



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO
DE HIDALGO**

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA
DOCTORADO EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y
CONSERVACIÓN

**La diversidad beta: conceptos y tendencias para
los vertebrados terrestres del Istmo de
Tehuantepec**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS EN
BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

PRESENTA:

JAIME MANUEL CALDERÓN PATRÓN

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. CLAUDIA ELIZABETH MORENO ORTEGA



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
 INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
 Área Académica de Biología

DOCTORADO EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

M. EN A. JULIO CESAR LEINES MEDÉCIGO
 DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
 PRESENTE

Por este conducto le comunico que, después de revisar el trabajo titulado "La diversidad beta: conceptos y tendencias para los vertebrados terrestres del Istmo de Tehuantepec" que presenta el alumno del Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación, M. en C. Jaime Manuel Calderón Patrón, el Comité Revisor de tesis ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Comité Revisor.

PRESIDENTE:	Dr. Gerardo Sánchez Rojas	
SECRETARIO:	Dr. Rubén Pineda López	
VOCAL:	Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega	
SUPLENTE:	Dra. Iriana Leticia Zuria Jordan	

Sin otro particular, reitero a Usted la seguridad de mi atenta consideración.

ATENTAMENTE
 "AMOR, ORDEN Y PROGRESO"
 Mineral de la Reforma, Hgo., 15 de agosto del 2013.


 DR. ORLANDO AVILA POZOS
 Director I.C.B.I.



Centro de Investigaciones Biológicas,
 Carretera Pacheco - Tulancingo Km. 4.5, Ciudad del Conocimiento
 Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México, C.P. 42184
 Tel. +52 771 7 17 20 00 exts. 6652 y 6674
 Dra. Iriana L. Zuria Jordan - rzuriaj@uaeh.edu.mx



Agradecimientos

A la Dra. Claudia Moreno por su infinita paciencia, por su dirección, por su amistad, por sus consejos, por su generosidad, sin su presencia este proyecto no hubiera sido posible.

Al Dr. Gerardo Sánchez por asesoría, su amistad, por las pláticas y consejos, por su generosidad, por apoyarme en todo momento.

Dra. Iriana Zuria por ser parte de mi comité, por su apoyo y comentarios durante todo el proceso, los cuales contribuyeron a mejorar cada uno de los capítulos de esta tesis.

Dr. Rubén Pineda por aceptar ser parte de mi comité, por sus atinados comentarios durante todo mi proyecto, por su interés, por su apoyo.

Agradezco de manera infinita a todos mis amigos del CIB que me soportaron durante estos tres años, resumir todas las aventuras que pasamos y todo lo que aprendí de ustedes durante mi estadía en Pachuca en unos cuantos renglones es imposible: Leonardo Fernández, Nayelli Morales, Javier Madrigal, Esmeralda Salgado, Dante Hernández, Samanta Ávila, Judith Galván, Ilse Ortega, Fernando Rosas, Cristian Cornejo, Rodrigo García, Jorge Valencia, Felipe Barragán, Milena Gelvez, Carlos Maciel, Paola Martínez, Pilar Carbó, Mario Lila, Tania Gutiérrez, Fernando Ruíz, Ricardo Luria, Omar Ayala, Ana Laura Morales, Dany Bluesman, Germán Manzanero, Paulina de la Cruz, Zaira Uribe, Alejandro García, Gustavo Rivas, Antonio Quintero, Cristian Aguilar, Carmen García, Alan Martínez, Saúl Domínguez, Abraham Lozano, Christian Said, Ana, Sergio Hernández, Lupita Vargas, Karina Sánchez, Karina Calva, Karen Cornejo, Gabriel Juárez, Pedro Gil, Lupita Pérez, Nayelli Hernández, Luis Najera, Rafael Cerón (seguramente se me escapan de la memoria muchos de ustedes, una disculpa por la omisión).

Un agradecimiento muy especial va para mis amigos Griselda Morales, Néstor Robles, Dante Hernández y Jorge Valencia quienes me ayudaron con los análisis en los sistemas de información geográficos, muchas gracias. A mis amigos de Oaxaca: Griselda Morales, Alina Vázquez, María Luisa López, José Miguel Chávez, Gonzalo Juárez por su amistad, discusiones, proyectos, ideas. A mi amigo Andrés Ramírez por su amistad a prueba de años y cambios drásticos de personalidades.

A los investigadores, profesores y personal del CIB UAEH cuya labor y convivencia nos permite realizar nuestras actividades académicas y al CONACYT por otorgarme una beca (374658/250634) sin la cual no hubiera sido posible realizar este proyecto y cumplir esta meta. Ing. Francisco Marini Zuñiga, por haber gestionado los proyectos que generaron los datos de campo utilizados en esta tesis.

A mi padre Jaime M. Calderón Guzmán y a mis hermanos Alan y David por todo su apoyo brindado en cada una de las diferentes etapas de mi vida.

INDICE GENERAL

	Página
CONTENIDO	i
ÍNDICE DE CUADROS	iii
ÍNDICE DE FIGURAS	iv
RESUMEN	vii
INTRODUCCIÓN	1
Literatura citada	11
CAPÍTULO I. LA DIVERSIDAD BETA: MEDIO SIGLO DE AVANCES	15
Resumen	15
Introducción	15
Objetivo	15
Etapa 1. El origen del concepto	15
Etapa 2. Proliferación de medidas y expansión del concepto	18
Etapa 3. Hacia una síntesis conceptual de beta y fenómenos relacionados	20
Revisiones recientes	23
Conclusiones y perspectivas	24
Literatura citada	25
CAPÍTULO II. VERTEBRATE DISSIMILARITY, TURNOVER AND NESTEDNESS IN A HIGHLY BETA DIVERSE REGION: THE ROLE OF SPATIAL GRAIN SIZE, DISPERSAL ABILITY AND DISTANCE	28
Abstract	29
Introduction	30
Materials and methods	33
<i>Biological data and study area delimitation</i>	33
<i>Data analysis</i>	35
Results	36
<i>Dissimilarity and spatial grain size</i>	37
<i>Dissimilarity and dispersal ability</i>	37
<i>Dissimilarity and geographic distance</i>	38
Discussion	39
<i>The highest beta diversity is detected using a fine spatial grain</i>	40
<i>Dispersal ability does not determine the dissimilarity for vertebrates on the Isthmus of Tehuantepec</i>	40
<i>Dissimilarity increases with geographic distance</i>	41
Conclusions	43
References	44
CAPÍTULO III: LA DIVERSIDAD BETA DE LOS VERTEBRADOS TERRESTRES DEL ISTMO DE TEHUANTEPEC Y SU RELACIÓN CON LA DISTANCIA GEOGRÁFICA, LA TEMPERATURA Y LA PRECIPITACIÓN	57
Introducción	57
Materiales y métodos	60
<i>Datos biológicos y delimitación del área de estudio</i>	60
<i>VARIABLES CLIMÁTICAS</i>	62

<i>Análisis de datos</i>	64
Resultados	64
<i>Diversidad beta y distancia geográfica</i>	64
<i>Diversidad beta y disimilitud climática</i>	65
Discusión	67
Conclusiones	72
Literatura citada	72
DISCUSIÓN GENERAL	80
Componentes de la diversidad beta de los vertebrados terrestres en el Istmo de Tehuantepec y su relación con la capacidad de dispersión, la distancia geográfica y la escala espacial	81
Los determinantes de la diversidad beta de los vertebrados terrestres en el Istmo de Tehuantepec	85
CONCLUSIONES GENERALES	89
Literatura citada	90

ÍNDICE DE CUADROS

	Página
CAPÍTULO II.	
Table 1. Mantel correlation coefficients between matrices of total dissimilarity (β_{jac}), dissimilarity due to turnover (β_{jtu}) and dissimilarity due to nestedness (β_{jne}), and the geographic distance between sites, for three spatial grain sizes.	50
CAPÍTULO III.	
Cuadro 1. Resultados de las correlaciones de Mantel realizadas entre la disimilitud (diversidad beta) para los ocho grupos de vertebrados analizados, la distancia geográfica y la disimilitud climática (distancia euclidiana de la media de nueve variables relacionadas con la temperatura y la precipitación).	77

ÍNDICE DE FIGURAS

INTRODUCCIÓN	Página
Figura 1. Relación especies área. La riqueza de especies de un sitio aumenta conforme aumenta su área. En este caso se observa como la riqueza de la herpetofauna de las islas del Caribe se incrementa conforme aumenta el área de las mismas.	4
Figura 2. Área planetaria y diversidad. Las tendencias de la diversidad mundial están relacionada con el área disponible: a) altas latitudes tienen áreas más pequeñas que los trópicos, una diversidad global más pequeña, y una diversidad local pequeña (los círculos representan especies), b) si la diferencia en la diversidad local es únicamente resultado del área, entonces podemos predecir que los meridianos y otros círculos grandes pueden producir bandas de alta diversidad, y que sus polos deberían tener una baja diversidad.	4
Figura 3. Gradiente latitudinal de diversidad. La diversidad aumenta conforme disminuye la latitud. En este caso se observa que para las aves de cinco continentes, la riqueza de especies se incrementa en latitudes cercanas al Ecuador. Las líneas punteadas representan los dos trópicos.	5
Figura 4. Gradiente altitudinal de diversidad. La diversidad disminuye conforme se incrementa la altitud. En el caso de las aves de Nueva Guinea y Perú, la riqueza de especies se reduce conforme se incrementa la altitud.	5
Figura 5. Relación entre la diversidad y la heterogeneidad ambiental. La diversidad se incrementa conforme aumenta la heterogeneidad ambiental. Se muestra que la diversidad de especies de aves medida con el índice de Shannon se incrementa conforme se aumenta la diversidad de alturas del follaje (heterogeneidad ambiental) en hábitats de bosques caducifolios al Este de Norteamérica.	6
Figura 6. Relación entre la riqueza de especies y la productividad. La diversidad aumenta conforme aumenta la productividad del área de estudio. Se muestra que la riqueza de especies de vertebrados no voladores (anfibios, reptiles y mamíferos) aumenta como una función de la evapotranspiración potencial (un estimador de la productividad).	6

CAPÍTULO I.	Página
Figura 1. Medición de la diversidad beta con unidades de cambio medio. Comunidades hipotéticas (a, b, c) con una distancia de N . La similitud en la composición de especies disminuye conforme aumenta la distancia entre las comunidades. La distancia a la cual la similitud disminuye a la mitad (de 80 a 40%) representa una unidad de cambio medio (UCM), lo que constituye una medida de diversidad beta (Whittaker, 1960).	17
Figura 2. Patrón de decaimiento de la similitud entre comunidades conforme aumenta la distancia. Comunidades hipotéticas (a, b, c, d, e) ordenadas a través del gradiente espacial. La similitud en la composición de especies disminuye conforme aumenta la distancia entre las comunidades.	17
Figura 3. Fenómenos biológicos que han sido citados como diversidad beta. A, recambio de especies, cambio en la composición de especies entre comunidades (a, b, c, d, e), siguiendo la dirección de un gradiente espacial, temporal o ambiental; B, diferenciación o variación, mide el cambio en la composición de especies entre comunidades que no están inmersas en un gradiente, y por lo tanto no hay direccionalidad en el orden del muestreo.	18
Figura 4. Comunidades (a, b, c, d) con distinto grado de anidamiento en su composición de especies. A, sistema anidado; la composición entre comunidades con pocas especies es una submuestra de la composición de comunidades más ricas en especies; B, sistema no anidado; las comunidades ricas en especies no incluyen todas las presentes en las comunidades con menor riqueza.	21
 CAPÍTULO II.	
Figura 1. Study area on the Isthmus of Tehuantepec, Mexico. We show the grids used for the analyses at three grain sizes. A: fine grain, 10 x 10 km cells, B: intermediate grain, 20 x 20 km cells, and C: coarse grain, 40 x 40 km cells.	53
Figura 2. Relative contribution of species turnover and nestedness to the total dissimilarity. The graph shows this contribution for different groups of terrestrial vertebrates on the Isthmus of Tehuantepec, using three grain sizes.	54

- Figura 3. Components of dissimilarity at three spatial grain sizes. The figure shows total dissimilarity (A), dissimilarity derived from species turnover (B), and dissimilarity derived from nestedness (C) for terrestrial vertebrates on the Isthmus of Tehuantepec. The dotted line represents the median, boxes are the first and third quartiles, and whiskers indicate the minimum and maximum values. 55
- Figura 4. Components of dissimilarity for terrestrial vertebrates for three spatial grains. Graphs show mean values of total dissimilarity (A, B, C), dissimilarity derived from species turnover (D, E, F) and dissimilarity derived from nestedness (G, H, I) between pairs of cells on the Isthmus of Tehuantepec. 56
- CAPÍTULO III.**
- Figura 1. Área de estudio en el Istmo de Tehuantepec, México: se muestra la malla establecida de 10 x 10 km. 61
- Figura 2. Ejemplos de las relaciones entre la diversidad beta de tres grupos de vertebrados (anfibios, aves y reptiles con extremidades) y la distancia geográfica (izquierda), y entre diversidad beta y disimilitud climática (temperatura media anual). 67

RESUMEN

El Istmo de Tehuantepec destaca a nivel nacional por ser una de las regiones con mayor riqueza de vertebrados terrestres y porque en ella éstas presentan en promedio áreas de distribución muy pequeñas. Esto motivó que en esta tesis se analice la diversidad beta de los vertebrados terrestres de esta región. Por lo tanto, se incluye en primer lugar una revisión de los conceptos y tendencias en el estudio de la diversidad beta a lo largo de 50 años, donde se resaltan las aproximaciones recientes y sus posibles aplicaciones. Posteriormente se analizan los patrones de disimilitud en la composición de especies de vertebrados terrestres del Istmo de Tehuantepec, para evaluar la influencia de la resolución espacial, la capacidad de dispersión, la distancia geográfica y variables de temperatura y precipitación. Con datos sobre la distribución de 962 especies de vertebrados terrestres, clasificadas en ocho grupos según su taxonomía y capacidad de dispersión, se calculó la disimilitud total mediante el índice de Jaccard, y la partición aditiva del mismo en dos componentes: la disimilitud derivada del recambio de especies y la disimilitud derivada del anidamiento. Tanto la disimilitud total como la disimilitud derivada del recambio son muy altas. Ambas están correlacionadas con la distancia geográfica y estos resultados son más claros cuando se estudian con alta resolución espacial. La disimilitud derivada del anidamiento no tiene una contribución importante, y la capacidad de dispersión no parece influir en los patrones de disimilitud. Sin embargo, las relaciones significativas entre la disimilitud y la distancia geográfica y las variables climáticas de temperatura y precipitación, sugieren que las limitaciones de nicho y de la capacidad de dispersión influyen en la diversidad beta de los vertebrados terrestres de esta región. Las estrategias de conservación en la zona requieren de un sistema interconectado de áreas protegidas que abarque su heterogeneidad ambiental, climática y biogeográfica.

INTRODUCCIÓN

Actualmente en todo el planeta (medio terrestre y marino) se conocen aproximadamente un total de 1 438 769 especies de seres vivos, de los cuales 1 124 516 son animales, 44 368 son hongos, 224 244 son plantas, 16 236 son protozoarios, 17 892 son Chromistas (algas pardas y formas similares), 11 010 son bacterias y 503 son arqueobacterias (Mora *et al.*, 2011). Estos números todavía están muy lejos de la cifra real de especies existentes, ya que el conocimiento de algunos grupos de organismos como las algas, hongos, bacterias, virus, arácnidos, entre otros, se encuentra rezagado en comparación con otros grupos bien conocidos como los vertebrados y las plantas (Primack *et al.*, 2001a; Llorente-Bousquets & Ocegueda, 2008; Mora *et al.*, 2011).

Desafortunadamente, existen muchas limitaciones para muestrear y contabilizar la biodiversidad mundial. Por lo tanto, se han realizado diversas aproximaciones que han tratado de cuantificar esta riqueza biológica mediante estimaciones indirectas realizadas a partir de datos del número de especies conocidas en la actualidad, como las tasas de descripción de nuevos taxones, entre otras. Los resultados de estos esfuerzos han proporcionado cifras que oscilan entre los 3 y los 100 millones de especies (Mora *et al.*, 2011). Uno de los trabajos más recientes en este sentido estima que la biodiversidad del planeta es de alrededor de 10 960 000 (8.7 millones de especies en la superficie terrestre y 2. 2 millones en el océano), lo que significa que se conoce únicamente al 15.97% de las especies del planeta. Mora *et al.* (2011) calculan que para completar este inventario a nivel mundial se requiere un período de 1 200 años, y de 303 000 taxónomos que realicen estas descripciones, resultando en un costo aproximado de 363 billones de dólares.

Las especies y los ecosistemas en los que habitan nos abastecen de diversos bienes como agua, madera, materiales de construcción, energía, medicinas y recursos genéticos. Además, nos proporcionan toda una serie de servicios tales como la regulación del clima, el procesado de contaminantes, la depuración de las aguas, la actuación como sumideros de carbono, la prevención contra la erosión, la polinización, etc. (Gómez-Baggethun & de Groot, 2007; Cardinale *et al.*, 2012). Desafortunadamente, el crecimiento exponencial de la población humana está causando una crisis ambiental global, provocando la pérdida de la diversidad biológica. Esto a su vez, reduce la eficiencia a la cual las comunidades ecológicas capturan recursos biológicamente esenciales, la producción de biomasa, la descomposición y reciclado de nutrientes, además al reducir el número de especies, se disminuye la diversidad funcional del ecosistema y su estabilidad funcional (Cardinale *et al.*, 2012). Esta situación es tan grave que actualmente se presenta un fenómeno considerado como la sexta gran extinción, debido a que en los últimos años se ha presentado una tasa de extinción entre 1 000 y 10 000 veces más elevada que las ocurridas en eras pasadas, ya que se calcula una pérdida anual de entre 0.01 y 0.1% (entre 180 y 1800 especies) de todas las especies del planeta. En contraparte, la tasa de especiación actual (proceso de formación de nuevas especies) es aproximadamente mil veces menor que la tasa de extinción (Primack *et al.*, 2001b; Ceballos *et al.*, 2010).

México se encuentra en un lugar privilegiado, con una gran diversidad de fauna y flora. Forma parte de los países conocidos como *megadiversos*, y junto con Colombia, Brasil, Madagascar, Zaire, China, Indonesia, India, Filipinas y Australia, poseen alrededor de 70% de todas las especies terrestres del planeta. Se calcula que México mantiene alrededor del 10% de todos los organismos de la Tierra. Ocupa, por ejemplo, el primer lugar en riqueza de reptiles (804 especies), el segundo o tercero en especies de mamíferos terrestres (488 especies), el

cuarto sitio tanto en anfibios (361 especies) como en plantas vasculares (25 000 especies) y el decimoprimer lugar en aves (1 096 especies) (Llorente-Bousquets & Ocegueda, 2008).

Una de las características más conspicuas de la biodiversidad es que no se distribuye de manera homogénea. Sin embargo, se han encontrado varias regularidades sobre la distribución espacial de la diversidad, éstas son llamadas patrones, y ocurren constantemente en diferentes taxones, continentes y eras geológicas (Rosenzweig, 1995). Algunos de los patrones espaciales de diversidad que han sido registrados para la mayor parte de los grupos biológicos son: 1) **La relación especies-área**, en donde se establece una relación positiva entre el número de especies de una región y su área. Es decir, que a mayor área mayor número de especies (Figura 1 y 2). Este patrón se ha comprobado para diferentes grupos de plantas, invertebrados y vertebrados (Rosenzweig, 1995). 2) **Gradientes latitudinales**, en los que se ha observado que la mayor riqueza de especies se encuentra en la zona intertropical (latitudes por debajo de los 30 grados), y conforme nos alejamos del Ecuador, ya sea hacia el norte o el sur, la riqueza disminuye gradualmente (Figura 3, con algunas excepciones) (Rosenzweig, 1995). 3) **Las relaciones especies-diversidad de hábitat**, las cuales son una respuesta a la heterogeneidad del paisaje (Figura 4), en donde a mayor diversidad de hábitats, mayor riqueza de especies (Rosenzweig, 1995). 4) **Gradiente altitudinal de biodiversidad**, se ha registrado que la biodiversidad es más alta en altitudes cercanas al nivel del mar y disminuye conforme la altitud aumenta (Figura 5, hay algunas excepciones para taxones en particular, Rosenzweig, 1995; Brown, 1995). 5) La relación **biodiversidad-productividad**, que indica que a mayor productividad del ecosistema (la tasa a la cual la energía fluye en un ecosistema) mayor diversidad biológica (Figura 6).

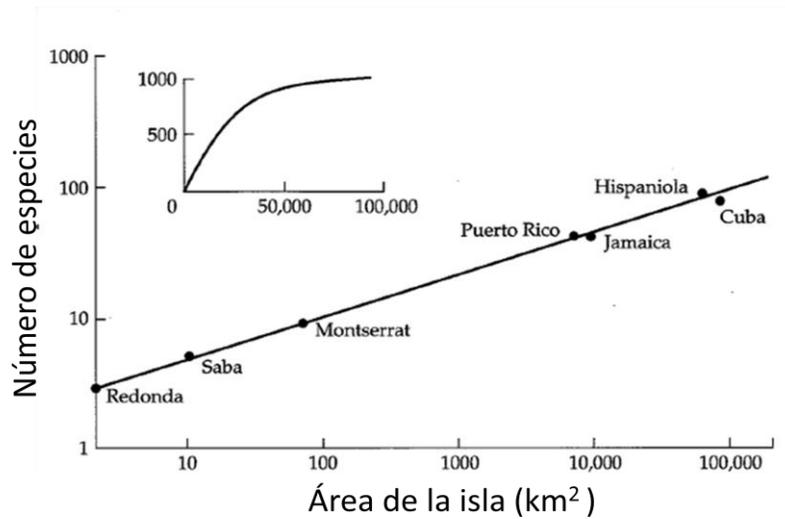


Figura 1. **Relación especies área.** La riqueza de especies de un sitio aumenta conforme aumenta su área, en este caso se observa como la riqueza de la herpetofauna de las islas del Caribe se incrementa conforme aumenta el área de las mismas (Tomado de MacArthur & Wilson, 1967).

