Desert. II: Biogeography and Conservation. *Conservation Biology* **10**:1200-1209.
- Horner-Devine, M.C., M. Lage, J.B. Hughes y B. Bohannan. 2004. Taxa-area relationship for bacteria. *Nature* **432**: 750-753.
- Howell, S.N.G., y S. Weeb, 1995. A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford University Press. Oxford.
- Hughes, T.P., D.R. Bellwood y S. Connolly. 2002. Biodiversity hotspots, centres of endemism, and the conservation of coral reefs. *Ecology Letters* **5**:775-784.
- Hydro-1K. En <<http://edcdaac.usgs.gov/gtopo30/hydro/index.asp>>.
- Illoldi-Rangel, P., V. Sánchez-Cordero y A.T. Peterson. 2004. Predicting distributions of Mexican mammals using ecological niche modeling. *Journal of Mammalogy* **85**: 658-662.
- Janzen, D.H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *American Naturalist* **101**:233-249.
- Jetz, W., y C. Rahbek. 2002. Geographic range size and determinants of avian species richness. *Science* **297**: 1548-1551.
- Jetz, W., C. Rahbek y R.K. Colwell. 2004. The coincidence of rarity and richness and the potential historical signature of centers of endemism. *Ecology Letters* **7**: 1180-1191.
- Kareiva, P., y M. Marvier. 2003. Recent calls to direct conservation funding to the world's biodiversity hotspots may be bad investment advice. *American Scientist* **91**:344-351.
- Kerr, J.T. 1997. Species richness, endemism, and the choice of areas for conservation. *Conservation Biology* **11**: 1094-1100.
- Koleff, P. 2002. *Spatial species turnover: Patterns, determinants, and implications*. Tesis de doctorado, University of Sheffield, R.U.
- Koleff, P. 2005. Conceptos y medidas de la diversidad beta, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 19-40.
- Koleff, P., y K.J. Gaston. 2001. Latitudinal gradients in diversity: Real patterns and random models. *Ecography* **24**: 341-351.
- Koleff, P., K.J. Gaston y J.J. Lennon. 2003a. Are there latitudinal gradients in species turnover? *Global Ecology and Biogeography* **12**:483-498.
- Koleff, P., K.J. Gaston y J.J. Lennon. 2003b. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* **72**:367-382.
- Krebs, C.J. 1978. *The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper and Row, Nueva York.
- Lamoreux, J.F., J.C. Morrison, T.H. Ricketts, D.M. Olson, E. Dinerstein *et al.* 2006. Global tests of biodiversity concordance and the importance of endemism. *Nature* **440**:212-214.
- Lennon, J.J., P. Koleff, J.J.D. Greenwood y K.J. Gaston. 2001. The geographical structure of British bird distributions: Diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology* **70**:966-979.
- Lennon, J.J., P. Koleff, J.J.D. Greenwood y K.J. Gaston. 2004. Contribution of rarity and commonness to patterns of species richness. *Ecology Letters* **7**:81-87.
- Lira-Noriega, A. 2006. *Diversidad beta de las aves de México*. Tesis de maestría, Instituto de Ecología, UNAM, México.
- Lira-Noriega, A., J. Soberón, A.G. Navarro-Sigüenza, A.T. Peterson y Y. Nakazawa. 2007. Scale-dependency of diversity components estimated from primary biodiversity data and distribution maps. *Diversity and Distributions* **13**:185-195.
- Lobo, J., y G. Halffter. 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): A comparative study. *Annals of the Entomological Society of America* **93**:115-126.
- Loreau, M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity. *Ecology Letters* **3**:73-76.

- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, Londres.
- McEachran, J., y J.D. Fechhelm. 1998. *Fishes of the Gulf of Mexico*, vol. 1. University of Texas Press, Austin.
- McNyset, K.M. 2005. Use of ecological niche modelling to predict distributions of freshwater fish species in Kansas. *Ecology of Freshwater Fish* **14**: 243-255.
- Miller, R.R., W.L. Minckley y S.M. Norris. 2005. *Freshwater fishes of Mexico*. Chicago University Press, Chicago.
- Mittermeier, M.A., N. Myers y J.B. Thomsen. 1998. Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: Approaches to setting conservation priorities. *Conservation Biology* **12**: 516.