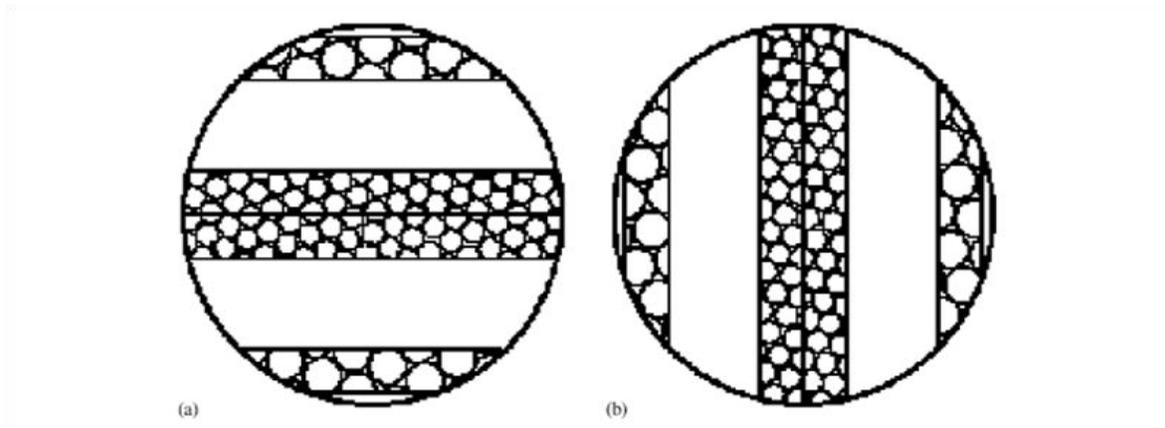


Figura 2. **Área planetaria y diversidad.** Las tendencias de la diversidad mundial están relacionadas con el área disponible: a) altas latitudes tienen áreas más pequeñas que los trópicos, una diversidad global más pequeña, y una diversidad local pequeña (los círculos representan especies), b) si la diferencia en la diversidad local es únicamente resultado del área, entonces podemos predecir que los meridianos y otros círculos grandes pueden producir bandas de alta diversidad, y que sus polos deberían tener una baja diversidad (Tomado de Turner, 2004).

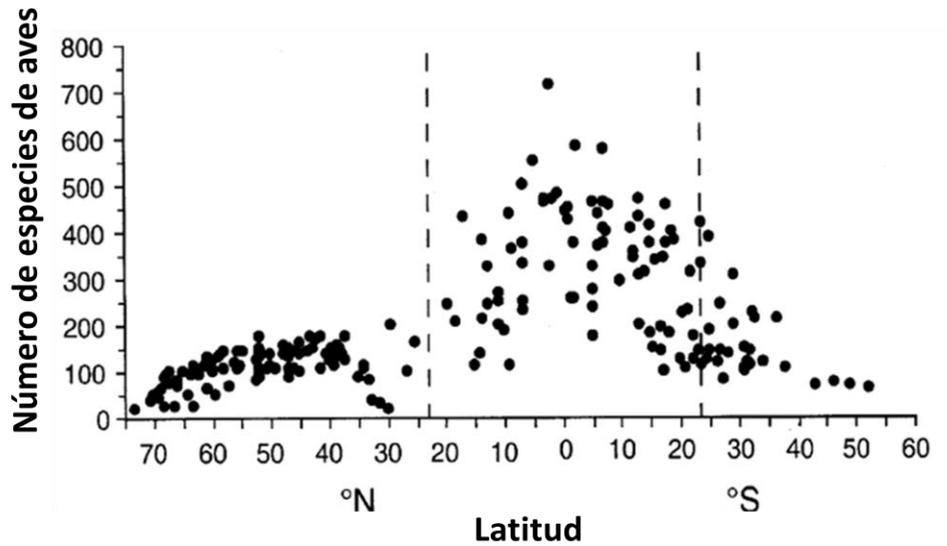


Figura 3. **Gradiente latitudinal de diversidad.** La diversidad aumenta conforme disminuye la latitud. En este caso se observa que para las aves de cinco continentes la riqueza de especies se incrementa en latitudes cercanas al Ecuador. Las líneas punteadas representan los dos trópicos (Tomado de Turner, 2004).

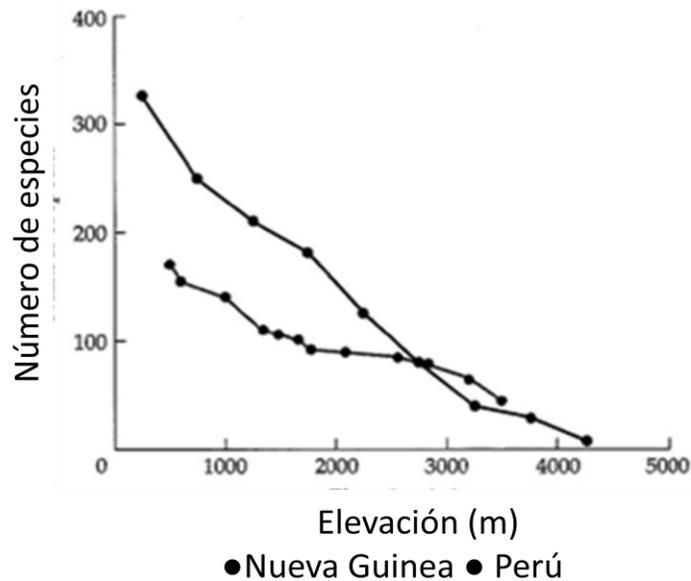


Figura 4. **Gradiente altitudinal de diversidad.** La diversidad disminuye conforme se incrementa la altitud. En el caso de las aves de Nueva Guinea y Perú, la riqueza de especies se reduce conforme se incrementa la altitud (Tomado de Terborgh, 1997).

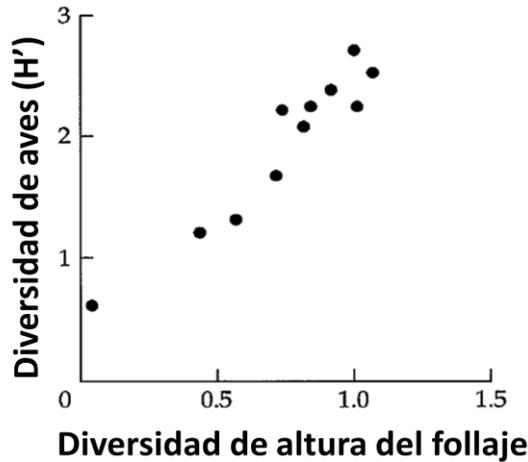


Figura 5. **Relación entre la diversidad y la heterogeneidad ambiental.** La diversidad se incrementa conforme aumenta la heterogeneidad ambiental. Se muestra que la diversidad de especies de aves medida con el índice de Shannon se incrementa conforme se aumenta la diversidad de alturas del follaje (heterogeneidad ambiental) en hábitats de bosques caducifolios al Este de Norteamérica (Tomado de MacArthur & MacArthur, 1961).

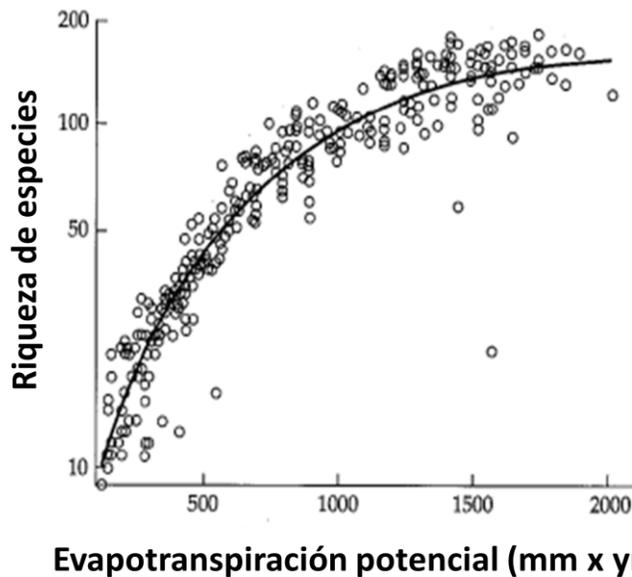


Figura 6. **Relación entre la riqueza de especies y la productividad.** La diversidad aumenta conforme aumenta la productividad del área de estudio. Se muestra que la riqueza de especies de vertebrados no voladores (anfibios, reptiles y mamíferos) aumenta conforme se incrementa la evapotranspiración potencial, un estimador de la productividad (Tomado de Currie, 1991).

Sin embargo, actualmente, aún existe controversia respecto a si en realidad existen o no leyes o patrones en ecología, ya que aparentemente muchas de las leyes de la ecología de poblaciones y comunidades son contingentes, es decir, se cumplen únicamente bajo ciertas circunstancias (Lawton, 1999; Jaksic & Marone, 2001). Algo que complica la existencia de leyes en ecología es que los patrones ecológicos son producto de diversos factores, ya que un mismo patrón puede surgir a partir de diferentes mecanismos o una misma causa puede producir patrones distintos (Lawton, 1999; Jaksic & Marone, 2001). Además, ciertas causas que afectan la manifestación de algunos fenómenos son accidentes cuya replicación y estudio experimental están limitados. Una de las características de algunas hipótesis ecológicas es que para deducir predicciones incorporan condiciones iniciales que son contingentes (Jaksic & Marone, 2001). En conclusión, son diversas las causas y factores que interactúan e influyen sobre los fenómenos ecológicos, provocado que la contingencia esté presente en varias de sus leyes y patrones, lo que da lugar a dudas sobre la existencia de los mismos.

En nuestro país se ha demostrado que grandes patrones de riqueza de especies observados a escala mundial se mantienen (Koleff *et al.*, 2008). Por ejemplo, hay un mayor número de especies por unidad de área hacia el sur, en el trópico húmedo, y también se ha observado que en una cadena montañosa existe un mayor número de especies al pie de ésta que en su cima (Koleff *et al.*, 2008).

Uno de los primeros investigadores en comprender que el estudio de la biodiversidad representa una elevada complejidad fue Robert Whittaker, quien para medir la diversidad vegetal en un gradiente altitudinal de la cordillera de las Great Smoky Mountains, en el sureste de Estados Unidos (Whittaker, 1956), consideró necesario establecer un ordenamiento jerárquico de esta diversidad, siendo el pionero en incorporar al marco teórico de la ecología y la biodiversidad las escalas espaciales. Whittaker (1960) postuló que para conocer el número

total de especies de estas montañas, era necesario conocer la riqueza de varios tipos de vegetación distribuidos a lo largo de la cordillera, ya que había encontrado que la riqueza de especies se incrementaba desde la costa hacia el interior del continente. Este cambio en la composición de especies, de acuerdo con Whittaker (1960), era producto de dos factores: de la diversidad de sitios individuales y de la diferenciación relativa de los patrones de diversidad de la vegetación a lo largo de una mezcla de gradientes topográficos de humedad. Por tal motivo, Whittaker (1960) propuso tres conceptos de diversidad (diversidad alfa, beta y gamma) que tienen que ver con la escala espacial de trabajo y/o con la heterogeneidad ambiental del sitio. Así, Whittaker (1960) definió a la diversidad alfa (α) como la diversidad de especies de un sitio, localidad o tipo de vegetación; la diversidad beta (β) como “la magnitud de cambio en la composición de las comunidades, o el grado de diferenciación entre comunidades, con relación a un gradiente ambiental complejo o a patrones ambientales”, y la diversidad gamma (γ) como la diversidad de especies presente en un paisaje, gradiente o mosaico de hábitats.

A partir de su definición, se propusieron diferentes conceptos y métodos para cuantificar la diversidad β , provocando la existencia de varias definiciones y más de 30 medidas para estimarla (Koleff *et al.*, 2003), lo que ha traído como consecuencia que los resultados de la mayor parte de los trabajos no puedan ser comparables. Otros factores que influyen en esta problemática son los siguientes: se utilizan taxones diferentes, la amplitud y detalle de los análisis no son los mismos, así como las diferencias en las escalas utilizadas o el tamaño de las unidades geográficas analizadas (Koleff *et al.*, 2003).

Diversos factores han sido mencionados como los responsables de crear un recambio en la composición de especies o diversidad β . Por un lado están factores ambientales y su

heterogeneidad (Legendre *et al.*, 2005). Por otro lado se mencionan factores que están directamente relacionados con las especies que componen a las comunidades, tales como las capacidades de dispersión y niveles de tolerancia a los diversos factores ambientales presentes (limitación de nicho) (Legendre *et al.*, 2005; Goettsch & Hernández, 2006; Koleff *et al.*, 2008; Qian, 2009) y factores históricos (Dobrovolski *et al.*, 2012; Baselga *et al.*, 2012; Svenning *et al.*, 2011).

La escala o la ventana observacional a la cual observamos la diversidad (McKnight, 2007) también tiene un efecto sobre la diversidad beta. La escala es medida por dos factores: grano (resolución) y extensión (rango), el grano es determinado por el más fino nivel de resolución o medida hecha en una observación y la extensión espacial de un sitio de observación es establecida por el área total muestreada (Gergel & Turner, 2002). En cualquier tipo de estudio relacionado con las comunidades es necesario considerar la escala de trabajo ya que la escala permite analizar fenómenos o patrones a diferentes niveles jerárquicos en la naturaleza, por lo tanto es posible analizar de forma estructurada los procesos que ocurren en las comunidades (Galicia-Sarmiento & Zarco-Arista, 2002). Respecto a la relación entre la diversidad beta y la escala, se ha demostrado que las áreas extensas, estudiadas con baja resolución (en un grano grueso), tienden a presentar tasas más bajas de recambio de especies que las mismas áreas estudiadas con alta resolución (Vellend, 2001; Barton *et al.*, 2013). Esto puede presentarse porque el número de especies compartidas se incrementa conforme se disminuye la resolución, porque las áreas grandes tienen más especies, o porque se reduce el grado de agregación de la distribución de las especies (Gaston *et al.*, 2007).

Los estudios de diversidad beta con vertebrados terrestres se han realizado a escalas de trabajo globales (Qian, 2009; Baselga *et al.*, 2012) y continentales (Melo *et al.*, 2009; Dobrovolski *et al.*, 2012; Svenning *et al.*, 2011). Sin embargo, a escala regional y local estos

patrones no han sido analizados. Por lo tanto, no se sabe aún si la variación en dichas escalas espaciales tendrá algún efecto significativo sobre la diversidad beta de los vertebrados terrestres.

El Istmo de Tehuantepec es una región que ha servido como corredor biológico para la biota de la vertiente del Golfo de México y del Pacífico. Esta zona representa una barrera importante para la dispersión de organismos de tierras altas de norte a sur y viceversa. Su importancia biológica radica en que, en el caso de los anfibios, reptiles, aves y mamíferos, es una de las áreas con mayor riqueza de especies a nivel nacional y que estos grupos presentan tamaños pequeños del promedio de su área de distribución, lo que hace suponer que esta región posee una diversidad beta elevada (Koleff *et al.*, 2008). Éstas, y otras características únicas, hacen del Istmo de Tehuantepec una zona muy interesante para la comprobación de hipótesis relacionadas con la diversidad beta.

Este trabajo aborda tres escenarios diferentes de la diversidad beta. El primer capítulo es una revisión de conceptos y métodos sobre el tema. El segundo capítulo es un análisis de la diversidad beta de los vertebrados terrestres del Istmo de Tehuantepec, evaluando la influencia de la capacidad de dispersión de los organismos, la distancia geográfica y la escala de trabajo. En dicho capítulo se utiliza la propuesta de Baselga (2010, 2012) para dividir la diversidad beta en sus componentes de recambio y anidamiento. Finalmente, en el tercer capítulo se muestran las relaciones entre la diversidad beta, la distancia geográfica y variables climáticas (temperatura y precipitación), con el objetivo de dilucidar si la capacidad de dispersión y/o las diferencias de nicho de los organismos tienen una relación con el cambio en la composición de las comunidades de los vertebrados terrestres del Istmo de Tehuantepec.

Literatura citada

- Barton, P.S., Cunningham, S.A., Manning, A.D., Gibb, H., Lindenmayer, D.B. & Didham, R.K. (2013). The spatial scaling of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, DOI: 10.1111/geb.12031.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19: 134-143.
- Baselga, A. (2012). The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 1223-1232.
- Baselga, A., Gómez-Rodríguez, C. & Lobo, J.M. (2012). Historical legacies in world amphibian diversity revealed by the turnover and nestedness components of beta diversity. *PLoS ONE*, 7(2), e32341.
- Brown, J. H. (1995). *Macroecology*. University of Chicago Press. U.S.A, Chicago. 284 p.
- Cardinale, B.J., Duffy J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, CH., Venaild, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Warlde, D.A., Kinsing, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S. & Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486: 59-68.
- Ceballos, G., García, A. & Ehrlich, P.R. (2010). The sixth extinction crisis, loss of animal populations and species. *Journal of Cosmology*, 8: 1821-1831.
- Currie, D.J. (1991). Energy and large-scale patterns of animal and plant-species richness. *American Naturalist*, 137: 27-49
- Dobrovolski, R., Melo, A.S., Cassemiro, F. & Diniz-Filho, J.A.F. (2012). Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 191–197.

- Galicia-Sarmiento, L. & Zarco-Arista, A.E. (2002). El concepto de escala y la teoría de las jerarquías en ecología. *Ciencias*, 67: 34-40.
- Gaston K.J., Evans, K.L. & Lennon, J.J. (2007) The scaling of spatial turnover: pruning the thicket. Pp. 181–222. In: Storch, D., Marquet, P.A. & Brown, J.H. (eds.). *Scaling biodiversity*, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. 500 p.
- Gergel, S. E. & Turner, M.G. (2002). *Learning landscape ecology*. Springer, USA. 316 p.
- Goettsch, B. & Hernández, H.M. (2006). Beta diversity and similarity among cactus assemblages in the Chihuahuan desert. *Journal of Arid Environments*, 65: 513-528.
- Gómez-Baggethun, E. & de Groot, R. (2007). Capital natural y funciones de los ecosistemas: explorando las bases ecológicas de la economía. *Ecosistemas*, 16: 4-14.
- Jaksic, F. & Marone, L. (2001). *Ecología de comunidades*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago de Chile. 336 pp.
- Koleff, P., Gaston, K. & Lennon, J. (2003). Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72: 367-382.
- Koleff, P., Soberón, J., Arita, H.T., Dávila, P., Flores-Villela, O., Golubov, J., Halffter, G., Lira-Noriega, A., Moreno, C.E., Moreno, E., Murguía, M., Munguía, M., Navarro-Sigüenza, A.G., Téllez, O., Ochoa-Ochoa, L., Peterson, A.T. & Rodríguez, P. (2008) Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies. Pp. 323–364. In: Soberón, J., Halffter, G. & Llorente-Bousquets, J. (eds). *Capital Natural de México Vol I. Conocimiento de la Biodiversidad*, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Lawton, J.H. (1999). Are there general laws in ecology? *Oikos*, 84: 177-192.

- Legendre, P., Borcard, D. & Peres-Neto, P.R. (2005). Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, 75: 435-450.
- Llorente-Bousquets, J. & Ocegueda, S. (2008). Estado del conocimiento de la biota. Pp. 283-322. In: Soberón, J., Halffter, G. & Llorente-Bousquets, J. (eds). *Capital natural de México, vol I: Conocimiento actual de la Biodiversidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- MacArthur, R.H. & MacArthur, J.W. (1961) On bird species diversity. *Ecology*, 42: 594-598
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton university press, Princeton NJ. USA. 224 p.
- McKnight., M.W. (2007). *Broad scale patterns and determinants of beta diversity*. PHD Dissertation. University of North Carolina. 161 p.
- Melo, A.S., Rangel, T.F.L.V. & Diniz-Filho, J.A.F. (2009). Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. *Ecography*, 32: 226-236.
- Mora, C., Tittensor, D.P., Adl, S., Simpson, A.G.B. & Worm, B. (2011). How many species are there on earth and in the ocean? *PLoS ONE*, 9 (8), e1001127.
- Primack, R., Rozzi, R., Dirzo, R. & Feinsinger, P. (2001a). ¿Donde se encuentra la diversidad biológica? Pp. 99-129. In: Primack, R., Rozzi, R., Feinsinger, P., Dirzo, R & Massardo, F. (eds). *Fundamentos de conservación biológica, perspectivas latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Primack, R., Rozzi, R., Dirzo, R. & Massardo, F. (2001b). Extinciones. Pp. 133-153. In: Primack, R., Rozzi, R., Feinsinger, P., Dirzo, R y Massardo, F. (eds). *Fundamentos de conservación biológica, perspectivas latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica, México, D.F.

- Qian, H. (2009). Global comparisons of beta diversity among mammals, birds, reptiles, and amphibians across spatial scales and taxonomic ranks. *Journal of Systematic and Evolution*, 47: 509-514.
- Rosenzweig, M.L. (1995). *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press. United Kingdom. 435 p.
- Svenning, J.C., Flojggard, C. & Baselga, A. (2011). Climate, history and neutrality as drivers of beta diversity of mammals in Europe: insights from multiscale deconstruction. *Journal of Animal Ecology*, 80: 393-402.
- Terborgh, J, López, L., & Tello, J. (1997) Bird communities in transition: The Lago Guri Islands. *Ecology*, 78: 1494-1501.
- Turner, J.R.G. (2004) Explaining the global biodiversity gradient: energy, area, history and natural selection. *Basic and applied ecology*, 5: 435-448.
- Vellend, M. (2001). Do commonly used indices of β diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science*, 12: 545-552.
- Whittaker, R.H. (1956). Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs*, 26: 1-80.
- Whittaker, R.H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30: 279-338.



La diversidad beta: medio siglo de avances

Beta diversity: half a century of advances

Jaime M. Calderón-Patrón[✉], Claudia E. Moreno e Iriana Zuria

Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Apartado postal 69-1, 42001 Pachuca, Hidalgo, México.
[✉]entropiajaim@yaho.com

Resumen. Se presenta una revisión de las principales tendencias que el estudio de la diversidad beta ha tenido a lo largo de más de 50 años, a partir de la propuesta del concepto y hasta las revisiones del tema realizadas recientemente. Es notable el incremento de publicaciones, en especial en la última década, donde se discuten y proponen sus métodos de análisis, aproximaciones de estudio, así como los conceptos y fenómenos biológicos relacionados. Este fructífero trabajo en la generación de ideas y conocimientos ha provocado un cambio importante en la conceptualización y en la forma de apreciar y analizar la diversidad beta, dando lugar a un marco de trabajo renovado y fresco, con un enorme potencial de aplicación en ecología, biogeografía y biología de la conservación.

Palabras clave: biodiversidad, comunidades, recambio de especies, composición de especies, similitud, amidamiento, diversidad verdadera.

Abstract. We review the main advances that the study of beta diversity has had for over 50 years, since its proposal and until the latest reviews. The increase in the number of publications is remarkable, especially in the last decade, and in these papers many authors discuss and propose methods for analysis, research approaches, as well as basic concepts and related biological phenomena. This fruitful task in the generation of ideas and knowledge has radically changed the ways in which beta diversity is conceptualized, appreciated, and analyzed, resulting in a renovated and fresh framework, with an enormous potential for application in ecology, biogeography, and conservation biology.

Key words: biodiversity, communities, species turnover, species composition, similarity, nestedness, true diversity.

Desde hace poco más de 50 años, cuando fue acuñado el término de *diversidad beta* (β) como uno de los componentes de la diversidad de especies en una región (Whittaker, 1956, 1960), su conceptualización ha sido poco clara y se han generado diferentes definiciones y métodos para cuantificarla, mismos que hasta hace poco no habían sido evaluados apropiadamente (Jurasinski et al., 2009), lo que motivó que en la última década surgieran diferentes esfuerzos que han contribuido a comprender la diversidad β (e.g. Vellend, 2001; Koleff et al., 2003a, 2003b; Legendre et al., 2005; Jost, 2006, 2007; Jurasinski et al., 2009; Moreno y Rodríguez, 2010, 2011; Tuomisto, 2010a, 2010b, 2010c, 2011; Anderson et al., 2011). Gracias a estas aportaciones, actualmente tenemos más claridad acerca de los distintos fenómenos biológicos que han sido relacionados y en ocasiones confundidos con la idea original de diversidad β . El concepto de diversidad β también tiene gran relevancia en ecología y biogeografía para comprender, cuantificar y valorar la diversidad biológica, y puede considerarse como un concepto clave para entender el funcionamiento de los

ecosistemas, para la conservación de la biodiversidad y para el manejo de los ecosistemas (Legendre et al., 2005).

El objetivo de este trabajo es dar a conocer las aproximaciones más sobresalientes relacionadas con la diversidad β , a estudiantes, investigadores y a un público no familiarizado con la literatura reciente sobre el tema. Por lo tanto, decidimos no incluir aquí los métodos de análisis utilizados para evaluar la diversidad β y los fenómenos relacionados con ella, ni adoptamos ninguno de los conceptos ni propuestas metodológicas compiladas. Para los interesados, la antología más completa a la fecha de medidas de análisis se puede consultar en los trabajos de Tuomisto (2010a y 2010b) y Anderson (2011). El presente ensayo aborda los conceptos columnares de la diversidad β , y para ello se decidió dividir el trabajo en 3 etapas que muestran 1) el origen del concepto; 2) la expansión del concepto y la proliferación de medidas, y 3) los esfuerzos enfocados hacia una síntesis del concepto. Además, se exponen parte de las tendencias actuales del estudio de la diversidad β .

Etapas. 1. El origen del concepto. El concepto de diversidad β lo sugiere Robert H. Whittaker por vez primera en 1956, sin darle un nombre en particular, al estudiar la variación

Recibido: 06 junio 2011; aceptado: 16 marzo 2012

en la composición de la vegetación en un gradiente altitudinal de la cordillera de las Great Smoky Mountains, en el sureste de los Estados Unidos de América (Whittaker, 1956). Sin embargo, el término diversidad β fue acuñado en 1960 por el mismo Whittaker en el artículo "Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California", donde analiza la diversidad de la flora de esa zona, encontrando que la riqueza de especies se incrementa desde la costa hacia el interior del continente (Whittaker, 1960). De acuerdo con Whittaker (1960), este cambio en la composición de especies es producto de la diversidad de sitios individuales y de la diferenciación relativa de los patrones de diversidad de la vegetación a lo largo de una mezcla de gradientes topográficos de humedad. Estos 2 factores motivaron a Whittaker (1960) la necesidad de distinguir 3 aspectos o niveles de la diversidad de especies en las comunidades naturales:

...1) la riqueza en especies de un sitio o comunidad particular, o de un estrato dado o grupo de organismos de un sitio (*diversidad alfa* α); 2) la magnitud de cambio en la composición de las comunidades o el grado de diferenciación entre comunidades, en relación con un gradiente ambiental complejo o a patrones ambientales (*diversidad beta*, β); y 3) la diversidad de especies de un número de muestras o de comunidades para algún grupo de ambientes, los cuales están de tal forma combinados que el valor de diversidad (*diversidad gamma*, γ) es el resultado tanto de las diversidades α como de la diversidad β de estas muestras.

La complejidad del concepto de diversidad β ya la percibía Whittaker (1972), como lo demuestran sus siguientes frases:

Las diversidades β , en contraste con las diversidades α y γ , que son de un carácter dimensional diferente, están basadas en tasas o diferencias. Para diferentes propósitos de investigación dichas tasas o diferencias tienen que ser medidas a lo largo de clinas particulares o para un conjunto de muestras, difiriendo una de otra a lo largo de varios ejes de hábitat o del hiperespacio de la comunidad. Por lo tanto, diferentes aproximaciones son posibles para evaluar la diversidad β .

Esta complejidad conceptual llevó a Whittaker (1977) a clasificar los diferentes tipos de la diversidad de especies en 2 grandes grupos: diversidades de inventarios y diversidades de diferenciación. En el primero, coloca las diversidades α y γ , y en el segundo la diversidad β . Influenciado por aspectos relacionados con la diversidad β propuestos por otros autores (e.g. MacArthur, 1965; Cody,

1975) y por la complejidad misma del concepto, Whittaker modifica su propia definición de diversidad β (utilizando por primera vez el término de paisaje), y la define como "la magnitud de cambio en la composición de las especies a lo largo de un gradiente ambiental o entre diferentes comunidades en un paisaje" (Whittaker, 1977).

A la par de estas diferentes conceptualizaciones de la diversidad β , Whittaker sugirió varias formas de medirla: 1) la fórmula $\beta = \gamma/\alpha$, donde la diversidad β es resultado de la diversidad γ dividida entre la diversidad α promedio; 2) el porcentaje de similitud entre pares de muestras y 3) las unidades de cambio medio (*half-change*) de la similitud con la distancia (Whittaker, 1956). Un cambio medio se define como la distancia necesaria para reducir la similitud entre comunidades en un 50% (Fig. 1).

Paralelamente, el ecólogo Robert H. MacArthur (1965) desarrolló ideas similares sobre el cambio en la composición de especies, describió un patrón de diversidad de especies dentro y entre hábitats con referencia a la teoría de biogeografía de islas, según la cual conforme una isla se va saturando de especies, éstas van restringiendo su hábitat poco a poco. Con este proceso, durante los estadios iniciales de colonización, la diversidad de especies será totalmente dentro de un hábitat, ya que los primeros colonizadores tendrán la posibilidad de ocupar toda la isla, y conforme más especies llegan, la distribución de las mismas se irá restringiendo de acuerdo con sus requerimientos fisiológicos, lo que provocará un incremento de la diversidad entre hábitats. MacArthur (1965) menciona además que en los trópicos existen más áreas compuestas por varios tipos de hábitats, con una mayor diversidad, que en las zonas templadas, y añade que eso se debe a una subdivisión más fina de los hábitats, más que a un incremento notable de la diversidad dentro de los hábitats. No obstante, MacArthur no desarrolló el concepto de diversidad entre hábitats con mayor detalle ni los métodos para su medición, por lo que sus ideas no trascendieron tanto como las de Whittaker en la consolidación del concepto de diversidad β como tal.

Whittaker (1956 y 1960) propuso 2 conceptos relacionados con la diversidad β que hoy siguen vigentes: el decaimiento de la similitud con la distancia (*distance decay in similarity*) y el recambio de especies (*species turnover*). *Decaimiento de la similitud con la distancia*. Este fenómeno se presenta cuando la similitud en la composición de especies entre 2 sitios disminuye conforme se incrementa la distancia entre ellos (Whittaker, 1956; Nekola y White, 1999). Este patrón está íntimamente relacionado con las unidades de cambio medio de la similitud con la distancia a lo largo de un gradiente ambiental (Fig. 1), ya que si la similitud disminuye con la distancia, el recambio de especies (explicado en la siguiente sección) aumenta con la distancia (Fig. 2). El análisis del patrón de disminución de

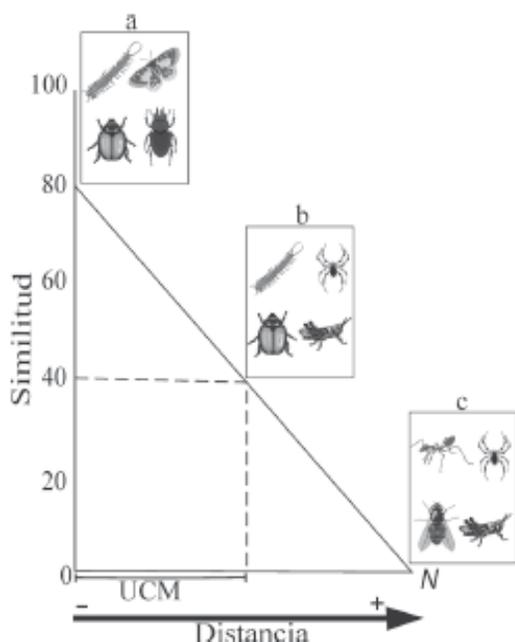


Figura 1. Medición de la diversidad beta con unidades de cambio medio. Comunidades hipotéticas (a, b, c) con una distancia de N . La similitud en la composición de especies disminuye conforme aumenta la distancia entre las comunidades. La distancia a la cual la similitud disminuye a la mitad (de 80 a 40%) representa una unidad de cambio medio (UCM), lo que constituye una medida de diversidad beta (Whittaker, 1960).

la similitud con la distancia se puede realizar mediante un modelo lineal o no lineal, o mediante la tasa de recambio, que es la pendiente estimada de la relación entre la similitud y la distancia (Anderson et al., 2011). Uno de los pioneros en estudiar el decaimiento de la similitud con la distancia a diferentes escalas fue Preston (1960), quien observó que la tasa de recambio de la composición de especies de aves a través del espacio dentro de un continente, es menor que a través de los continentes. Preston, atribuye esta alta tasa de recambio a través de los continentes a la diversificación evolutiva (especiación) entre faunas como un resultado de limitación en la dispersión y a las bajas tasas de recambio de las especies de aves dentro de los continentes como un resultado de la variación ambiental (Preston, 1960).

Para explicar el patrón de decaimiento de la similitud con la distancia se han propuesto 3 mecanismos principales. El primer mecanismo por el cual este patrón podría presentarse son las condiciones ambientales que cambian conforme aumenta la distancia, es decir, hay una disminución de la similitud ambiental con la distancia, lo que implica que haya una separación de las especies con diferentes características fisiológicas, que con el paso del tiempo provocan que la composición de especies sea relati-

vamente predecible de acuerdo con el tipo de ambiente. El proceso se ha explicado mediante el modelo de diferencia de nicho (Nekola y White, 1999; Soiminen et al., 2007). El segundo depende de la configuración del ambiente (el contexto espacial y el tiempo), pues esta configuración influye en el movimiento de las especies. A mayor número de barreras, la similitud decrece más abruptamente que en un sitio topográficamente abierto y homogéneo (Nekola y White, 1999; Soiminen et al., 2007). El tercero depende de la capacidad de dispersión de las especies pues la relación similitud-distancia ocurre aun si el ambiente es totalmente homogéneo, debido a las diferencias en la vagilidad de las especies (teoría de la neutralidad). Estos mecanismos no son mutuamente excluyentes y el patrón de decaimiento de la similitud con la distancia existe, probablemente en la mayoría de las comunidades, controlado conjuntamente por procesos basados en el nicho, en la configuración espacial y en la neutralidad (Nekola y White, 1999; Soiminen et al., 2007).

En un trabajo reciente, Martiny et al. (2011) analizan el decaimiento de la similitud con la distancia, retoman las ideas generadas por Preston (1960) y analizan la relación entre el decaimiento con la distancia y la escala geográfica en bacterias de los sedimentos de marismas. Contrario a lo esperado, la distancia geográfica tuvo un fuerte efecto sobre la similitud de la comunidad dentro de las marismas (escala local), pero no entre marismas de una costa (escala regional), ni entre continentes. Como en los macroorganismos, los causantes de la diversidad β de bacterias de las marismas depende de la escala espacial; sin embargo, en

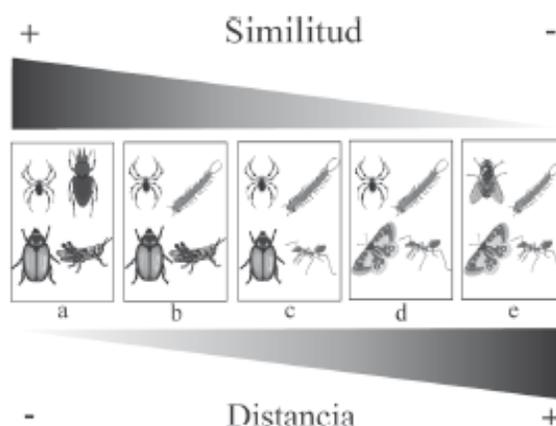


Figura 2. Patrón de decaimiento de la similitud entre comunidades conforme aumenta la distancia. Comunidades hipotéticas (a, b, c, d, e) ordenadas a través de gradiente espacial. La similitud en la composición de especies disminuye conforme aumenta la distancia entre las comunidades.

bacterias no se presenta diversificación evolutiva de taxa a escala continental (Martiny et al., 2011).

La diversidad β y el recambio de especies. No fue sino hasta el año 2001 cuando Vellend proporcionó evidencias estadísticas de que la diversidad β *per se* y el recambio de especies son fenómenos diferentes (aunque evidentemente relacionados) que se deben utilizar y calcular de forma diferente. Vellend (2001) argumenta que el recambio debe conceptualizarse como la tasa o magnitud de cambio en la composición de especies a lo largo de gradientes ambientales o espaciales predefinidos, lo cual implica que existe algún tipo de estructura en el paisaje que modela la variación en la composición de especies entre los sitios de muestreo. De acuerdo con Vellend (2001), cuando el cambio en la composición de especies a lo largo de gradientes ambientales o espaciales es el principal interés, el uso de medidas como el índice de β de Whittaker (1960), y medidas derivadas de este índice, son inapropiados, ya que la forma más adecuada para evaluar el recambio de especies es a través de relaciones de distancia y similitud que pueden calcularse entre pares de sitios de acuerdo con su disposición en el gradiente, lo cual los hace más confiables para detectar diferencias graduales en el recambio de especies (Vellend, 2001).

En trabajos recientes (Moreno y Rodríguez, 2010; Tuomisto, 2010a, 2010b, 2011; Anderson et al., 2011) se reconoce el recambio de especies como un fenómeno biológico particular; también se reconoce que el recambio de especies es uno de los fenómenos que se han albergado bajo el término sombrilla “diversidad β ” (Fig. 3). Para algunos, el recambio de especies es el cambio en la composición y estructura de las comunidades de una unidad de muestreo a otra a lo largo de un gradiente espacial, temporal o ambiental (Vellend, 2001; Moreno y Rodríguez, 2010; Anderson et al., 2011). Para Tuomisto (2010a, 2011) el recambio de especies incluye a todo un subgrupo de medidas de disimilitud o diferenciación en la composición de especies que pueden expresarse en función de la partición aditiva de la diversidad gamma (véase en Etapa 3, el apartado β como un componente de la diversidad gamma y el concepto de β “verdadera”).

Otros fenómenos distintos al recambio de especies han permanecido bajo los términos “ β ” (Vellend, 2001), “ β verdadera” (Tuomisto, 2010a, 2010b), “variación” (Anderson et al., 2011) y “diferenciación” de ensamblajes de especies (Jost et al., 2011). En estos fenómenos se incluye la diferenciación en la composición de especies cuando no hay un orden direccional en las muestras, por ejemplo cuando se analiza la diversidad β entre los tipos de vegetación de un paisaje. La gran diferencia radica en que el recambio de especies implica una direccionalidad en la secuencia de las muestras, a raíz de un gradiente. Desde otro punto de

vista, el recambio de especies se ha considerado como un componente, que junto con el anidamiento, dan lugar a la “diversidad β ” (Baselga, 2010a), como se explica más adelante en el apartado $\beta = \text{recambio} + \text{anidamiento}$.

Etapa 2. Proliferación de medidas y expansión del concepto. Después de las aportaciones iniciales de Whittaker (1956 y 1960) y MacArthur (1965), se fueron desarrollaron distintas aproximaciones para analizar el cambio en la composición de especies de las comunidades. En términos generales, esta etapa es donde se proponen diversas medidas de β y donde se evidencia lo confuso del concepto. A continuación se mencionan algunas de las que a nuestro parecer incluyen gran parte de la vasta gama de valiosos trabajos realizados sobre la diversidad β o fenómenos relacionados con ella.

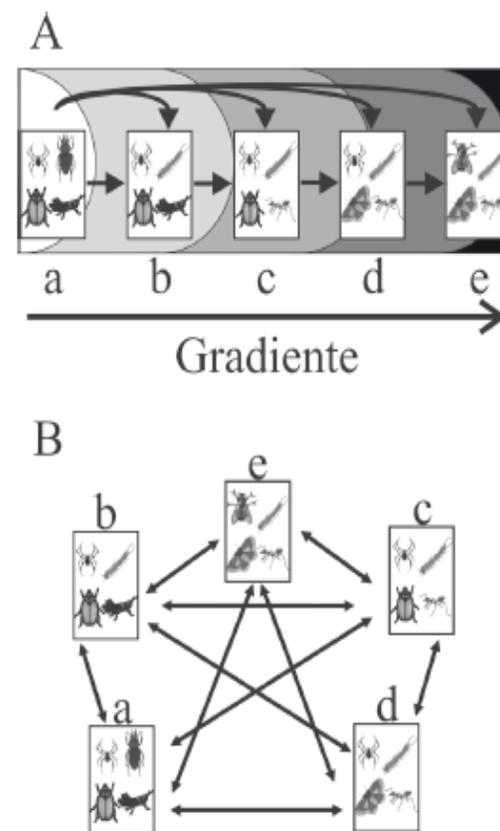


Figura 3. Fenómenos biológicos que han sido citados como diversidad beta. A, recambio de especies, cambio en la composición de especies entre comunidades (a, b, c, d, e), siguiendo la dirección de un gradiente espacial, temporal o ambiental; B, diferenciación o variación, mide el cambio en la composición de especies entre comunidades que no están inmersas en un gradiente, y por lo tanto no hay direccionalidad en el orden del muestreo.

Clasificación de las distintas variantes de la diversidad β . El primer intento de comparar diferentes medidas de diversidad β fue el trabajo de Wilson y Shmida (1984), quienes analizan 6 índices de diversidad β : el índice de Whittaker, el índice de Cody, 3 índices propuestos por Routledge y 1 propuesto por ellos mismos. Los criterios de evaluación del desempeño de estos índices fueron 4: 1) que el resultado del índice esté acorde con la noción intuitiva de recambio en la comunidad; 2) que posea la propiedad de aditividad; 3) que tenga independencia del valor de diversidad α y 4) que sea independiente del tamaño de muestra. Los resultados mostraron que el índice de Whittaker y el propuesto por ellos cumplieron con los 4 criterios de buen desempeño. Este trabajo lo retomó Magurran (1988) para sintetizar las diferencias entre los índices de diversidad β existentes y sus propiedades.