- Mittermeier, R., y C. Goettsch Mittermeier. 1992. La importancia de la diversidad biológica de México, en J. Sarukhán y R. Dirzo (comps.), *México ante los retos de la biodiversidad*. CONABIO, México, pp. 57-62.
- Morafka, D.J. 1977. A biogeographical analysis of the Chihuahuan Desert through its herpetofauna. *Biogeographica*, vol. IX, W. Junk B.V. Publishers, La Haya.
- Moreno, C.E., y G. Halffter. 2001. Spatial and temporal analysis of alpha, beta and gamma diversities of bats in a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation* **10**: 367-382.
- Moritz, C., K.S. Richardson, S. Ferrier, G.B. Monteith, J. Stanisic *et al.* 2001. Biogeographical concordance and efficiency of taxon indicators for establishing conservation priority in a tropical rainforest biota. *Proceedings of the Royal Society of London, B* **268**: 1875-1881.
- Morrone, J.J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **76**: 207-252.
- Mourelle, C., y E. Ezcurra. 1997. Differentiation diversity of Argentine cacti and its relationship to environmental factors. *Journal of Vegetation Science* **8**: 547-558.
- Munguía, M. 2006. *Relación entre el área de distribución y el nicho ecológico: implicaciones ecológicas en los mamíferos endémicos de México*. Tesis de maestría, UNAM, México.
- Murguía, M. 2005a. *Biogeografía cuantitativa: un análisis de métodos y desarrollo de herramientas*. Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Murguía, M. 2005b. La estadística espacial como herramienta de análisis de la biodiversidad, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 63-72.
- Navarro-Sigüenza, A.G. 1992. Altitudinal distribution of birds in the Sierra Madre del Sur, Guerrero, Mexico. *Condor* **94**: 29-39.
- Navarro-Sigüenza, A.G., A.T. Peterson y A. Gordillo-Martínez. 2003. Museums working together: The atlas of the birds of Mexico. *Bulletin of the British Ornithologist's Club* **123A**: 207-225.
- Navarro-Sigüenza, A.G., y L.A. Sánchez-González. 2003. La diversidad de las aves, en H. Gómez de Silva y A. Oliveras de Ita (eds.), *Conservación de aves. Experiencias en México*. CONABIO-Cipamex, México, pp. 24-85.
- Navarro-Sigüenza, A.G., y A.T. Peterson. 2008. Mapas de las aves de México basados en web. Proyecto CE015. CONABIO, México.
- Nelson, J.S. 2006. *Fishes of the world*. 4ª ed. John Wiley, Hoboken, Nueva Jersey.
- Noguez, A.M., H.T. Arita, A.E. Escalante, L.J. Forney, F. García-Oliva y V. Souza. 2005. Microbial macroecology: Highly structured prokaryotic soil assemblages in a tropical deciduous forest. *Global Ecology and Biogeography* **14**: 241-248.
- Ochoa-Ochoa, L.M., y O. Flores-Villela. 2006. *Áreas de diversidad y endemismo de la herpetofauna mexicana*. UNAM-CONABIO, México.
- Olson, D., E. Dinerstein, P. Canevari, I. Davidson, G. Castro, V. Morisset, R. Abell y E. Toledo (eds.). 1995. *Freshwater biodiversity of Latin America and the Caribbean. A conservation assessment*. Biodiversity Support Program, Washington, D.C.
- Orme, C.D.L., R.G. Davies, M. Burgess, F. Eigenbrod, N. Pickup *et al.* 2005. Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature* **436**: 1016-1019.
- Pennington, T.D., y J. Sarukhán. 2005. *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies*. 3ª ed. UNAM-Fondo de Cultura Económica, México.
- Pérez-García, E.A., J. Meave y C. Gallardo. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. *Acta Botánica Mexicana* **56**: 19-88.
- Pérez-García, E.A., y J.A. Meave. 2004. Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region. *Plant Ecology* **175**: 147-163.
- Pérez-García, E.A., J.A. Meave y J.A. Gallardo-Cruz. 2005. Diversidad β y diferenciación florística en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco del sur de México, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 123-142.
- Pérez-García, E.A., y J.A. Meave. 2006. Coexistence and divergence of tropical dry forests and savannas in southern Mexico. *Journal of Biogeography* **33**: 438-447.