Koleff et al. (2003a) realizaron una de las revisiones más completas de las medidas de diversidad β utilizadas para datos de presencia-ausencia entre pares de sitios. Estos autores analizan 24 índices de diversidad β de acuerdo con su respuesta en la variación de los porcentajes de 3 componentes básicos: 1) porcentaje de las especies compartidas por un par de sitios; 2) porcentaje de especies presentes exclusivamente en el sitio vecino y 3) porcentaje de especies presentes sólo en el sitio focal. Como resultado de este análisis, Koleff et al. (2003a) proporcionan una clasificación de índices en 4 grupos: 1) medidas de continuidad y pérdida; 2) medidas de gradientes de riqueza de especies; 3) medidas de continuidad y 4) medidas de ganancia y pérdida (medidas de recambio, que se enfocan en identificar diferencias en la composición más que diferencias en la riqueza de especies). Los autores señalan que el índice de diversidad β más utilizado es el de Whittaker. Además, mencionan que la mayoría de los estudios sólo utilizan 1 índice de diversidad y que las medidas de diversidad β menos utilizadas son las de ganancia y pérdida (recambio de especies). Los 4 grupos distinguidos en este trabajo para 24 índices mostraron la redundancia de los mismos, lo que evidenció la confusión en el uso de las medidas, que la conceptualización de la diversidad β había sido insuficiente y que era necesario un trabajo más exhaustivo para evitar la proliferación de medidas similares.

Relaciones especie-área. Si bien la relación especie-área no surgió originalmente vinculada al concepto de diversidad β , la pendiente de dicha relación (z), ha sido relacionada con la diferenciación en la composición de especies (Westoby, 1993; Rosenzweig, 1995; Crawley y Haral, 2001; Arita y Rodríguez, 2002; Rodríguez y Arita, 2004). Un valor alto de z corresponde a una rápida acumulación de especies conforme se incrementa el área, indicando tasas elevadas de recambio de especies entre sitios que componen una región más grande (Arita y Rodríguez, 2002).

Además, se ha registrado una relación directa entre la pendiente de las relaciones especie-área y los patrones del tamaño de distribución de las especies. El valor de la pendiente no cambia en intervalos pequeños, pero sí lo hace cuando los intervalos son grandes, lo que implica que si la escala varía, también lo hacen los patrones de distribución de las especies y el recambio de las mismas. Esta forma de cuantificar la diversidad β o recambio de especies ha sido utilizada por varios autores con diferentes grupos biológicos y distintos propósitos, aunque en la mayoría de los casos se ha empleado para evaluar el cambio en la composición de especies entre comunidades a través de un gradiente (Arita y Rodríguez, 2002; Qian y Ricklefs, 2007). Sin embargo, otros autores critican la validez de dicha pendiente como medida de diversidad β (Connor y McCoy, 1979; Scheiner et al., 2011). Por supuesto, esta aproximación tiene un vasto potencial de aplicación en macroecología y biogeografía, por lo que merece aún un análisis profundo.

Anidamiento. Otra de las aproximaciones utilizadas para analizar el cambio en la composición de las comunidades es el anidamiento. Los análisis de conjuntos anidados fueron propuestos para describir patrones de composición de especies entre biotas continentales y entre hábitats aislados, como islas o paisajes fragmentados y el anidamiento fue atribuido a tasas diferenciales de extinción y colonización. Sin embargo, diversos fenómenos determinísticos o estocásticos pueden también llevar a la formación de un sistema anidado (Wright y Reeves, 1992; Ulrich et al., 2009). Se ha propuesto que el anidamiento puede ser resultado de factores como el muestreo pasivo, el anidamiento del hábitat, el aislamiento espacial y el área (Wright et al., 1998). El muestreo pasivo ocurre cuando los parches de diversos tamaños presentan una tendencia a ocuparse por las especies más abundantes o comunes, ya que si la probabilidad de que una especie colonice un sitio es igual a su abundancia regional, entonces las especies más abundantes tendrán una mayor probabilidad de colonizar muchos más parches de los que ocuparían especies con densidades bajas. Otro factor es el anidamiento del hábitat, causado principalmente por la fragmentación del mismo, en este caso las especies se encuentran anidadas porque sus hábitats también lo están. En el caso del aislamiento espacial, entre mayor distancia haya entre la comunidad fuente y la receptora de especies, el anidamiento será menor, puesto que a mayor aislamiento, mayor dificultad para que las especies superen esta barrera. Finalmente, el área también influye sobre el anidamiento ya que, en un conjunto de parches, los que presenten áreas mayores tendrán mayor número de especies y conforme va disminuyendo el área de los mismos también lo hace la riqueza (Wright et al., 1998).

En términos generales, existen 3 restricciones principales que limitan el anidamiento, todas ellas relacionadas con variación en la homogeneidad, ya que cualquier causa que introduzca heterogeneidad en el sistema minimizará en algún grado el anidamiento (Wright y Reeves, 1992). La primera es la heterogeneidad en la distribución de las especies, que puede deberse a endemismos y a variación geográfica en las fuentes de especies. La segunda es la historia, pues el ensamblaje de las comunidades puede estar influenciado por eventos del pasado: si los sitios tienen diferentes historias biogeográficas o han presentado diferentes procesos de desarrollo de la comunidad, el resultado serán comunidades de especies heterogéneas. Y la tercera es la heterogeneidad espacial en el medio, que puede causar variación geográfica en la distribución de especies. También pueden ser importantes el estado o condición actual de los parámetros poblacionales de las especies y la calidad de los hábitats (Wright y Reeves, 1992).

Etapas 3. Hacia una síntesis conceptual de beta y fenómenos relacionados. Los trabajos mencionados con anterioridad proporcionan evidencia de la proliferación de conceptos y métodos para medir la diversidad β . A continuación se exponen las principales novedades conceptuales y metodológicas surgidas recientemente, tales como el análisis de patrones espaciales de la diversidad β y de los factores que pueden determinar sus causas, la predicción de especies compartidas entre 2 comunidades de Chao et al. (2005), la partición de la diversidad β en sus componentes de recambio y anidamiento de Baselga (2010a), así como la partición aditiva y multiplicativa de la diversidad γ y el concepto de la diversidad verdadera de Jost (2006, 2007). Además, se presentan las revisiones conceptuales más importantes propuestas por Jurasinski et al. (2009), Tuomisto (2010 a, b y c) y Anderson et al. (2011).

Explicación de los factores que originan e influyen en la diversidad β . Además de la búsqueda de conceptos y medidas uniformes del cambio en la composición de especies entre comunidades, se han propuesto métodos para conocer los fenómenos que originan este cambio. De acuerdo con Legendre et al. (2005), las principales hipótesis con las que actualmente contamos para explicar las causas de la diversidad β son: 1) la composición de especies es uniforme sobre áreas grandes, por lo que la diversidad β es nula; 2) la composición de especies fluctúa aleatoriamente en una forma autocorrelacionada dada la capacidad de dispersión de las especies (dispersión histórica) y 3) la distribución de las especies está relacionada con las condiciones ambientales (control ambiental). Estas hipótesis pueden ser probadas por medio de la partición de la variación de la composición en las comunidades con respecto a funciones de variables ambientales y espaciales, a través de 2 enfoques basados en estadística multivariada. El pri-

mero es el enfoque de Mantel, con el cual se analiza la correlación (prueba de Mantel) entre la matriz de similitud en la composición de especies entre muestras, y la matriz de similitud en variables ambientales entre muestras. El segundo enfoque consiste en utilizar la suma de cuadrados de una base de datos de la composición de una comunidad, la cual se particiona correctamente por ordenación canónica (Legendre et al., 2005). Este es el enfoque llamado de "datos crudos" (*raw data approach*) porque la información inicial del análisis es una tabla con los datos de abundancia por especie de cada sitio de muestreo, y otra tabla con medidas de variables ambientales en los mismos sitios de estudio. Este segundo enfoque permitió a Legendre et al. (2005) generar un concepto de β diferente, definiéndola como "la varianza en la composición de especies entre sitios en una región geográfica". Además, Legendre et al. (2005) proponen un marco conceptual para entender las causas que originan la diversidad β en 3 niveles de abstracción: 1) variación en la identidad de las especies en el nivel de comunidades (diversidad α); 2) variación de la composición de las comunidades entre sitios (diversidad β) y 3) variación en la diversidad β entre grupos de sitios. Dichos autores concluyen que para el segundo nivel de abstracción, la partición canónica es el procedimiento adecuado para dividir la variación de la composición de una comunidad entre componentes espaciales y ambientales, y para probar hipótesis sobre el origen y mantenimiento de la variación entre sitios, mientras que el enfoque de Mantel es apropiado para hipótesis relacionadas con el tercer nivel de abstracción (Legendre et al., 2005). Tuomisto y Roukoinen (2006) criticaron la propuesta anterior, difiriendo en el uso de términos básicos, como *analizar* y *explicar*, ya que consideran que estos términos llevan implícitos distintos razonamientos y la forma en que fueron utilizados por Legendre et al. (2005) confunde y provoca que se generen percepciones equivocadas de la forma en que se analiza el cambio en la composición de especies de una base de datos. Tuomisto y Roukoinen (2006) también difieren en los niveles de abstracción propuestos por Legendre et al. (2005); argumentan que el primer nivel no debe ser igual a la diversidad α si no que se debe hablar de composición, ya que la riqueza puede ser la misma pero no la composición.

El artículo de Tuomisto y Roukoinen (2006) generó un foro de discusión en la revista *Ecology* (Laliberté, 2008; Legendre et al., 2008; Pélissier et al., 2008; Tuomisto y Roukoinen, 2008). Las conclusiones del mismo apoyaron la propuesta original de Legendre et al. (2005), argumentando que el uso de distintos términos básicos no alteraba de manera puntual los resultados de su propuesta de análisis, y que la modificación de Tuomisto y Roukoinen (2006) a los niveles de abstracción no responde a las preguntas expresadas por Legendre et al. (2005) sobre

la validez matemática de la partición de la variación sobre matrices de distancia, debido a que se aplicó una definición inadecuada del concepto de autocorrelación espacial (Laliberté, 2008). En términos generales, las propuestas de Tuomisto y Ruokolainen (2006, 2008) no demostraron ser mejores que la propuesta original de Legendre et al. (2005); por lo tanto, la propuesta de estos autores permanece vigente como una importante aportación a la forma de analizar la diversidad β y los factores que la generan.

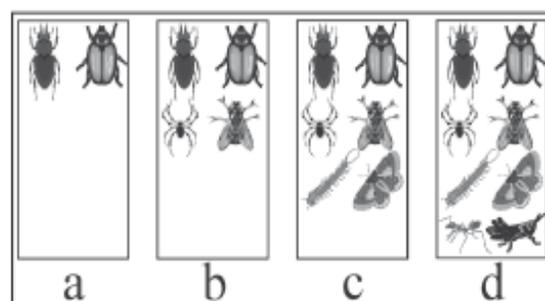
Predicción de la diversidad β entre comunidades con esfuerzo de muestreo insuficiente. Una opción que consideramos interesante para complementar los análisis de la diversidad β son los estimadores del número de especies compartidas entre 2 comunidades propuestos por Chao et al. (2005). Dichos autores mencionan que cuando se evalúa la diversidad β entre comunidades no se suele considerar que, si el esfuerzo de muestreo es insuficiente, pueden existir especies que aún no han sido registradas en los inventarios, y estas especies faltantes podrían ser compartidas entre las comunidades. En términos generales, cuando el esfuerzo es insuficiente para registrar inventarios completos, la diversidad β tiende a sobreestimarse. Por ello, la propuesta tiene gran relevancia ya que permite estimar cuántas especies faltan por registrar en cada comunidad, y cuántas de éstas podrían compartirse entre comunidades, derivando así estimadores del cambio en la composición de especies entre 2 comunidades. Estos estimadores se encuentran incluidos en el programa SPADE (Chao y Shen, 2010) y en el programa EstimateS (Colwell, 2009).

$\beta = \text{recambio} + \text{anidamiento}$. El análisis de conjuntos anidados se ha utilizado como herramienta ecológica para describir patrones de presencia de especies y de las causas que los provocan. En un sistema anidado (Fig. 4), la composición de especies en ensambles pequeños es una submuestra de la composición de especies de ensambles grandes (Ulrich et al., 2009). Por ejemplo, la fragmentación del hábitat genera patrones anidados porque los paisajes quedan caracterizados por parches que difieren en tamaño y en su grado de aislamiento (Martínez-Morales, 2005). De acuerdo con algunos autores, el anidamiento dentro de paisajes fragmentados lo causan principalmente secuencias ordenadas de extinción (Ulrich et al., 2009). Sin embargo, todas las explicaciones para los subconjuntos anidados dentro de matrices geográficas pueden percibirse como variaciones ordenadas de extinción y colonización a lo largo de gradientes ambientales o biológicos de los parches bajo estudio.

Una de las aportaciones más recientes al análisis de la diversidad β la realizó Baselga (2010a), al proporcionar evidencia de que la diversidad β puede entenderse como el resultado de 2 fenómenos: la diferenciación en la composición de especies (fenómeno al que Baselga llama *turnover*

o recambio) y el anidamiento entre comunidades con diferente número de especies. Contrario al anidamiento, el recambio implica la sustitución de unas especies por otras como consecuencia del arreglo espacial o de restricciones espaciales y/o históricas. Baselga (2010a) mide la diversidad β total para un conjunto de comunidades con el índice de similitud de Sorensen (β_{sor}), con el cual se puede describir la diferenciación espacial y las diferencias en riqueza de especies entre las comunidades (Koleff et al., 2003a). El principal aporte de Baselga es que logra dividir esta diversidad β total en 2 componentes independientes: 1) la diferenciación en la composición de especies, medida con el índice de Simpson (β_{sim}), que describe la variación sin la influencia de gradientes de riqueza y 2) el anidamiento (β_{nes}). Baselga (2010a) propone el índice β_{nes} para el componente de anidamiento con el siguiente razonamiento: cuando 2 comunidades presentan la misma riqueza de especies, no existe anidamiento entre ellas, por lo que

A Sistema anidado



B Sistema no anidado

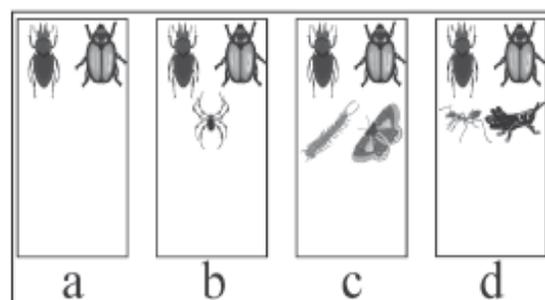


Figura 4. Comunidades (a, b, c, d) con distinto grado de anidamiento en su composición de especies. A, sistema anidado; la composición en comunidades con pocas especies es una submuestra de la composición en comunidades más ricas en especies; B, sistema no anidado; las comunidades ricas en especies no incluyen todas las presentes en las comunidades con menor riqueza.

la diversidad β deberá ser originada por diferencias en la composición de especies. En estas circunstancias, el resultado de β_{sor} y β_{sim} es el mismo. Sin embargo, cuando las comunidades presentan un número diferente de especies, el resultado de ambos índices ya no es el mismo; por lo tanto, no toda la diversidad β será originada por diferencias en composición de especies y esto significa que el factor de anidamiento se encuentra presente. Baselga (2010a) aplica una partición aditiva de la diversidad β , tanto para pares de sitios como para múltiples sitios.

Leprieur et al. (2011) utilizan la aproximación de Baselga (2010a) para estudiar los patrones de diversidad β de peces de agua dulce a escala global. Detectan que la contribución relativa de la diferenciación en la composición de especies y del anidamiento depende de la ubicación geográfica, y encuentran patrones que reflejan la influencia de cambios climáticos durante el Cuaternario. En dicho trabajo, la partición aditiva de la diversidad β en sus componentes (diferenciación y anidamiento) es esencial para revelar el papel de los factores históricos y ecológicos en los patrones actuales de diversidad β .

La aplicación de esta propuesta resulta particularmente importante en el manejo y conservación regional, ya que además de saber cuál sitio presenta mayor diversidad α dentro del paisaje, es importante conocer si la diversidad β entre sitios es producto del anidamiento, de la diferenciación en la composición de especies, o de ambos fenómenos. La diferenciación en la composición implica la presencia de barreras o patrones de diferenciación selectiva entre las biotas, mientras que el anidamiento no. Para las estrategias de manejo, la presencia de una elevada diferenciación requiere la selección de múltiples sitios para la conservación, mientras que el anidamiento podría indicar que un número reducido es adecuado (Baselga, 2010a).

Sin embargo, Almeida-Neto et al. (2012) critican el método propuesto por Baselga y argumentan que en realidad β_{nes} no mide el anidamiento y que este índice es sensible al tamaño de la base de datos y a la forma del llenado de la misma, por lo que el índice puede cambiar su valor cuando el anidamiento no lo hace. De acuerdo con Almeida-Neto et al. (2012), la aportación de Baselga es útil para determinar cómo las diferencias en la riqueza de especies que no son originadas por el recambio de especies contribuyen con la diversidad β a lo largo de gradientes espaciales, temporales o ambientales; sin embargo, no lo es para cuantificar el anidamiento, ya que éste es un caso especial de disimilitud en la composición de especies debido a una pérdida o ganancia ordenada de especies.

β como un componente de la diversidad y el concepto de β "verdadera". Whittaker (1960) planteó el siguiente razonamiento: si conocemos el promedio de la diversidad dentro de un conjunto de comunidades o muestras (diversidad α), se puede obtener la diversidad total representada por la totalidad de las muestras (diversidad γ) como el resultado de la multiplicación de la diversidad α por la diversidad β . Este razonamiento ($\gamma = \alpha \times \beta$) se conoce como la partición multiplicativa de la diversidad γ en sus componentes α y β . La medida de diversidad β derivada de este razonamiento ($\beta = \gamma/\alpha$) ha sido muy utilizada en ecología y biogeografía y corresponde a cuántas veces es más rica en especies una base de datos completa (diversidad γ o regional) que la riqueza que las unidades tienen en promedio (diversidad α promedio o local), por lo que es una medida de diferenciación relativa entre las diversidades α y γ (Tuomisto, 2010a).

Alternativamente, Lande (1996) propuso que la diversidad total de especies en una región (γ) puede ser dividida en componentes aditivos, de tal forma que la diversidad γ sea la suma de las diversidades α y β expresadas en las mismas unidades (partición aditiva de la diversidad γ en sus componentes α y β : $\gamma = \alpha + \beta$; de la cual se deriva que $\beta = \gamma - \alpha$). Este modelo aditivo se puede calcular con base en la riqueza de especies o en índices de diversidad, como el de Shannon o el de Gini-Simpson (Lande, 1996; Veech et al., 2002). Los impulsores de esta propuesta argumentan que las medidas tradicionales de β (las de γ/α , y aquellas basadas en el recambio o en la ganancia y pérdida de especies) proveen una estimación de β que no es comparable con α debido a que las unidades de ambas no son iguales: para α el número de especies es la unidad, pero β es adimensional (Veech et al., 2002). Además, muchas veces la diversidad β se deriva de comparaciones entre pares de muestras, mientras que la diversidad α promedio se calcula simultáneamente a partir de todas las muestras. Por su parte, la diversidad β medida por medio de la partición aditiva se expresa en las mismas unidades que las diversidades α y γ , por lo que puede compararse con ellas directamente (Veech et al., 2002). El valor de diversidad β obtenido mediante la partición aditiva de γ se refiere a la cantidad absoluta o total por la cual la diversidad γ o regional excede la diversidad promedio de las unidades de muestreo (Tuomisto, 2010a).

De acuerdo con Jost (2007), la partición aditiva de la diversidad presenta varias desventajas. Primero, cuando la diversidad se mide con medidas clásicas, como el índice de entropía de Shannon y el de Gini-Simpson y sus resultados con la partición aditiva en algunos casos son inadecuados. Segundo, para medidas de diversidad divididas por partición aditiva, la similitud entre sus componentes α y γ tiende a alcanzar la unidad (similitud total) cuando la diversidad α es alta, independientemente de la similitud entre los grupos. Tercero, cuando hay muchas comunidades, cada una dominada por una sola especie, la similitud aditiva resultante del índice de Gini-Simpson tiende a acercarse

a cero indicando una muy alta o completa diferenciación. Para evitar este tipo de problemas, Jost (2006, 2007) deriva las expresiones matemáticas correctas que cumplen con 5 supuestos básicos: 1) la diversidad β puede variar independientemente del valor de α ; 2) las diversidades α , β y γ pueden ser directamente comparables; 3) la diversidad α es la diversidad promedio obtenida de todas las comunidades del paisaje; 4) la diversidad β debe ser determinada completamente por las diversidades α y β , y 5) la diversidad α nunca podrá ser mayor que la diversidad γ . Para que una medida de diversidad cuente con estas propiedades, Jost (2006, 2007) propuso un marco matemático que permite la derivación de una definición general de diversidad β con números efectivos (también llamados números equivalentes). Los números efectivos son el número de elementos igualmente comunes, necesarios para producir un valor dado de diversidad. Siguiendo esta aproximación, la diversidad β "verdadera" (*true beta diversity*, de acuerdo con Jost, 2007) se mide como el número efectivo de comunidades o unidades de muestreo diferentes en la región, que corresponde al número de comunidades "virtuales" que podrían encontrarse en la región, cuando todas ellas fueran distintas en su composición de especies y mantuvieran la misma diversidad α promedio observada entre las comunidades de la región. Estas mismas unidades de medición fueron nombradas posteriormente "unidades de composición" (*compositional units*) por Tuomisto (2010a). En resumen, la diversidad β verdadera se obtiene cuando el número efectivo total de especies en un conjunto de datos (diversidad γ verdadera) se divide entre el número efectivo de especies promedio de las muestras (diversidad α verdadera). Bajo este esquema, la diversidad β verdadera tiene una interpretación uniforme, independientemente de cuál sea el índice de diversidad usado. La diversidad β mínima posible es una comunidad efectiva, cuando todas las comunidades son exactamente iguales, mientras que el número máximo posible es igual al número de comunidades totales N , cuando todas ellas son completamente diferentes en su composición de especies (Jost, 2006, 2007).