- Peterson, A.T., y D.M. Watson. 1998. Problems with areal definitions of endemism: The effects of spatial scaling. *Diversity and Distributions* **4**: 189-194.
- Peterson, A.T., V. Sánchez-Cordero, E. Martínez-Meyer y A.G. Navarro-Sigüenza. 2006. Tracking population extirpations via melding ecological niche modeling with land-cover information. *Ecological Modelling* **195**: 229-236.

- Pielou, E.C. 1979. *Biogeography*. John Wiley, Nueva York.
- Pimm, S.L., y J.H. Brown. 2004. Domains of diversity. *Science* **304**: 831-833.
- Pineda, E., G. Halffter, C.E. Moreno y F. Escobar. 2005. Transformación del bosque de niebla en agroecosistemas cafetaleros; cambios en las diversidades alfa y beta de tres grupos faunísticos, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.) *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 177-190.
- Prendergast, J.R., R.M. Quinn, J.H. Lawton, B.C. Eversham y D.W. Gibbons. 1993. Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies. *Nature* **365**: 335-337.
- Rahbeck, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* **8**: 224-239.
- Ramamoorthy, T.R., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). 1993. *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution*. Oxford University Press, Nueva York.
- Ramírez-Pulido, J., y A. Castro-Campillo. 1993. Diversidad mastozoológica de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* (volumen especial) **XLIV**: 413-427.
- Rangel, T.F.L.V.B., J.A.F. Diniz-Filho y L.M. Bini. 2006. Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography* **15**: 321-327.
- Rapoport, E. 1975. *Aerografía: estrategia geográfica de las especies*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Revenge, C., J. Brunner, N. Henninger, K. Kassem y R. Payne. 2000. *Pilot analysis of global ecosystems: Freshwater systems*. World Resources Institute, Washington, D.C.
- Ricketts, T.H. 2001. Aligning conservation goals: Are patterns of species richness and endemism concordant at regional scales? *Animal Biodiversity and Conservation* **24**: 91-99.
- Roberts, C.M., C.J. McClean, J.E.N. Veron, J.P. Hawkins, G.R. Allen *et al.* 2002. Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science* **295**: 1280-1284.
- Rodríguez, P. 1999. *Patrones geográficos de la diversidad alfa y beta en los mamíferos de México*. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Rodríguez, P. 2006. *Escalas, diversidad beta y áreas de distribución de los mamíferos de América del Norte*. Tesis de doctorado, UNAM, México.
- Rodríguez, P., J. Soberón y H.T. Arita. 2003. El componente beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zoológica Mexicana* **89**: 241-259.
- Rodríguez, P., H.T. Arita, O. Flores-Villela, A. Lira-Noriega, M. Munguía *et al.* 2005. Scale and patterns of vertebrate diversity in Mexico: An integrative approach, en Primer Congreso Diversitas, Oaxaca. Disponible en <http://www.diversitas-international.org/docs/diversitas/Abstract-Posters_24nov05.pdf>.
- Rodríguez, V. 2007. *El papel del Istmo de Tehuantepec en los patrones biogeográficos de la avifauna mesoamericana*. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Rodríguez-Yáñez, C., R. Villalón C. y A.G. Navarro S. 1994. Bibliografía de las aves de México (1825-1992). *Pub. Esp. Mus. Zool. Fac. Cien., UNAM* **8**: 1-153.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Routledge, R.D. 1977. On Whittaker's components of diversity. *Ecology Letters* **58**: 1120-1127.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerógama mexicana. *Acta Botánica Mexicana* **14**: 3-21.
- Sarukhán, J., J. Soberón y J. Larson. 1996. Biological conservation in a high beta-diversity country, en F. di Castri y T. Younes (eds.) *Biodiversity, science and development: Toward a new partnership*. CAB International-IUBS, París, pp. 246-263.
- Scachetti-Pereira, R. Desktop Garp Versión 1.1.3 software on line. The University of Kansas, en <<http://www.lifemapper.org/desktopgarp/>> (consultada en mayo de 2008).
- Schmida, A., y M.V. Wilson. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* **12**: 1-20.
- Semarnat. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestre-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*, 6 de marzo de 2002, México.