A diferencia de los índices de diversidad comunes, donde en ocasiones sus resultados no coinciden con patrones de diversidad intuitivamente esperados, los números efectivos sí dan resultados coherentes y cumplen con una serie de axiomas indispensables para una evaluación matemática robusta. Por ejemplo, las medidas de diversidad verdadera cumplen con el principio de replicación, según el cual, si tenemos N comunidades con igual riqueza de especies y con la máxima equidad en la distribución de sus abundancias, y si ninguna especie se comparte entre comunidades, entonces la diversidad del conjunto de estas comunidades será exactamente igual a N veces la diversidad de una sola comunidad (Jost, 2007; Jost et al., 2010).

Recientemente, Baselga (2010b) y Jost (2010) ponen a prueba la independencia matemática de las particiones aditiva y multiplicativa de la diversidad γ en sus componentes α y β . Ambos autores realizan su análisis con diferentes métodos y llegan a la misma conclusión: la única partición de la diversidad γ que produce un componente β totalmente independiente de la diversidad α es la partición multiplicativa. A pesar de que Veech y Crist (2010) y Anderson et al. (2011) argumentan que aún existe debate en cuanto a si la partición debe ser aditiva o multiplicativa, ya que consideran que ambas pueden ser útiles a pesar de sus limitaciones, distintos autores concuerdan en que la única forma de tener independencia entre los componentes α y β es por medio de la partición multiplicativa (Jost, 2006, 2007, 2010; Jost et al., 2010; Baselga, 2010b; Tuomisto, 2010a, 2010b, 2010c). Esta independencia es necesaria para analizar los procesos ecológicos y biogeográficos que originan y mantienen los componentes α y β (Wilson y Shmida, 1984; Baselga, 2010b).

Otra ventaja importante de la derivación de la diversidad β verdadera es que está íntimamente conectada con medidas de diferenciación en la composición de especies y de similitud entre comunidades (Jost, 2007; Jost et al., 2011). A través de distintas transformaciones, la diversidad β verdadera se relaciona con índices de similitud de uso común, como los de Jaccard, Sorensen y Morisita-Horn, por lo que es posible llegar a un marco unificado de análisis bajo el esquema de la diversidad β verdadera. Sin embargo, otros índices habituales como el de Bray-Curtis no se relacionan analíticamente con la diversidad β , por lo cual las conclusiones basadas en estos índices pueden resultar contrarias a las obtenidas con medidas de diversidad β verdadera (Jost, 2007; Jost et al., 2011).

Revisiones recientes. En los últimos años aparecieron varios trabajos con aportaciones novedosas que han contribuido en la búsqueda de la consolidación y unificación de criterios de la diversidad β y de los fenómenos que le han sido asociados. A continuación se mencionan las aportaciones más importantes.

Jurasinski et al. (2009) realizaron una revisión de conceptos confundidos con el término diversidad β , para lo cual analizan 73 publicaciones; mencionan que hay 2 grupos de medidas para la diversidad β : un grupo que incluye medidas que examinan la variación en la riqueza de especies (expresados como número de especies o por índices de riqueza a través de escalas), incluyendo la diversidad β , derivada tanto de la partición multiplicativa como de la partición aditiva. El otro grupo incluye coeficientes que analizan la variación en la composición de especies entre muestras (tomando en cuenta la distinción de las especies y/o su abundancia), donde se incluye la semejanza expresada por coeficientes de similitud/disimilitud.

Moreno y Rodríguez (2010) critican parcialmente esta clasificación argumentando que el recambio de especies no pudo ser identificado adecuadamente por Jurasinski et al. (2009) debido a algunas omisiones importantes en la revisión de literatura realizada por estos autores, que resultó ser incompleta. Por su parte, Tuomisto (2010c) hace un comentario sobre la propuesta de Moreno y Rodríguez (2010) coincidiendo en que el concepto de diversidad β se debe esclarecer y el recambio de especies diferenciarse de la diversidad β *per se*. En su comentario, Tuomisto (2010c) hace una síntesis y explica con analogías el concepto de diversidad β verdadera, ampliamente desarrollado en sus trabajos previos (Tuomisto, 2010a, 2010b).

En la compilación de Tuomisto (2010a, 2010b), constituida por 2 artículos seriados, se analizan desde el punto de vista teórico-matemático los conceptos y métodos para medir los diferentes fenómenos que se han albergado bajo el término “diversidad β ”, retomando las aportaciones más importantes a la fecha. Uno de los puntos centrales de estos trabajos es la separación de las diferentes medidas y métodos para cuantificar la diversidad β verdadera (véase sección: β como un componente de la diversidad gamma y el concepto de β “verdadera”), de las medidas que la autora denomina como “otros fenómenos relacionados con β ”. En la segunda parte de su trabajo, Tuomisto (2010b) analiza matemáticamente 5 formas diferentes de medir la diversidad β , para lo cual forma 2 grandes grupos: a) las que miden la heterogeneidad en la composición de la base de datos y b) las que miden el recambio efectivo de especies. En el primer caso se incluye la diversidad β verdadera y las tasas de la diversidad regional a la local; la primera mide el número de unidades de composición (comunidades efectivas) y la segunda, cuántas veces es más rica la región en especies efectivas que una comunidad promedio (Tuomisto, 2010b). El recambio efectivo de especies (cambio en la composición efectiva de la comunidad) incluye a su vez otros 3 fenómenos: 1) recambio absoluto de especies efectivas, que se refiere al número acumulado de especies efectivas que cambian entre todas las unidades composicionales de la base de datos; 2) el recambio de especies efectivas de Whittaker, que cuantifica el número de veces que la composición de especies efectivas cambia completamente a lo largo de todas las unidades composicionales y 3) recambio proporcional de especies efectivas, que mide qué proporción de la composición de especies efectivas de la base de datos completa cambia entre las unidades composicionales.

Otra clasificación de métodos relacionados con la diversidad β es la presentada en el trabajo de Anderson et al. (2011), quienes también revisan los conceptos más importantes de la diversidad β , así como los diseños de muestreo necesarios para estudiarla, dependiendo de la

pregunta a contestar y de los datos e información disponibles. Anderson et al. (2011) inician su trabajo separando claramente 2 conceptos albergados bajo el término “diversidad β ”, retomando la propuesta de Vellend (2001): recambio de especies (*turnover*) y variación (*variation*, a lo que Vellend, 2001, denomina diversidad β) (Fig. 3). Anderson et al. (2011) sugieren el uso de medidas clásicas de diversidad β , derivadas de la relación entre la diversidad α y γ , y también el uso de medidas multivariadas.

Una de las principales aportaciones de este trabajo es que, tanto para el concepto de recambio de especies como para el concepto de variación, proporciona esquemas conceptuales y de diseño de muestreo que permiten visualizar la pregunta de interés, la forma de abordarla y algunos métodos disponibles para analizarla. Anderson et al. (2011) analizan las implicaciones del uso de datos de presencia-ausencia (binarios) y el uso de datos de abundancia, y concluyen que los distintos tipos de datos son útiles para resaltar distintos fenómenos biológicos en la composición de las comunidades y pueden ser utilizados de acuerdo con la respuesta que se desee obtener. En sus conclusiones, Anderson et al. (2011) sugieren que el usuario utilice diferentes métodos para tratar de responder su pregunta, y de esta forma se podrán detectar cuáles son las mejores respuestas. Sin embargo, consideramos que esta sugerencia puede originar grandes confusiones y es necesario hacer hincapié en que la selección de los métodos de análisis debe basarse en una documentación profunda de sus implicaciones y supuestos, y que el uso de varios métodos puede confundir más que ayudar a su esclarecimiento.

Conclusiones y perspectivas

Dada la amplia variedad de conceptos y fenómenos biológicos que han sido estudiados bajo el término “diversidad beta”, cada uno analizado con métodos particulares, resulta muy complicado intentar obtener generalizaciones sobre el tema. Las discusiones recientes (especialmente en la última década) acerca de los conceptos y métodos utilizados para cuantificar la diversidad β , han sido fructíferas, ya que han permitido que el concepto sea analizado a fondo, registrando componentes inmersos en él que no habían sido reflexionados con anterioridad. Estos avances han dejado atrás el calificativo de Cenicienta atribuido a la diversidad β por Novotny y Weiblen (2005) y le han dado un papel protagónico en los estudios de ecología de comunidades y ecología geográfica, con un potencial importante de aplicación en biología de la conservación.

Nuevas ideas, y sobre todo nuevos métodos de análisis, seguirán generándose para fortalecer las bases teóricas de la diversidad β . Por ejemplo, todo lo que se ha presentado en este trabajo está basado en medidas neutrales de diversidad, que no consideran ningún tipo de diferenciación entre las especies de una comunidad. Aún es incipiente, pero ya

hay algunos trabajos que ofrecen medidas de la diversidad no neutrales para incluir, por ejemplo, diferenciación entre las especies por su historia evolutiva (Chao et al., 2010; Vellend et al., 2011). La diversidad β filogenética mide cómo varían las relaciones filogenéticas en el espacio o en el tiempo, de forma análoga a la manera en que la diversidad β mide cómo cambia la composición de especies (Graham y Fine, 2008). Constituye una línea de investigación novedosa para entender cómo cambia la estructura evolutiva de las comunidades, y al utilizarla como marco conceptual para algunos tópicos en ecología y evolución, abre la oportunidad de avanzar en el entendimiento de los mecanismos que originan y mantienen los patrones de la biodiversidad (Graham y Fine, 2008). Por otro lado, la diversidad β funcional mide la variabilidad en los caracteres funcionales de las especies entre distintos ensamblajes (Ricotta y Burrascano, 2008). Con esta filosofía de evaluación de las medidas de diversidad no neutrales continuarán desarrollándose distintas facetas de la diversidad β , como aproximaciones emergentes que brindarán insumos frescos para entender la diferenciación entre comunidades.

En este trabajo hemos compendiado las principales tendencias de la medida a lo largo de sus primeros 50 años. Por lo pronto, es una revisión actualizada del tema, incluyente de los conceptos y propuestas generales de estudio, pero excluyente de la explicación matemática de las medidas de análisis. La tarea pendiente es la revisión y aplicación correcta de los métodos disponibles, dependiendo de la pregunta, por parte de los usuarios que se interesen en el estudio práctico de la diversidad beta.

Agradecimientos

Las opiniones vertidas en este trabajo son el resultado de charlas con muchos colegas y amigos, a quienes estamos muy agradecidos por compartir sus ideas y resultados de investigación. Dos revisores anónimos aportaron ideas que mejoraron notablemente el contenido y la presentación del manuscrito. J. Calderón recibió una beca (374658/250634) del CONACYT para realizar sus estudios doctorales y este trabajo es parte de su tesis. La realización de este artículo fue posible gracias al apoyo del proyecto de ciencia básica SEP/CONACYT 84127.

Literatura citada

Almeida-Neto, R., D. M. B. Frensel y W. Ulrich. 2012. Rethinking the relationship between nestedness and beta diversity: a comment on Baselga (2010). *Global Ecology and Biogeography* 21:772-777.
Anderson, M. J., T. O. Crist, J. M. Chase, M. Vellend, B. D. Inouye, A. L. Freestone, N. J. Sanders, H. V. Cornell, L.

S. Comita, K. F. Davies, S. P. Harrison, N. J. B. Kraft, J. C. Stegen y N. G. Swenson. 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14:19-28.
Arita, H. y P. Rodríguez. 2002. Geographic range, turnover rate and the scaling of species diversity. *Ecography* 25:541-550.
Baselga, A. 2010a. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19:134-143.
Baselga, A. 2010b. Multiplicative partition of true diversity yields independent alpha and beta components; additive partition does not. *Ecology* 91:1974-1981.
Chao, A., R. L. Chazdon, R. K. Colwell y T. J. Shen. 2005. Un nuevo método estadístico para la evaluación de la similitud en la composición de especies con datos de incidencia y abundancia. *In* Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma. m3m-Monografías Tercer Milenio, vol. 4, G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.). Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA)/ Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Grupo Diversitas México y Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Zaragoza. p. 85-96.
Chao, A. y T. J. Shen. 2010. Program SPADE (Species Prediction and Diversity Estimation). Program and user's guide. <http://chao.stat.nthu.edu.tw/softwareCE.html>; última consulta: 18.V.2011.
Chao, A., Ch-H. Chiu y L. Jost. 2010. Phylogenetic diversity measures based on Hill numbers. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365:3599-3609.
Cody, M. L. 1975. Towards a theory of continental species diversities: bird distribution over Mediterranean habitat gradients. *In* Ecology and Evolution of Communities, M. L. Cody y J. M. Diamond (eds.). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. p. 214-257.
Colwell, R. K. 2009. EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples, ver.8.2. User's guide and application. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>; última consulta: 18.V.2011.
Connor, E. F. y E. D. McCoy. 1979. The statistics and biology of the species area-relationships. *American Naturalist* 113:791-833.
Crawley, M. J. y J. E. Hurrell. 2001. Scale dependence in plant biodiversity. *Science* 291:864-868.
Graham, C. H. y P. V. A. Fine. 2008. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters* 11:1265-1277.
Jost, L. 2006. Entropy and diversity. 2006. *Oikos* 113:363-375.
Jost, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88:2427-2439.
Jost, L. 2010. Independence of alpha and beta diversities. *Ecology* 91:1969-1974.
Jost, L., P. De Vries, T. Walla, H. Greeney, A. Chao y C. Ricotta.

2010. Partitioning diversity for conservation analyses. *Diversity and Distributions* 16:65-76.
- Jost, L., A. Chao y R. L. Chazdon. 2011. Compositional similarity and β (beta) diversity. *In* *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*, A. Magurran y B. J. McGill (eds.). Oxford University Press, New York. p. 66-87.
- Jurasinski, G., V. Retzer y C. Beierkuhnlein. 2009. Inventory, differentiation, and proportional diversity: a consistent terminology for quantifying species diversity. *Oecologia* 159:15-26.
- Koleff, P., K. Gaston y J. Lennon. 2003a. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* 72:367-382.
- Koleff, P., J. Lennon y K. Gaston. 2003b. Are there latitudinal gradients in species turnover? *Global Ecology and Biogeography* 12:483-488.
- Laliberté, E. 2008. Analyzing or explaining beta diversity? *Comment. Ecology* 89:3232-3237.
- Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity and similarity among multiple communities. *Oikos* 76:5-13.
- Legendre, P., D. Borcard y P. R. Peres-Neto. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75:435-450.
- Legendre, P., D. Borcard y P. R. Peres-Neto. 2008. Analyzing or explaining beta diversity? *Comment. Ecology* 89:3238-3244.
- Leprieux, F., P. A. Tedesco, B. Hugué, O. Beauchard, H. H. Durr, S. Brosse y T. Oberdorff. 2011. Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climatic changes. *Ecology Letters* 14:325-334.
- MacArthur, R. H. 1965. Patterns of species diversity. *Biological Review* 40:510-533.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey. 192 p.
- Martinez-Morales, M. A. 2005. Nested species assemblages as a tool to detect sensitivity to forest fragmentation: the case of cloud forest birds. *Oikos* 108:634-642.
- Martiny, J. B. H., J. A. Eisen, K. Penn, S. D. Allison y M. C. Horner-Devine. 2011. Drivers of bacterial β -diversity depend on spatial scale. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 108:785-7854.
- Moreno, C. E. y P. Rodríguez. 2010. A consistent terminology for quantifying species diversity? *Oecologia* 163:279-282.
- Moreno, C. E. y P. Rodríguez. 2011. Commentary: Do we have a consistent terminology for species diversity? Back to basics and toward a unifying framework. *Oecologia* 167:889-892.
- Nekola, J. C. y P. S. White. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26:867-878.
- Novotny, V. y G. D. Weiblen. 2005. From communities to continents: beta diversity of herbivorous insects. *Annales Zoologici Fennici* 42:463-475.
- Pélissier, R., P. Couteron y S. Dray. 2008. Analyzing or explaining beta diversity? *Comment. Ecology* 89:3227-3232.
- Preston, F.W. 1960. Time and space and the variation of species. *Ecology* 41:611-627.
- Qian, H. y R. E. Ricklefs. 2007. A latitudinal gradient in large-scale beta diversity for vascular plants in North America. *Ecology Letters* 10:737-744.
- Ricotta, C. y S. Burrascano. 2008. Beta diversity for functional ecology. *Preslia* 80:61-71.
- Rodríguez, P. y H. T. Arita. 2004. Beta diversity and latitude in North American mammals: testing the hypothesis of covariation. *Ecography* 27:547-556.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press. 435 p.
- Scheiner, S. M., A. Chiarucci, G. A. Fox, M. R. Helmus, D. J. McGinn y M. R. Willig. 2011. The underpinnings of the relationship of species richness with space and time. *Ecological Monographs* 81:195-213.
- Soininen, J., R. McDonald y H. Hillebrand. 2007. The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* 30:3-12.
- Tuomisto, H. y K. Ruokolainen. 2006. Analyzing or explaining beta diversity? Understanding the targets of different methods of analysis. *Reply. Ecology* 87:2697-2708.
- Tuomisto, H. y K. Ruokolainen. 2008. Analyzing or explaining beta diversity? *Reply. Ecology* 89:3244-3256.
- Tuomisto, H. 2010a. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography* 33:2-22.
- Tuomisto, H. 2010b. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 2. Quantifying beta diversity and related phenomena. *Ecography* 33:23-45.
- Tuomisto, H. 2010c. A consistent terminology for quantifying species diversity? Yes it does exist. *Oecologia* 164:853-860.
- Tuomisto, H. 2011. Do we have a consistent terminology for species diversity? Yes, if we choose to use it. *Oecologia*. *Oecologia* 167:903-911.
- Ulrich, D. H., M. Almeida-Neto y N. J. Gotelli. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118:3-17.
- Veech, J. A., K. S. Sumerville, T. O. Crist y J. C. Gering. 2002. The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos* 99:3-9.
- Veech, J. A. y T. O. Crist. 2010. Toward a unified view of diversity partitioning. *Ecology* 91:1988-1992.
- Vellend, M. 2001. Do commonly used indices of β -diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science* 12:545-552.

- Vellend, M., W. K. Cornwell, K. Magnuson-Ford y A. Mooers. 2011. Measuring phylogenetic biodiversity. *In* Biological diversity: frontiers in measurement and assessment, A. Magurran y B. J. McGill (eds.). Oxford University Press, New York. p. 194-207.
- Westoby, M. 1993. Biodiversity in Australia compared with other continents. *In* Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives, R. E. Ricklefs y D. Schluter (eds.). University of Chicago Press, Illinois. p. 170-177.
- Whittaker, R. H. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs* 26:1-80.
- 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* 12:213-251.
- Whittaker, R. H. 1977. Evolution of species diversity in land communities. *In* Evolutionary biology, M. K. Hecht, W. C. Steere y B. Wallace (eds.). Plenum, New York. p.1-67.
- Wright, D. H. y J. Reeves. 1992. On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia* 92:416-428.
- Wright, D. H., B. D. Patterson, G. M. Mikkelsen, A. Cutler y W. Atmar. 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia* 113:1-20.
- Wilson, M. V. y A. Shmida. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology* 72:1055-1064.

CAPÍTULO II.

Vertebrate Dissimilarity, Turnover and Nestedness in a Highly Beta-Diverse Region: the Role of Spatial Grain Size, Dispersal Ability and Distance

Jaime M. Calderón-Patrón¹, Claudia E. Moreno^{1*}, Rubén Pineda², Gerardo Sánchez-Rojas¹
and Iriana Zuria¹

¹Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo,
Apartado Postal 69 Plaza Juárez C.P. 42001, Pachuca, Hidalgo, México

²Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro. Av. de las Ciencias s/n
C.P. 76230, Juriquilla, Querétaro, México

*Correspondence: Claudia E. Moreno, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad
Autónoma del Estado de Hidalgo, Apartado Postal 69 Plaza Juárez C.P. 42001, Pachuca,
Hidalgo, México. E-mail: cmoreno@uaeh.edu.mx

Author's Contribution:

Conceived and designed the study, analyzed the data and wrote the paper: JMC, CEM;

Revised and interpreted results, improved intellectual contents, and approved final manuscript:

JMC, CEM, RP, GS, and IZ.

Article type: Research Paper

Short Running Title: Vertebrate dissimilarity Tehuantepec, Mexico

Abstract. We explore the influence of spatial grain size, dispersal ability, and geographic distance on the patterns of species dissimilarity of terrestrial vertebrates, separating the dissimilarity explained by species replacement (turnover) from that resulting from nestedness. With the data for 962 species of terrestrial vertebrates distributed in the Isthmus of Tehuantepec, classified into eight groups according to their taxonomy and dispersal ability, we calculated total dissimilarity and its additive partitioning as two components: dissimilarity derived from turnover and dissimilarity derived from nestedness. These indices were compared using fine (10 x 10 km), intermediate (20 x 20 km) and coarse (40 x 40 km) grain grids, and were tested for any correlations with geographic distance. The results showed that total dissimilarity and the dissimilarity derived from turnover were very high for the terrestrial vertebrates in this region. These two indices are correlated with geographic distance, and the patterns are clearer when the grain is fine. However, dissimilarity derived from turnover was high for all terrestrial vertebrates tested on the Isthmus of Tehuantepec, and this is consistent with the prediction that dissimilarity increases as the grain gets finer, and is also consistent with the distance-decay pattern of similarity. While dissimilarity resulting from nestedness does not make an important contribution, and dispersal ability does not seem to influence the dissimilarity patterns. These findings support the idea that conservation efforts in this region require a system of interconnected protected areas that embrace the environmental, climatic and biogeographic heterogeneity of the area.

Introduction

The term beta diversity describes changes or variations in species composition, and is quite relevant in ecology and biogeography because it allows us to test hypotheses about the processes that drive species distribution, thus it is a key concept for biodiversity conservation and ecosystem management [1]. Beta diversity is influenced by three main factors: the organism's dispersal ability, spatial scale—including variations in the grain and/or the extent of the study according to Barton et al., 2013 [2]—and the biogeographic history of the species. When dispersal ability is limited, beta diversity tends to be high [3]. For example, among terrestrial vertebrates the lowest beta diversity occurs in birds, which have the highest vagility. Mammals and reptiles have intermediate values of beta diversity, and amphibians have the highest values, due to their limited dispersal ability [4,5,6]. Regarding scale, it has been shown that large areas studied using a coarse grain have lower turnover rates than small areas do [5,7,8]. This may occur because the number of shared species increases as grain size increases, because large areas have more species, or because the degree of aggregation in the distribution of species also decreases [9]. Biogeographic history also plays a crucial role in the patterns of beta diversity. For example, latitudinal variation in beta diversity may result from temperature fluctuations during glaciation events, and the corresponding processes of extinction and colonization [6,10,11].

Mexico is one of the most biodiverse countries in the world. However, unlike other countries, its high biological diversity does not depend on high values of local species richness, but rather is determined by exceptionally high beta diversity [12,13]. When the spatial patterns of biodiversity in the country are analyzed, amphibians and reptiles have the highest values of beta diversity, followed by mammals, while birds have the lowest values of beta diversity among terrestrial vertebrates⁴. These results are clearly related to dispersal

ability, and to the mean size of the species distribution range: as the distribution range decreases, beta diversity increases [4]. Also, if mammals are divided according to their differences in vagility, nonflying mammals have higher values of beta diversity than bats, which in general have higher dispersal abilities and larger distribution ranges [13].

In Mexico, values of biodiversity are high on the Isthmus of Tehuantepec in the southern states of Chiapas, Oaxaca and Veracruz (Fig. 1). The isthmus is a narrow region of lowlands with a minimum width of 200 km, and a maximum elevation of 250 m a.s.l. at the central part, which forms a 40-km-wide plain that separates the highlands of southern Mexico from the highlands of Chiapas and Guatemala, and the highlands of Central America. This region functions as a biological corridor for species from the Gulf of Mexico and the Pacific plains [14,15,16]. The region is recognized as an important biogeographic node where historic events have shaped the transition between the Nearctic and the Neotropical regions [17,18]. According to the geological evidence, there was an important tectonic event in the Pliocene at the Isthmus of Tehuantepec, when the highland corridors that occurred in the Miocene were destroyed by extreme tectonic activity related to the subduction of the Cocos Plate [16,19,20]. During this period snakes of the genera *Atropoides*, *Botriechis* and *Cerrophidium* diverged in the region [17], as did some species of birds [18] and rodents [21,20]. Thus, this biogeographic node has played a complex role in modulating the historic gene flow [17]. This region currently has one of the highest concentrations of vertebrate species in Mexico [4]. For example, in the state of Oaxaca more than 150 species of amphibians and reptiles have been recorded [22], along with 362 species of birds [23] and 102 mammals [24]. Moreover, given its high heterogeneity, as a region the Isthmus of Tehuantepec has the second highest values of mammal beta diversity in the country, after the central part of Mexico [24]. This high beta

diversity in the area has also been described for plants and for the different groups of terrestrial vertebrates [4].

In the last few years the study of beta diversity has benefited from different concepts and new methods of analysis. One of the more practically applicable contributions is that of Baselga [10,25] who divides total dissimilarity into two independent components: the dissimilarity derived from species turnover and that derived from nestedness. The original method of Baselga [10] calculates total dissimilarity for a set of communities using the Sørensen similarity index, and the method was then extended for use with the Jaccard index [25], i.e. monotonic transformations of multiplicative beta diversity [26]. The dissimilarity derived from nestedness [25,27] does not strictly measure nestedness, but rather the degree of the contribution to total dissimilarity of the differences in species richness, which are not due to species replacement [28,29]. This partitioning has been recently used by Leprieur *et al.* [30], Dobrovolski *et al.* [6], and Baselga *et al.* [11], who examined the contribution of turnover and nestedness for different biological groups to evaluate the influence of historic processes on the patterns of beta diversity.

The aim of this study is to analyze the patterns of dissimilarity for the terrestrial vertebrates of the Isthmus of Tehuantepec, separating dissimilarity caused by turnover from that caused by nestedness, in order to explore the effect of spatial grain size, vertebrate dispersal ability, and the geographic distance between observation units. We perform separate analyses for eight biological groups, at the taxonomic level of Class, and use the different dispersal abilities of these groups to examine their effect on the results [13,31]: 1) amphibians, 2) reptiles, 3) turtles and lizards, 4) snakes, 5) birds, 6) mammals, 7) nonflying mammals, and 8) bats.

Based in the idea that beta diversity had two components the turnover and the nestedness, we expect to find the following trends: a) in general, total dissimilarity will be high for all groups, and the contribution of species turnover will be stronger given that the isthmus is one of the areas that has the most species with a restricted distribution range in Mexico; b) spatial grain will be inversely related to dissimilarity: when the grain is small we expect to detect higher values of dissimilarity, while at intermediate and coarse grains dissimilarity will decrease; c) dissimilarity will be inversely related to the dispersal ability of vertebrates, thus, amphibians will have the highest values of dissimilarity, and in descending order they will be followed by snakes, reptiles, turtles and lizards, nonflying mammals, mammals, bats, and birds; and d) given the distance-decay pattern of similarity, we will find significant correlations between dissimilarity and geographic distance, and those relationships will be stronger at finer grains.

Materials and methods

Biological data and study area delimitation

We compiled a database of vertebrate species for the Isthmus of Tehuantepec using georeferenced data for the states of Oaxaca and Veracruz (Fig. 1) from different sources, including digital databases with information from scientific collections in Mexico and abroad: GBIF (Global Biodiversity Information Facility, www.gbif.org), UNIBIO (*Unidad de Informática para la Biodiversidad* of the UNAM's Institute of Biology, <http://unibio.unam.mx>), and records provided by CONABIO (*Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad*: projects A14, A26, A27, AA3, B2, CC2, CE6, DC5, DC6, E18, G15, H245, J121, J123, L47, P130, P132, P60, UAZ, R246, S137, T9, U14, V9, W36). Further data were obtained from personal field work (JMCP, unpublished) and a third

source was the literature. We then reviewed the current taxonomic nomenclature and the distribution of each species in specialized literature [23,32,33,34,35,36,37], the webpage of the American Ornithologist's Union (www.aou.org) and that of the Amphibian Species of the World (<http://research.amnh.org>).

In order to delimit the study area, we set up a grid with cells measuring 0.083 x 0.083 degrees. This grid size was used to clearly observe the cells in which most of the records are concentrated, and because this grain size has also been used in diversity analyses done at the national level [4,38]. For each cell we calculated the density of records, using the neighborhood method, excluding those cells with a low concentration of records from the analysis. The results showed that the areas with the highest density of records are located along the *Panamericana Federal Transítmica* #185 highway. After delimiting the study area (i.e. fixed extent), we proceeded to divide the surface using grids of varying grain size, following one of the conceptual approaches recently revised by Barton *et al.* [2]. We used grids with three grain sizes: 10 x 10 km (122 cells), 20 x 20 km (28 cells) and 40 x 40 km (seven cells), which we refer to as fine, intermediate, and coarse grain hereafter (Fig. 1).

For each cell we counted the number of species and the total number of records of each biological group. Cell species richness varied from 0 to 108 (the maximum number was for reptiles in the Los Tuxtlas region). Cells with no records were not included in the analysis. With this information we built matrices with species presence-absence information, and with the number of records for each one of the eight vertebrate groups.

Finally, we identified the cells for which species inventories were adequately complete, using the total number of records of all the species as a measure of sampling effort [38]. For each biological group and grain size, the percentage of inventory completeness was calculated for each cell as: $(\text{observed richness}/\text{maximum expected richness}) \times 100$, where the observed

richness is the number of species recorded for the cell, and the maximum expected richness is the upper 95% confidence limit in the Mao-Tau function (calculated using EstimateS 8.2.0 [39]), which has been used for similar purposes by others (e.g., [38]). To avoid under-sampling biases, only those cells with inventory completeness equal to or greater than 60% were used in the dissimilarity analysis.

Inventory completeness at the fine grain level was greater than 60% in 32 cells for amphibians, in 34 cells for reptiles, 33 for turtles and lizards, 25 for snakes, 33 for birds, 39 for mammals, 32 for nonflying mammals, and 34 for bats. For the intermediate grain grid the number of cells with complete inventories was: 16 for amphibians, 21 for reptiles, 18 for turtles and lizards, 16 for snakes, 18 for birds, 24 for mammals, 22 for nonflying mammals, and 17 for bats. For the coarse grain all seven cells were analyzed for all the biological groups. The final database includes 71 species of amphibians, 213 reptiles (106 turtles and lizards, and 107 snakes), 497 birds, 181 mammals (91 nonflying mammals and 90 bats), for a total of 962 terrestrial vertebrate species.

Data analysis

Total dissimilarity was calculated with the Jaccard index for multiple sites (βJAC) and for pairs of sites (βjac), and its additive partitioning proposed by Baselga [25] was broken into two components: the dissimilarity derived from species turnover for multiple and pairs of sites (βJTU , βjtu) and the dissimilarity derived from nestedness, also for multiple and pairs of sites (βJNE , βjne). The sum of the values derived from turnover and nestedness must be equal to total dissimilarity, which ranges from 0 to 1. These indices were calculated using R [40] in the betapart package [27].

To test whether dissimilarity changes with spatial grain size, we compared the median values of multiple site dissimilarity for each vertebrate group among the three grain sizes using Kruskal-Wallis tests. We calculated the geographic distance between cells using the centroid method, locating the central point of each cell and measuring its distance to the other central points, for the three grain sizes. Finally, for each biological group and each spatial grain size, we assessed the relationships between geographic distance and dissimilarity (β_{sor} , β_{sim} and β_{nes}) using Mantel correlations. The Kruskal-Wallis and Mantel test were run in the Past program [41].

Results

Our results confirm that for terrestrial vertebrates, the Isthmus of Tehuantepec is a highly beta-diverse region, and we found that total dissimilarity is mainly due to species turnover, while dissimilarity derived from nestedness makes a minimal contribution (Fig. 2).

For the finest grain, total dissimilarity (β_{JAC}) was higher than 95% for all groups of vertebrates (Fig. 2a), with little variation among groups: from 95.52% in amphibians to 97.02% in birds. From this total dissimilarity, the dissimilarity due to species turnover (β_{JTU}) ranged from 0.9265 in snakes to 0.9445 in mammals, while dissimilarity derived from nestedness (β_{JNE}) had the lowest value for turtles and lizards (0.0240) and the highest for snakes (0.0313, Fig. 2a). For the intermediate grain, minimum total dissimilarity was 0.9038 for amphibians, and reached 0.9470 for reptiles (Fig. 2b). At this grain size, the dissimilarity derived from species turnover went from 0.8502 in amphibians to 0.8970 in mammals, while the dissimilarity derived from nestedness went from 0.0471 in nonflying mammals to 0.0649 in birds (Fig. 2b). For the coarse grain, total dissimilarity ranged from 0.7329 in nonflying mammals to 0.8613 in birds (Fig. 2c). Dissimilarity due to turnover was lowest for amphibians

(0.6445) and highest for turtles and lizards (0.7608), while dissimilarity due to nestedness ranged from 0.0728 in nonflying mammals to 0.1493 in bats (Fig. 2c).

Dissimilarity and spatial grain size

According to our prediction, grain size is directly related to species dissimilarity, as shown in Figs. 2 and 3. Using a fine grain we detect higher values of dissimilarity, while a coarse grain returns lower values of dissimilarity. Total dissimilarity for multiple sites (β_{jac}) and dissimilarity derived from species turnover (β_{jtu}) changed significantly ($H=12.68$, $P<0.01$, and $H=16.88$, $P<0.001$, respectively), decreasing as spatial grain size increased (Fig. 3a and 3b). In contrast, dissimilarity due to nestedness (β_{jne}) increased significantly ($H=13.96$, $P<0.001$) as grain size increased (Fig. 3c).

Dissimilarity and dispersal ability

Contrary to our expectations, dispersal ability does not exert a clear influence on species dissimilarity. In fact, as shown in Fig. 2, birds have the highest dissimilarity at fine and coarse grains, even when this group is assumed to be the most vagile. In contrast, amphibians have very low values of β_{JAC} and β_{JTU} for all three grain sizes, in spite of having the most limited dispersal ability. What we did anticipate were high values of dissimilarity derived from nestedness in birds, a pattern that was corroborated for the three grain sizes (Fig. 2).

Neither the multiple site indices, nor the indices for pairs of sites show a relationship between dispersal ability and dissimilarity: birds have the highest values of total dissimilarity (β_{jac}) for all three spatial grain sizes, while the lowest values were calculated for amphibians on the fine grain grid (Fig. 4a, b) and for nonflying mammals on the coarse grain grid (Fig. 4c). Similar patterns were found for dissimilarity due to species turnover (β_{jtu}): birds have the

highest values at fine and intermediate grains, and turtles and lizards at the coarse grain, while contrary to our prediction amphibians have the lowest turnover for all three grain sizes (Fig. 4d, e, f). We did not find any relationship between dispersal ability and dissimilarity derived from nestedness (β_{jne}), because nonflying mammals had the highest value at the fine grain size, mammals at the intermediate, and birds at the coarse grain, while amphibians had the lowest values at the intermediate grain, and nonflying mammals on the coarse grain grid (Fig. 4h, i).

Dissimilarity and geographic distance

Using the finest grain, total dissimilarity (β_{jac}) is positively and significantly correlated with geographic distance for all groups of vertebrates, though correlation coefficients are low (Table 1). The correlations of β_{jac} and β_{jtu} are strongest for turtles and lizards, while the correlation was weakest for bats. Geographic distance was not significantly correlated with dissimilarity derived from nestedness (β_{jne}), and the relationships are negative for all groups (Table 1).

Using the data from the intermediate grain, total dissimilarity and dissimilarity due to turnover were positively and significantly correlated with geographic distance for all groups. However, none of the correlations with dissimilarity due to nestedness was significant, and the trends are negative (Table 1).

Finally, using the coarse grain grid total dissimilarity was positively and significantly correlated with geographic distance for amphibians, turtles and lizards, mammals and the subgroup of nonflying mammals (Table 1). These groups, along with reptiles, also had significant correlations between distance and dissimilarity derived from species turnover, but

for none of the biological groups was there a significant correlation between distance and dissimilarity derived from nestedness (Table 1).

Discussion

The Isthmus of Tehuantepec: a region with notably high beta diversity, mainly due to species turnover

The results confirm our first prediction: beta diversity is very high in this region, with values above 0.95. And most of the species dissimilarity is clearly derived from turnover. This may be influenced by several factors. First, the biogeographic history of the isthmus had an effect when the highlands were considerably altered by tectonic activity, and became flatlands [16,19]. This favored the speciation of some vertebrates. In this biogeographic context, the current environmental conditions include a highly heterogeneous landscape, which shapes the distribution of the vegetation. Important climate factors in the region include environmental humidity and the flow of air masses from the coasts of the Gulf of Mexico and the Gulf of Tehuantepec, across the region in the absence of geographic barriers, as well as the strong north winds that cross the plains of the isthmus, resulting from gradients of atmospheric pressure [14]. Also, as a tropical region the study area has high productivity, and in areas with large energy availability (measured as annual potential evapotranspiration) the beta diversity of terrestrial vertebrates is higher [42]. All these factors contribute to climatic and environmental heterogeneity, resulting in a fine subdivision of the region into three physiographic subprovinces [15].

It is possible that speciation and the constant movement of vertebrates in the region hampered the assemblage of nested faunas to some extent, and thus the dissimilarity due to nestedness is very low. This is quite different from the patterns reported for northern Europe

and North America, where glaciation caused the phenomena of extinction and colonization, influencing the structure of current beetle and vertebrate faunas [6,10].

The highest beta diversity is detected using a fine spatial grain

Our results corroborate the trend of increasing dissimilarity as grain size decreases. This is one of the most consistent of the patterns of beta diversity that have been reported for several groups, including insects and terrestrial vertebrates [5,8,24,43]. This is because as grain size increases, environmental differences between sampling units decrease, and more species are shared between the sample units. Moreover, bigger areas have more species and the degree of aggregation in species distribution is lower. Also, with a coarse grain biogeographic history may explain much of the variation in diversity patterns and in the change in species composition [2,8,9]. In contrast, with a fine grain size, environmental heterogeneity is more important as a driver of changes in species composition at local scales [2,5,7,9,10,44].

Dispersal ability does not determine the dissimilarity for vertebrates on the Isthmus of Tehuantepec

Contrary to the results of several terrestrial vertebrate studies that report higher beta diversity in organisms with low dispersal ability [4,5,6,8,43], in this study birds had high beta diversity while amphibians had low dissimilarity. Thus, dispersal ability does not seem to be a strong determinant of the beta diversity value of terrestrial vertebrates on the Isthmus of Tehuantepec. For birds, the isthmus is an obligatory route during their annual migration [18]. Of course, this has an impact on the high bird species richness in the area, and may be an important driver of the high beta diversity. To further explore this possibility, it would be

interesting to perform separate analyses for different subgroups of birds, such as residents, migrants, and the assemblages that coexist during different seasons of the year. For amphibians, the low total dissimilarity is probably related to the low species richness recorded in the majority of the cells. Additionally, most of the cells include species with widespread distributions, while the records of species with restricted distributional ranges occur in the northern part of the isthmus, mainly in the region of Los Tuxtlas. Thus, we need to improve amphibian inventories in the central and southern part of the Isthmus of Tehuantepec to determine whether low beta diversity is a generalized characteristic, or these results are due to sample biases.

It is worth mentioning that the beta diversity studies on the dispersal ability of terrestrial vertebrates have been done on global, continental or national scales. At these scales, changes in energy availability and in the environment are more evident. But for the regional scale of our work, energy availability does not appear to have an important effect because this is the narrowest region of the country and lacks geographic barriers. In spite of this, the relationship between dissimilarity and geographic distance may indicate some degree of influence by the organisms' dispersal ability (discussed in the next section).

Dissimilarity increases with geographic distance

Total dissimilarity and dissimilarity derived from species turnover are positively correlated with geographic distance, and these relationships are more evident at the intermediate and fine grain sizes for all biological groups. These results reflect the phenomenon of distance-decay in similarity: similarity in species composition between sites decreases as the distance between the sites increases [45]. Three main mechanisms, which are not exclusive, have been proposed to explain this pattern [45,46]. First, environmental

conditions change as the distance increases. This implies a spatial separation of species with different physiological requirements. The second mechanism depends on the configuration of the environment (both in spatial and temporal terms), because it influences the movement of species. With more barriers, similarity decreases more abruptly than in a topographically open and homogeneous site. Finally, the third mechanism is related to limitations in the dispersal ability of species, because the relationship between similarity and distance occurs even when the environment is completely homogeneous. On the Isthmus of Tehuantepec these three mechanisms may influence dissimilarity and its positive correlation with distance. However, the high environmental heterogeneity and the convergence of three physiographic subprovinces may be the most important factor.

Despite the lack of direct evidence of the influence of dispersal ability on dissimilarity, correlations between total dissimilarity and geographic distance were weaker for vagile groups (bats, mammals and birds at the fine grain size, bats and mammals for the intermediate grain, and bats and birds on the coarse grain grid). In the case of dissimilarity due to turnover, we also found some results related to the organisms' dispersal ability on the three grain sizes: bats and birds had the weakest correlations with distance.

Geographic distance was not related to the dissimilarity derived from nestedness for any of the analyzed grain sizes. This pattern was also recorded in Europe for nonflying mammals, where nestedness was not related to distance in any geographic direction (north-south, east-west), or for specific regions within the continent; species turnover was so high that even the remote cells did not represent nested subsets [44]. At small scales (less than 250 000 km²) high vertebrate species turnover and low nestedness results from topographic and environmental heterogeneity [44,47], while over larger scales (continents) biogeographic history plays a more important role than environmental heterogeneity does [5,7,9,10,44]. Thus,

the high environmental heterogeneity of the Isthmus of Tehuantepec may result in a lack of nestedness despite the geographic distance between faunas. However, we think that this idea would benefit from an analysis carried out within each physiographic subprovince, where cells of different sizes may be nested subsets of the total fauna in the subprovince.