- Simberloff, D. 1983. Biogeography: The unification and maturation of a science, en A.H. Brush y G.H. Clark (eds.), *Perspectives in ornithology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 411-473.
- Simpson, G.G. 1964. Species density of North America recent mammals. *Systematic Zoology* **13**: 57-73.
- Soberón, J., y J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* **7**: 480-488.
- Soberón, J., y A.T. Peterson. 2004. Biodiversity informatics: Managing and applying primary biodiversity data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **35**: 689-698.
- Soberón, J., J. Llorente y A.M. Luis. 2005. Estimación del componente beta del número de especies de Papilionidae y Pieridae (Insecta: Lepidoptera) de México por métodos indirectos, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 231-237.
- Soberón, J., R. Jiménez, J. Golubov y P. Koleff. 2007. Assessing completeness of biodiversity databases at different spatial scales. *Ecography* **30**: 152-160.

- Stockwell, D.R.B., e I.R. Noble. 1991. Induction of sets of rules from animal distribution data: A robust and informative method of data analysis. *Mathematics and Computer in Simulation* **32**:249-254.
- Stockwell, D.R.B., y D. Peters. 1999. The GARP Modeling System: Problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science* **13**:143-158.
- Stoms, D.M. 1994. Scale dependence of species richness maps. *Professional Geographer* **46**:346-358.
- Stoutjesdijk, P.H., y J.J. Barkman. 1992. *Microclimate: Vegetation and fauna*. Opulus Press, Uppsala.
- Tambutti, M. 2002. *Diversidad del género Agave en México: una síntesis para su conservación*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Téllez, O. 2004. *Coberturas climáticas para México*. UBIPRO-Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM, México.
- Trejo, I. 2005. Análisis de la diversidad de la selva baja caducifolia en México, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 111-122.
- Urbina-Cardona, J.N., y V.H. Reynoso. 2005. Recambio de anfibios y reptiles en el gradiente potrero-borde-interior en Los Tuxtlas, Veracruz, México, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 191-207.
- Villaseñor, J.L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* **28**:160-167.
- Villaseñor, J.L. 2004. Los géneros de plantas vasculares de la flora de México. *Boletín Sociedad Botánica de México* **75**:105-135.
- Villaseñor, J.L., G. Ibarra-Manríquez, J.A. Meave y E. Ortiz. 2005. Higher taxa as surrogates of plant biodiversity in a megadiverse country. *Conservation Biology* **19**:232-238.
- Whittaker, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* **30**:279-338.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* **21**:213-251.
- Whittaker, R.J., K.J. Willis y R. Field. 2001. Scale and richness: Towards a general hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* **28**:453-470.
- Williams-Linera, G., A.M. López-Gómez y M.A. Muñoz-Castro. 2005. Complementariedad y patrones de anidamiento de especies de árboles en el paisaje de bosque de niebla del centro de Veracruz (México), en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 153-164.
- Williams, P.H. 1996. Mapping variations in the strength and breath of biogeographic transition zones using species turnover. *Proceedings of the Royal Society London B* **263**:579-588.
- Williams, P.H., D. Gibbons, C. Margules, A. Rebelo, C. Humphries *et al.* 1996. A comparison of richness hotspots, rarity hotspots and complementary areas for conserving diversity using British birds. *Conservation Biology* **10**:155-174.
- Willing, M.R., y M.R. Gannon. 1997. Gradients on species density and turnover in marsupials: An hemispheric perspective. *Journal of Mammalogy* **78**:756-765.
- Wilson, D.E., y D.M. Reeder. 1993. *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*. 2ª ed. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Wilson, D.E., y S. Ruff. 1999. *The Smithsonian book of North American mammals*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Wilson, M.V., y A. Shmida. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology* **72**:1055-1064.
- WorldClim. En <<http://biogeo.berkeley.edu/worldclim/worldclim.htm>> (consultada en junio de 2006).
- World Resources eAtlas. Watersheds of the World, global maps 02: Freshwater fish species richness by basin (from 2003 World Resources Institute), y 03: Freshwater endemic fish species by basin, en <http://multimedia.wri.org/watersheds_2003/gm2.html> y <http://multimedia.wri.org/watersheds_2003/gm3.html> IUCN, WWF, Ramsar, WRI (consultadas en junio de 2007).