Conclusions

We have shown that total dissimilarity and dissimilarity derived from species turnover are very high for the terrestrial vertebrates, and both are correlated with geographic distance, especially when we use a fine grain size. However, we detected no clear effect of species dispersal ability on dissimilarity patterns, and the dissimilarity derived from nestedness is not relevant in this region. Our results are important to conservation biology because they indicate that the patterns of dissimilarity particular to the Isthmus of Tehuantepec must be taken into account for the protection of biodiversity. For example, instead of protecting an extensive area, this region would derive more benefit from a system of small, interconnected protected areas that may encompass different ecosystems and more appropriately represent most of the geographic and biological variability. Also, besides the patterns in species dissimilarity detected, efforts to protect current biodiversity should also take into account the role of historical processes, as well as the potential impact of future climate change on these patterns.

Acknowledgments

We thank N. Robles and G. Morales for their advice in the use of the GIS, and R. Luria for his help with the taxonomic nomenclature of amphibians and reptiles. We thank the *Dirección Técnica de Análisis y Prioridades* of CONABIO for access to databases. We also thank Bianca Delfosse for improving the English.

References

1. Anderson MJ, Crist TO, Chase JM, Vellend M, Inouye BD, et al. (2011) Navigating the multiple meanings of beta diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14: 19–28.
2. Barton PS, Cunningham SA, Manning AD, Gibb H, Lindenmayer DB, Didham RK (2013) The spatial scaling of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* In press. DOI: 10.1111/geb.12031.
3. Baselga A, Lobo JM, Svenning J-Ch, Aragón P, Araújo MB (2012a) Dispersal ability modulates the strength of the latitudinal richness gradient in European beetles. *Global Ecology and Biogeography* 21: 1106–1113.
4. Koleff P, Soberón J, Arita HT, Dávila P, Flores-Villela O, et al. (2008) Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies. In: Soberón J, Halffter G, Llorente-Bousquets J, eds. *Capital Natural de México Vol. I. Conocimiento de la Biodiversidad México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. pp. 323–364.
5. Qian H (2009) Global comparisons of beta diversity among mammals, birds, reptiles and amphibians across spatial scales and taxonomic ranks. *Journal of Systematic and Evolution* 47: 509–514.
6. Dobrovolski R, Melo AS, Cassemiro F, Diniz-Filho JAF (2012) Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 21: 191–197.
7. Vellend M (2001) Do commonly used indices of beta-diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science* 12: 545–552.

8. Keil P, Schweiger O, Kühn I, Kunin WE, Kuussaari M, et al. (2012) Patterns of beta diversity in Europe: the role of climate, land cover and distance across the scales. *Journal of Biogeography* 39: 1473–1486.
9. Gaston KJ, Evans KL, Lennon JJ (2007) The scaling of spatial turnover: pruning the thicket. In: Storch D, Marquet PA, Brown JH, eds. *Scaling biodiversity*, Cambridge: Cambridge University Press. pp. 181–222.
10. Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19: 134–143.
11. Baselga A, Gómez-Rodríguez C, Lobo JM (2012b) Historical legacies in world amphibian diversity revealed by the turnover and nestedness components of beta diversity. *PLOS ONE* 7(2): e32341. DOI:10.1371/journal.pone.0032341.
12. Arita HT (1997) The non-volant mammal fauna of Mexico: species richness in a megadiverse country. *Biodiversity and Conservation* 6: 787–795.
13. Rodríguez P, Soberón J, Arita HT (2003) El componente beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 89: 241–259.
14. Romero-Centeno R, Zavala-Hidalgo J, Gallegos A, O'Brien JJ (2003) Isthmus of Tehuantepec wind climatology and ENSO signal. *Journal of Climate* 16: 2628–2639.
15. Ortíz-Pérez MA, Hernández-Santana JR, Figueroa-MahEng JM (2004) Reconocimiento fisiográfico y geomorfológico. In: García-Mendoza, AJ, Ordoñez MJ, Briones-Salas MA, eds. *Biodiversidad de Oaxaca*. Mexico: Instituto de Biología, UNAM, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund. pp. 43–54.
16. Manea VC, Manea M (2006) Origin of the modern Chiapanecan volcanic arc in southern Mexico inferred from thermal models. In: Rose WI, Bluth GJS, Carr MJ, Ewet J, Patino

- LC, Vallance JW, eds. Volcanic hazards in Central America. Boulder, Colorado: Geological Society of America Special Paper 411. Pp. 27–38.
17. Castoe TA, Daza JM, Smith EN, Sasa MM, Kuch U, et al. (2009) Comparative phylogeography of pitvipers suggest a consensus of ancient Middle American highland biogeography. *Journal of Biogeography* 36: 88–103.
 18. Barber BR, Klicka J (2010) Two pulses of diversification across the Isthmus of Tehuantepec in a montane Mexican bird fauna. *Proceedings of the Royal Society B* 277: 2675–2681.
 19. Barrier E, Velasquillo L, Chavez M, Gaulon R (1998) Neotectonic evolution of the Isthmus of Tehuantepec (Southeastern Mexico). *Tectonophysics* 287: 77–96.
 20. León-Paniagua L, Navarro A, Hernández B, Morales JC (2007) Diversification of arboreal mice of genus *Habromys* (Rodentia: Cricetidae: Neotominae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62: 653–664.
 21. Sullivan J, Arellano E, Rogers DS (2000) Comparative phylogeography of Mesoamerican highland rodents: concerted versus independent response to past climate fluctuations. *The American Naturalist* 155: 755–768.
 22. Barreto-Oble D, Reynoso-Rosales VH (2001) Riqueza herpetofaunística del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. In: Payán-Porras T, Guerra-Álvarez M, Flores-Días A, Aguayo-Saviñón MA, eds. Reflexiones sobre el Megaproyecto Istmo de Tehuantepec: Recursos, Problemática y Futuro. Mexico: Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Xochimilco. pp. 245–256.
 23. Navarro-Sigüenza A, García-Trejo AG, Peterson AT, Rodríguez-Contreras V (2004) Aves. In: García-Mendoza AJ, Ordoñez MJ, Briones-Salas MA, eds. Biodiversidad de

- Oaxaca. Mexico: Instituto de Biología, UNAM, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund. pp. 391–421.
24. Arita H, Rodríguez P (2002) Geographic range, turnover rate and the scaling of species diversity. *Ecography* 25: 541–550.
 25. Baselga A (2012) The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography* 21: 1223–1232.
 26. Jost L (2007) Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88: 2427–2439.
 27. Baselga A, Orme CDL (2012) betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 808–812.
 28. Carvalho JC, Cardozo P, Gomes P (2011) Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography* 21: 760–771.
 29. Almeida-Neto R, Frensel DMB, Ulrich W (2012) Rethinking the relationship between nestedness and beta diversity: a comment on Baselga (2010). *Global Ecology and Biogeography* 21: 771–777.
 30. Leprieur F, Tedesco PA, Hugueny B, Beauchard O, Durr, et al. (2011) Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climatic changes. *Ecology Letters* 14: 325–334.
 31. Flores-Villela O, Ochoa-Ochoa L, Moreno CE (2005). Valoración de la riqueza y diversidad beta de la herpetofauna mexicana. In: Halffter G, Soberón J, Koleff P, Melic A, eds. *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Zaragoza. M3M Vol. 4 Sociedad Entomológica Aragonesa, CONABIO, Grupo DIVERSITAS and CONACYT. Pp. 143–151.

32. Howell SNG, Webb S (1995) A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford: Oxford University Press. 1010 p.
33. Sibley DA (2000) The Sibley guide to birds. The National Audubon Society. 545 pp.
34. Briones-Salas MA, Sánchez-Cordero V (2004) Mamíferos. In: García-Mendoza AJ, Ordoñez MJ, Briones-Salas MA, eds. Biodiversidad de Oaxaca. Mexico: Instituto de Biología, UNAM, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund. pp. 423–447.
35. Casas-Andreu G, Méndez de la Cruz F, Aguilar-Miguel X (2004) Anfibios y Reptiles. In: García-Mendoza AJ, Ordoñez MJ, Briones-Salas MA, eds. Biodiversidad de Oaxaca. Mexico: Instituto de Biología, UNAM, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund. pp. 374–390.
36. Ramírez-Pulido J, Arroyo-Cabrales J, Castro-Campillo A (2005) Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 21: 21–82.
37. Liner EA 2007. A checklist of the amphibians and reptiles of Mexico. *Occasional Papers of the Museum of Natural Science* 80: 1–60.
38. Pineda E, Lobo JM (2009) Assessing the accuracy of species distribution models to predict amphibian species richness patterns. *Journal of Animal Ecology* 78: 182–190.
39. Colwell RK (2009) EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples, Version 8.2. Available at <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>: USA: User's guide and application.
40. R Development Core Team (2010) R, a language and environment for statistical computing. Available at <http://www.R-proyect.org>. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.

41. Hammer O, Harper DAT, Ryan PD (2009) Past: paleontological statistics, Version 1.78. Available at <http://folk.uio.no/oham—mer/past>. USA
42. Qian H, Xiao M (2012) Global patterns of beta diversity-energy relationship in terrestrial vertebrates. *Acta Oecologica* 39: 67–71.
43. MacNally R, Fleishman E, Bulluck LP, Betrus CJ (2004) Comparative influence of spatial scale on beta diversity within regional assemblages of birds and butterflies. *Journal of Biogeography* 31: 917–929.
44. Svenning JC, Flojgaard C, Baselga A (2011). Climate, history and neutrality as drivers of mammal beta diversity in Europe: insights from multiscale deconstruction. *Journal of Animal Ecology* 80: 393-402.
45. Nekola JC, White PS (1999) The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26: 867–878.
46. Soininen J, McDonald R, Hillebrand H (2007) The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* 30: 3–12.
47. Melo AS, Rangel TFLV, Diniz-Filho JAF (2009). Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. *Ecography* 32: 226-236.

Table 1. Mantel correlation coefficients between matrices of total dissimilarity (β_{jac}), dissimilarity due to turnover (β_{jtu}) and dissimilarity due to nestedness (β_{jne}), and the geographic distance between sites, for three spatial grain sizes. *P* values are given in parentheses, ns: not significant ($P>0.05$).

	β_{jac}	β_{jtu}	β_{jne}
Fine grain: 10 x 10 km			
Amphibians	0.3270 (<0.0001)	0.2896 (<0.0001)	-0.1326 (ns)
Reptiles	0.4969 (<0.0001)	0.4506 (<0.0001)	-0.2567 (ns)
Turtles and lizards	0.5561 (<0.0001)	0.4990 (<0.0001)	-0.2751 (ns)
Snakes	0.4481 (<0.0001)	0.4537 (<0.0001)	-0.3037 (ns)
Birds	0.2536 (0.0008)	0.2625 (<0.0001)	-0.1615 (ns)
Mammals	0.2511 (<0.0001)	0.2456 (<0.0001)	-0.0155 (ns)
Nonflying mammals	0.3450 (<0.0001)	0.3486 (<0.0001)	-0.2311 (ns)
Bats	0.1621 (0.0256)	0.1078 (ns)	-0.0203 (ns)
Intermediate grain: 20 x 20 km			
Amphibians	0.5329 (<0.0001)	0.4991 (<0.0001)	-0.2104 (ns)
Reptiles	0.3906 (<0.0001)	0.4528 (<0.0001)	-0.2673 (ns)
Turtles and lizards	0.5575 (<0.0001)	0.6183 (<0.0001)	-0.3662 (ns)
Snakes	0.4629 (0.0002)	0.5616 (<0.0001)	-0.4015 (ns)
Birds	0.3474 (<0.0001)	0.4174 (<0.0001)	-0.2679 (ns)
Mammals	0.2592 (0.0036)	0.4227 (<0.0001)	-0.2531 (ns)
Nonflying mammals	0.3312 (0.0004)	0.4554 (<0.0001)	-0.2592 (ns)
Bats	0.2418 (0.0206)	0.2429 (0.0152)	-0.1013 (ns)

Coarse grain: 40 x 40 km

Amphibians	0.7080 (<0.0001)	0.5762 (0.0084)	-0.1675 (ns)
Reptiles	0.2987 (ns)	0.4093 (0.0374)	-0.2067 (ns)
Turtles and lizards	0.4931 (0.023)	0.5703 (0.01)	-0.2508 (ns)
Snakes	0.1332 (ns)	0.2441 (ns)	-0.1627 (ns)
Birds	0.0969 (ns)	0.2386 (ns)	-0.1443 (ns)
Mammals	0.3959 (0.0456)	0.5479 (0.0026)	-0.4378 (ns)
Nonflying mammals	0.6411 (0.0138)	0.5726 (0.006)	-0.3644 (ns)
Bats	-0.0583 (ns)	0.1438 (ns)	-0.1760 (ns)

Figure legends

Figure 1. Study area on the Isthmus of Tehuantepec, Mexico. We show the grids used for the analyses at three grain sizes. A: fine grain, 10 x 10 km cells, B: intermediate grain, 20 x 20 km cells, and C: coarse grain, 40 x 40 km cells.

Figure 2. Relative contribution of species turnover and nestedness to the total dissimilarity. The graph shows this contribution for different groups of terrestrial vertebrates on the Isthmus of Tehuantepec, using three grain sizes.

Figure 3. Components of dissimilarity at three spatial grain sizes. The figure shows total dissimilarity (A), dissimilarity derived from species turnover (B), and dissimilarity derived from nestedness (C) for terrestrial vertebrates on the Isthmus of Tehuantepec. The dotted line represents the median, boxes are the first and third quartiles, and whiskers indicate the minimum and maximum values.

Figure 4. Components of dissimilarity for terrestrial vertebrates for three spatial grains. Graphs show mean values of total dissimilarity (A, B, C), dissimilarity derived from species turnover (D, E, F) and dissimilarity derived from nestedness (G, H, I) between pairs of cells on the Isthmus of Tehuantepec. Error bars are standard deviation.

Figure 1.

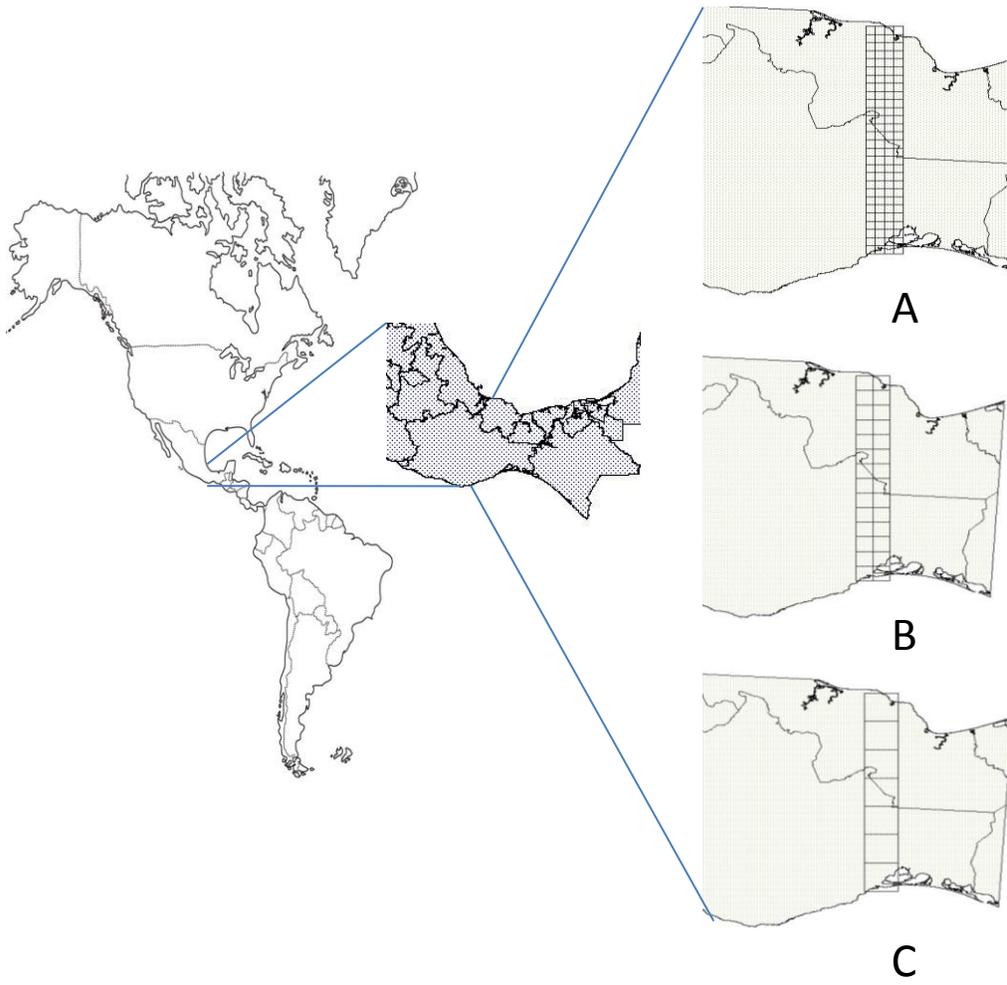


Figure 2.

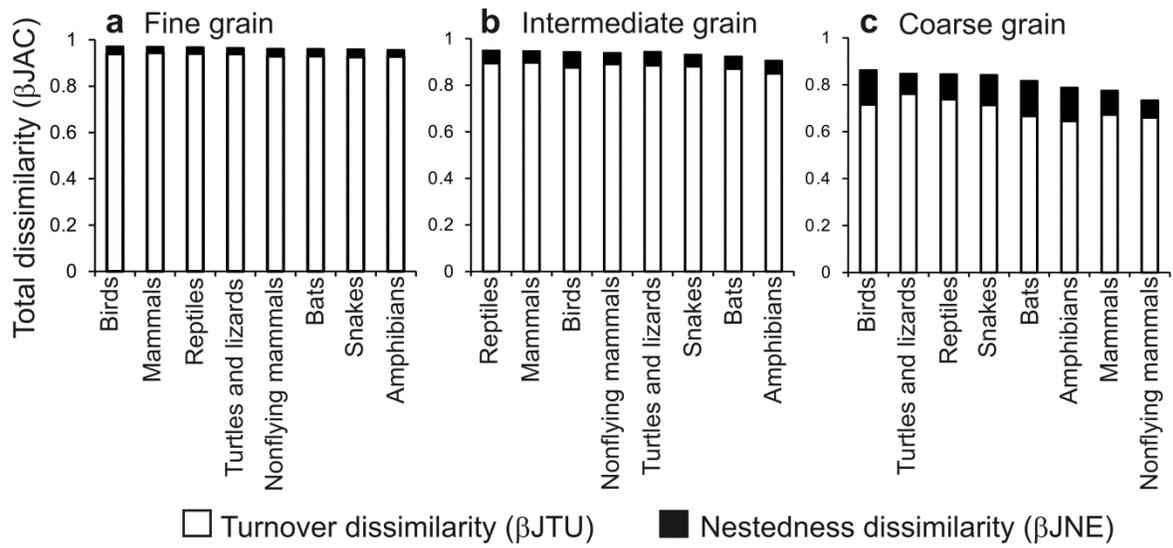


Figure 3.

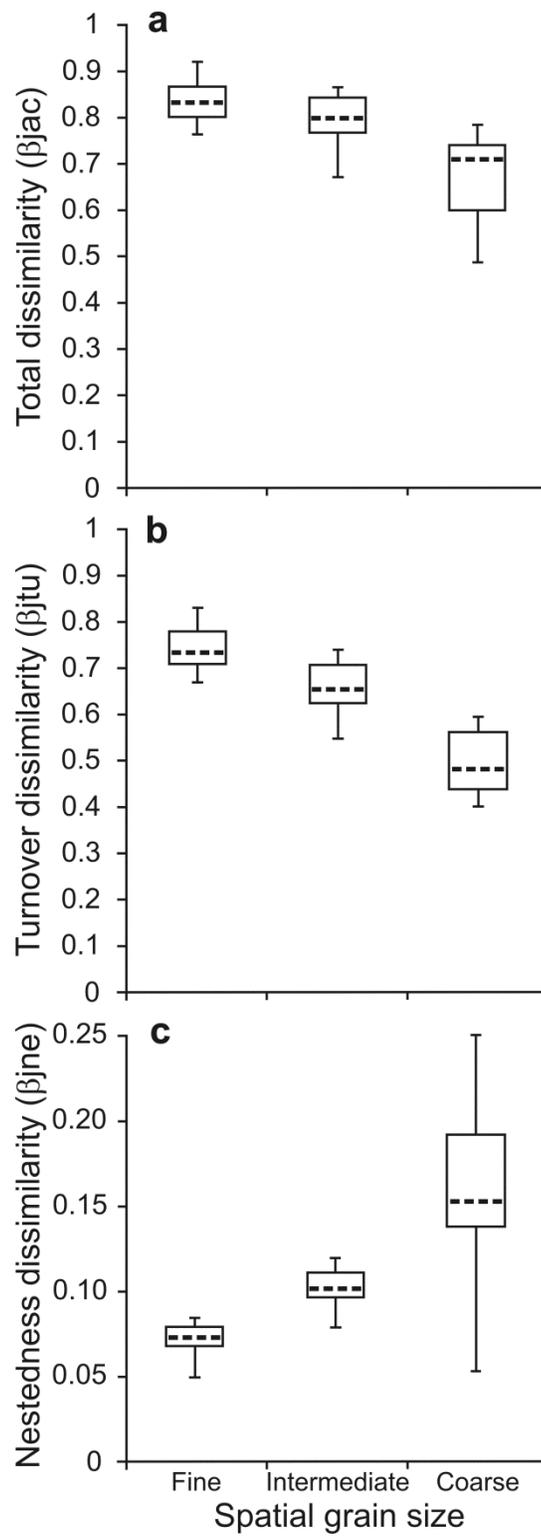
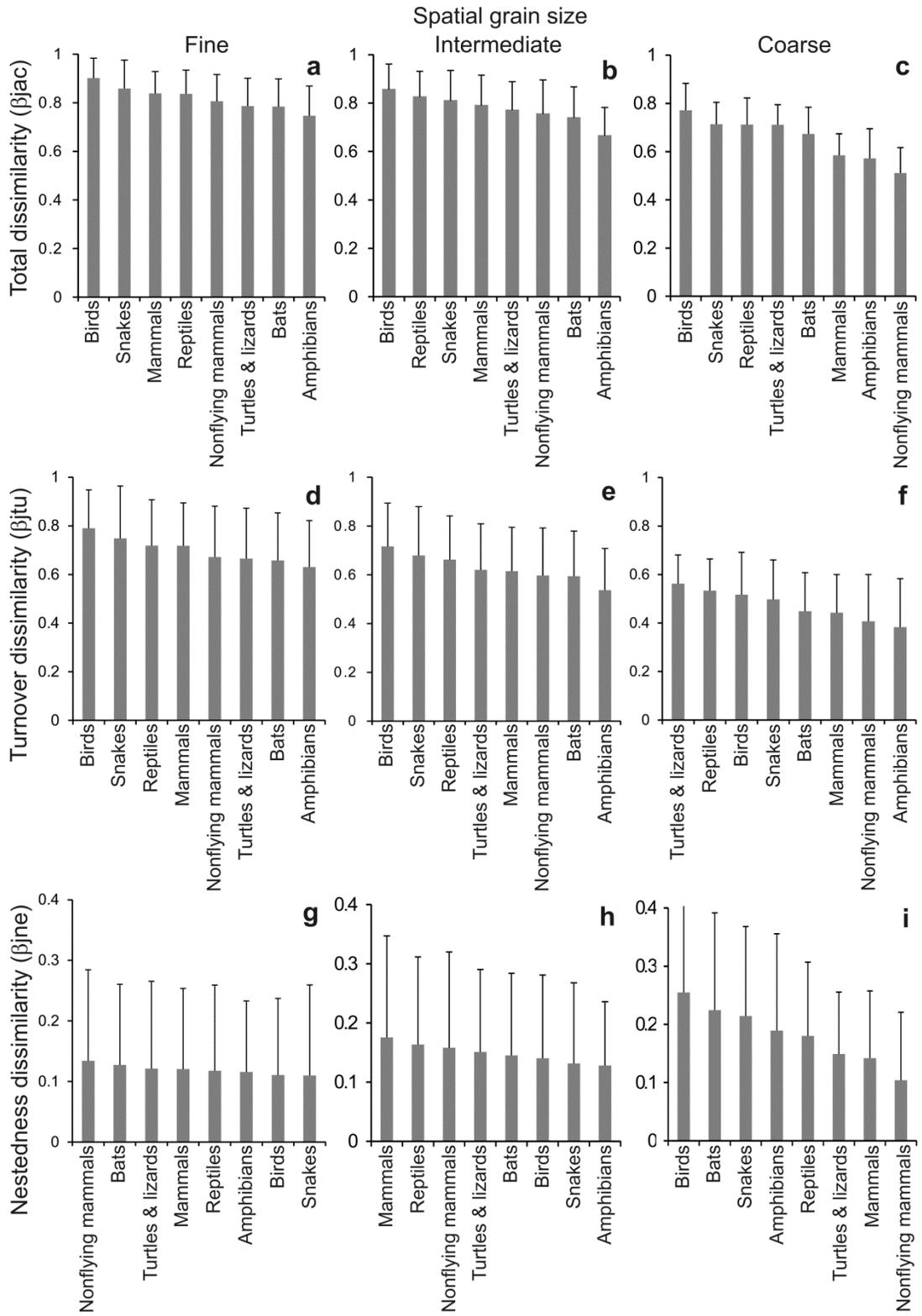


Figure 4.



CAPÍTULO III.

LA DIVERSIDAD BETA DE LOS VERTEBRADOS TERRESTRES DEL ISTMO DE TEHUANTEPEC Y SU RELACIÓN CON LA DISTANCIA GEOGRÁFICA, LA TEMPERATURA Y LA PRECIPITACIÓN

INTRODUCCIÓN

La diversidad beta (recambio o disimilitud en la composición de especies entre diferentes áreas) puede ser dirigido por dos mecanismos principales: la limitación de nicho y la limitación de la dispersión, aunque estos mecanismos no son mutuamente excluyentes (Nekola & White, 1999; Gaston *et al.*, 2007; Soininen *et al.*, 2007). Las limitaciones de nicho asumen que las especies poseen diferentes capacidades para responder a diversas condiciones bióticas y abióticas (Gaston *et al.*, 2007). Esta idea predice que la composición del ensamblaje cambiará a lo largo de gradientes ambientales como resultado de las diferencias especie-específicas para desarrollar respuestas adaptativas (Nekola & White, 1999; Gaston *et al.*, 2007). La hipótesis de la limitación en la capacidad de dispersión asume que las distribuciones de las especies individuales están limitadas solamente por su capacidad de dispersión. Por lo tanto, una baja capacidad de dispersión, en conjunto con barreras geográficas grandes, incrementará el grado de agregación en la distribución de las especies, dando lugar a un recambio de especies elevado (Gaston *et al.*, 2007; Qian, 2009).

El conocimiento de los factores que influyen sobre la diversidad beta (limitaciones de nicho o de las capacidades de dispersión) puede contribuir de forma importante tanto para mejorar estrategias de conservación como para incrementar el conocimiento de patrones globales de la distribución de la riqueza de especies (Chen *et al.*, 2011). En el caso de los vertebrados terrestres, diversos trabajos han demostrado que la diversidad beta está relacionada con requerimientos ambientales, y en ocasiones con la distancia geográfica (Melo

et al., 2009; Qian, 2010; Chen *et al.*, 2011; Svenning *et al.*, 2011; Baselga *et al.*, 2012 a, b; Qian & Xiao, 2012; Valdujo *et al.*, 2012). Por lo tanto, las limitaciones de nicho y de las capacidades de dispersión, o ambas en conjunto, pueden modelar el cambio en la composición de las especies en las comunidades. Esto lo podemos visualizar, para los mamíferos de Norte América, donde la varianza en el recambio espacial es explicada por la distancia geográfica y por diferencias ambientales en conjunto, más que por efectos individuales de cada una de las variables (Qian *et al.*, 2009). Melo *et al.* (2009) analizaron la diversidad beta de aves y mamíferos de América, encontrando que la diversidad beta fue más alta en aves que en mamíferos, y en ambos casos, la amplitud del gradiente altitudinal es la responsable del 52% de la diversidad beta para las aves y del 21% para los mamíferos (dicha relación ocurre independientemente del grupo, sin embargo en este último grupo la temperatura y precipitación estuvieron relacionadas con la altitud) (Melo *et al.*, 2009). Para el caso de la herpetofauna, a una escala global, la temperatura explica más varianza en la riqueza de especies para los reptiles que para los anfibios, mientras que la precipitación explica más varianza para los anfibios que para los reptiles (Qian, 2010). Chen *et al.* (2011) encontraron que las disimilitudes en la composición de especies de anfibios y reptiles de China están altamente correlacionadas con la distancia geográfica y las diferencias climáticas. Estas correlaciones tienden a ser más fuertes para los reptiles que para los anfibios, mientras que las diferencias en la amplitud del intervalo de elevación y el tamaño del área de muestreo no estuvieron correlacionadas (Chen *et al.*, 2011).

La relación entre la diversidad beta y diferentes variables ambientales para varios grupos faunísticos a amplias escalas espaciales ha sido analizada anteriormente (Rodríguez *et al.*, 2003; Jiménez-Valverde *et al.*, 2010; Melo *et al.*, 2009; Qian *et al.*, 2009; Qian, 2010; Chen *et al.*, 2011; Dobrovolski *et al.*, 2012; Qian & Xiao, 2012) y recientemente se ha

establecido una relación significativa entre la productividad ambiental (medida como evapotranspiración potencial anual) y la diversidad beta de los vertebrados terrestres alrededor del mundo (Qian & Xiao, 2012).

En México se ha explorado la relación entre la variación en la diversidad beta para los mamíferos de las provincias biogeográficas mastozoológicas (Rodríguez *et al.*, 2003). Se encontró que el tamaño de la provincia tiene un efecto sobre la diversidad beta de los murciélagos, mientras que para los mamíferos terrestres la diversidad beta se ve afectada por el tamaño de la provincia y por la variación altitudinal presente en cada una. Esto hace que la región con mayor heterogeneidad ambiental (el eje Neovolcánico Transversal) presente la diversidad beta más alta (Rodríguez *et al.*, 2003). Sin embargo, a escala continental en un análisis del patrón de la riqueza latitudinal para los mamíferos de Norteamérica (Alaska hasta Panamá), se registró que la parte más angosta del continente presenta más especies por latitud aún en latitudes donde el continente se hace más estrecho, indicando indirectamente que en el sur de Norteamérica se presenta una elevada diversidad beta, por lo que en este caso el área no es un factor importante para beta sino otros procesos (Rodríguez & Rodríguez-Tapia, 2007).

Debido a su alta heterogeneidad, el Istmo de Tehuantepec se ha registrado una elevada diversidad beta para las plantas y los distintos grupos de vertebrados terrestres (Arita & Rodríguez, 2002; Koleff *et al.*, 2008; Calderón-Patrón *et al.*, en revisión capítulo II), siendo, la segunda región del país con mayor diversidad beta de mamíferos (Arita & Rodríguez, 2002). El objetivo de este trabajo es explorar las relaciones entre la diversidad beta de los vertebrados terrestres del Istmo de Tehuantepec con la distancia geográfica y dos variables climáticas: la temperatura y la precipitación. Por ello se plantean las siguientes hipótesis de trabajo: a) la disimilitud en la composición de especies estará correlacionada positivamente con la distancia geográfica: a mayor distancia entre comunidades, mayor será la diferencia en su composición

de especies; b) las diferencias en temperatura y precipitación estarán positivamente relacionadas con el cambio en la composición de especies: a mayor disimilitud climática mayor será la diversidad beta; y c) la magnitud de los valores de correlación ha obtener entre la diversidad beta y la distancia, la temperatura y la precipitación serán diferentes entre los diferentes grupos de vertebrados.

MATERIALES Y MÉTODOS

Datos biológicos y delimitación del área de estudio

Se construyó una base de datos de especies de vertebrados terrestres para el Istmo de Tehuantepec, en los estados de Oaxaca y Veracruz (Fig. 1), conformada con registros georreferenciados obtenidos de diversas fuentes, incluyendo bases de datos digitales con información de colecciones científicas mexicanas y extranjeras: GBIF (Global Biodiversity Information Facility, www.gbif.org), UNIBIO (Unidad de Informática para la Biodiversidad del IBUNAM, <http://unibio.unam.mx>), y registros proporcionados directamente por la CONABIO (Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad). Otro conjunto de datos se obtuvo de trabajos de campo propios y una tercera fuente fue la literatura. Una vez finalizada la búsqueda de registros para la zona, se procedió a la revisión de la nomenclatura taxonómica y de la distribución de cada una de las especies mediante la consulta de literatura especializada (Howell & Webb, 1995; Sibley, 2000; Briones-Salas & Sánchez-Cordero, 2004, Navarro-Siguenza *et al.*, 2004, Casas-Andreu *et al.*, 2004; Ramírez-Pulido *et al.*, 2005; Liner, 2007) y de las páginas electrónicas de la American Ornithologist's Union (www.aou.org) y de Amphibian Species of the World (www.ASTW.com).

Con la finalidad de delimitar el área de estudio, se estableció una malla con cuadros de 0.083 grados. Posteriormente, se calculó la densidad de registros contabilizando la cantidad de

registros de cada cuadro y dividiendo entre el área del mismo. Los resultados de este análisis mostraron que las zonas con mayor densidad de registros se presentaron a lo largo de la carretera Panamericana Federal Transítmica # 185. Una vez delimitada el área de estudio, se dividió esta superficie en una malla con cuadros de 10 x 10 km (100 km^2 , 122 cuadros, Fig. 1).



Figura 1. Área de estudio en el Istmo de Tehuantepec, México: se muestra la malla establecida de 10 x 10 km.

En cada cuadro se contabilizó el número de especies y el número total de registros de cada grupo biológico. La riqueza de especies dentro de los cuadros varió de 0 a 108 (el valor máximo corresponde a reptiles en la región de Los Tuxtlas). Los cuadros donde no se presentó ninguna especie o registro fueron eliminados de los análisis. Se construyó una matriz de presencia-ausencia y otra del número de registros para cada uno de los ocho grupo de vertebrados seleccionados.

Finalmente, se identificaron los cuadros con una adecuada representación de la riqueza de especies, utilizando el número total de registros de todas las especies presentes como una

representación del esfuerzo de muestreo (Pineda & Lobo, 2009). Para cada grupo biológico, el porcentaje de completitud (PC) de los inventarios en cada cuadro se calculó como $PC = \text{riqueza observada} / \text{riqueza esperada} \times 100$, donde la riqueza observada es el número de especies del cuadro y la riqueza esperada es el límite superior al 95% de confianza en la función de Mao-Tau calculada con el programa EstimateS 8.2.0 (Colwell, 2009), que ha sido utilizada para objetivos similares (Pineda & Lobo, 2009). Para evitar sesgos por submuestreo, únicamente los cuadros que presentaron una completitud igual o mayor al 60% fueron seleccionados para los análisis de disimilitud.

El número de cuadros que cumplieron este requisito fue de 32 para anfibios, 34 para reptiles, 33 para reptiles con extremidades, 25 para serpientes, 33 para aves, 39 para mamíferos, 32 para mamíferos terrestres y 34 para murciélagos. De esta manera, la base de datos final incluye 71 especies de anfibios, 213 reptiles (106 de reptiles con extremidades, 107 serpientes), 497 aves y 181 mamíferos (91 mamíferos no voladores y 90 murciélagos), resultando en un total de 962 especies de vertebrados terrestres.

Se calculó también la distancia geográfica entre cuadros a través del método de centroide, ubicando un punto en el centro de cada cuadro y partir de este centro se calculó su distancia con respecto al resto de los centros de la totalidad de los cuadros.

Variables climáticas

Para analizar la relación entre la diversidad beta y el clima se preseleccionaron 19 variables de condiciones actuales (1950-2000) con una resolución de 30 arcossegundos equivalentes a 1 km², de la página electrónica World Clim Global Climate Data (www.worldclim.org). Las variables climáticas preseleccionadas fueron: temperatura promedio anual (BIO1), la media del intervalo diurno de temperatura (BIO2), isothermalidad (BIO3), estacionalidad de la

temperatura (desviación estándar * 100) (BIO4), temperatura máxima del mes más caliente (BIO5), temperatura mínima del mes más frío (BIO6), amplitud térmica anual (temperatura máxima del mes más caliente menos la temperatura mínima del mes más frío) (BIO7), media de la temperatura del trimestres más lluvioso (BIO8), media de la temperatura del trimestre más seco (BIO9), media de la temperatura del trimestre más cálido (BIO10), media de la temperatura del trimestre más frío (BIO11), precipitación anual (BIO12), precipitación del mes más lluvioso (BIO13), precipitación del mes más seco (BIO14), estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación) (BIO15), precipitación del trimestre más lluvioso (BIO16), precipitación del trimestre más seco (BIO17), precipitación del trimestre más cálido (BIO18) y precipitación del trimestre más frío (BIO19).

Cada cuadro de 10 x 10 se dividió en 100 subcuadros de 1 x 1km y se registraron los valores de las variables climáticas en 30 subcuadros seleccionados al azar (30% del cuadro). Para cada cuadro se calculó la media de cada variable en los 30 subcuadros. Las medias de las variables representan las condiciones ambientales locales (de cada cuadro).

Con la finalidad de determinar si existen correlaciones espaciales entre las 19 variables climáticas preseleccionadas se graficaron correlogramas utilizando el índice de Moran (Koenig, 1999). Con los valores de dicho índice se realizaron correlaciones de Pearson (con la corrección de Dutilleul's) para detectar la presencia de correlación espacial. Estos análisis se realizaron en el programa SAM versión 4.0 (Rangel *et al.*, 2010). Los resultados de las autocorrelaciones espaciales permitieron seleccionar de forma definitiva nueve variables climáticas que explicaron al resto, por lo que para explorar su relación con la diversidad beta únicamente se trabajó con éstas: temperatura media anual (BIO1), media del intervalo diurno de temperatura (BIO2), isothermalidad (BIO3), temperatura máxima del mes más caliente (BIO5), temperatura mínima del mes más frío (BIO6), media de la temperatura del trimestre

más frío (BIO11), precipitación anual (BIO12), precipitación del mes más lluvioso (BIO13) y precipitación del mes más seco (BIO14). La altitud fue una variable que no se consideró por presentar poca variación en el área de estudio (0 a 230 msnm).

Para medir la disimilitud climática entre pares de cuadros se calculó la distancia euclidiana entre los valores promedio de cada una de las nueve variables climáticas seleccionadas (Legendre *et al.*, 2005) en el programa Past (Hammer *et al.*, 2009).

Análisis de datos

La disimilitud en la composición de especies entre pares de cuadros fue calculada mediante el índice de Jaccard (β_{jac} , Baselga, 2012). En un análisis previo se determinó que para los vertebrados terrestres del Istmo de Tehuantepec esta disimilitud total se debe en un 90% al recambio de especies y sólo en menos de un 10% al anidamiento (Calderón *et al.*, en revisión: capítulo II).

Para examinar la relación entre la disimilitud en la composición de especies de cada uno de los ocho grupos de vertebrados y la distancia euclidiana de las nueve variables climáticas seleccionadas se realizaron correlaciones de Mantel en el programa Past (Hammer *et al.*, 2009).

RESULTADOS

Diversidad beta y distancia geográfica

La disimilitud y la distancia geográfica estuvieron positivamente correlacionadas en los ocho grupos de vertebrados terrestres del Istmo de Tehuantepec analizados (e.g., Fig. 2 y Cuadro 1). En términos generales las disimilitudes de los tres grupos de reptiles (reptiles, reptiles con extremidades y serpientes) presentaron la relación positiva más estrecha con la distancia (Fig.

2, Cuadro 1), y el grupo que presentó la relación más estrecha fueron los reptiles con extremidades ($r=0.5561$, $p<0.0001$). Los grupos de vertebrados con presencia de organismos voladores como las aves ($r=0.2536$ $p>0.0008$), mamíferos en conjunto ($r=0.2511$ $p>0.0001$) y murciélagos ($r=0.1621$ $p>0.0256$) presentaron relaciones más débiles con la distancia (Fig. 2, Cuadro 1).

Diversidad beta y disimilitud climática

La disimilitud en la composición de especies de los diferentes grupos de vertebrados está significativamente relacionada con la distancia euclidiana de la media de la mayoría de las variables climáticas analizadas (Cuadro 1), lo que indica que la temperatura y la precipitación son variables importantes para determinar la presencia de las especies en las comunidades. Sin embargo, los diferentes grupos de vertebrados presentaron diferencias en los valores de esta relación. Los reptiles presentaron las relaciones significativas más robustas (de mayor a menor: los reptiles con extremidades, reptiles y serpientes), mientras que el grupo que presentó las relaciones más débiles fueron los mamíferos y los murciélagos (Cuadro 1).

En el caso de los anfibios, las disimilitudes de ocho variables climáticas estuvieron correlacionadas positivamente, y sólo la isothermalidad (BIO3) no tuvo una correlación significativa. Las variables con relaciones más estrechas con la disimilitud de los anfibios fueron la media de la temperatura del trimestre más frío (BIO11) y la temperatura media anual (BIO1) (Cuadro 1). Para los reptiles, los reptiles con extremidades y las serpientes la diversidad beta se correlacionó positiva y significativamente con la distancia de las nueve variables seleccionadas (Cuadro 1). En el caso de los reptiles y los reptiles con extremidades, la precipitación del mes más seco (BIO14) fue la variable más relacionada con la disimilitud

total, mientras que para las serpientes fue la media de la temperatura del trimestre más frío (BIO11) y la precipitación del mes más seco.

La disimilitud de las aves, de los mamíferos, y de los murciélagos se correlacionó significativamente con seis de las nueve variables climáticas y los mamíferos no voladores con siete (Cuadro 1). La media del intervalo diurno de temperatura (BIO2) y la temperatura máxima del mes más caliente (BIO5) no estuvieron correlacionadas con ninguno de estos cuatro grupos de vertebrados. La media de la precipitación anual (BIO12) no se correlacionó con la disimilitud de aves ni con la de mamíferos, y la temperatura media anual (BIO1) no tuvo una relación significativa con la disimilitud de murciélagos (Cuadro 1).

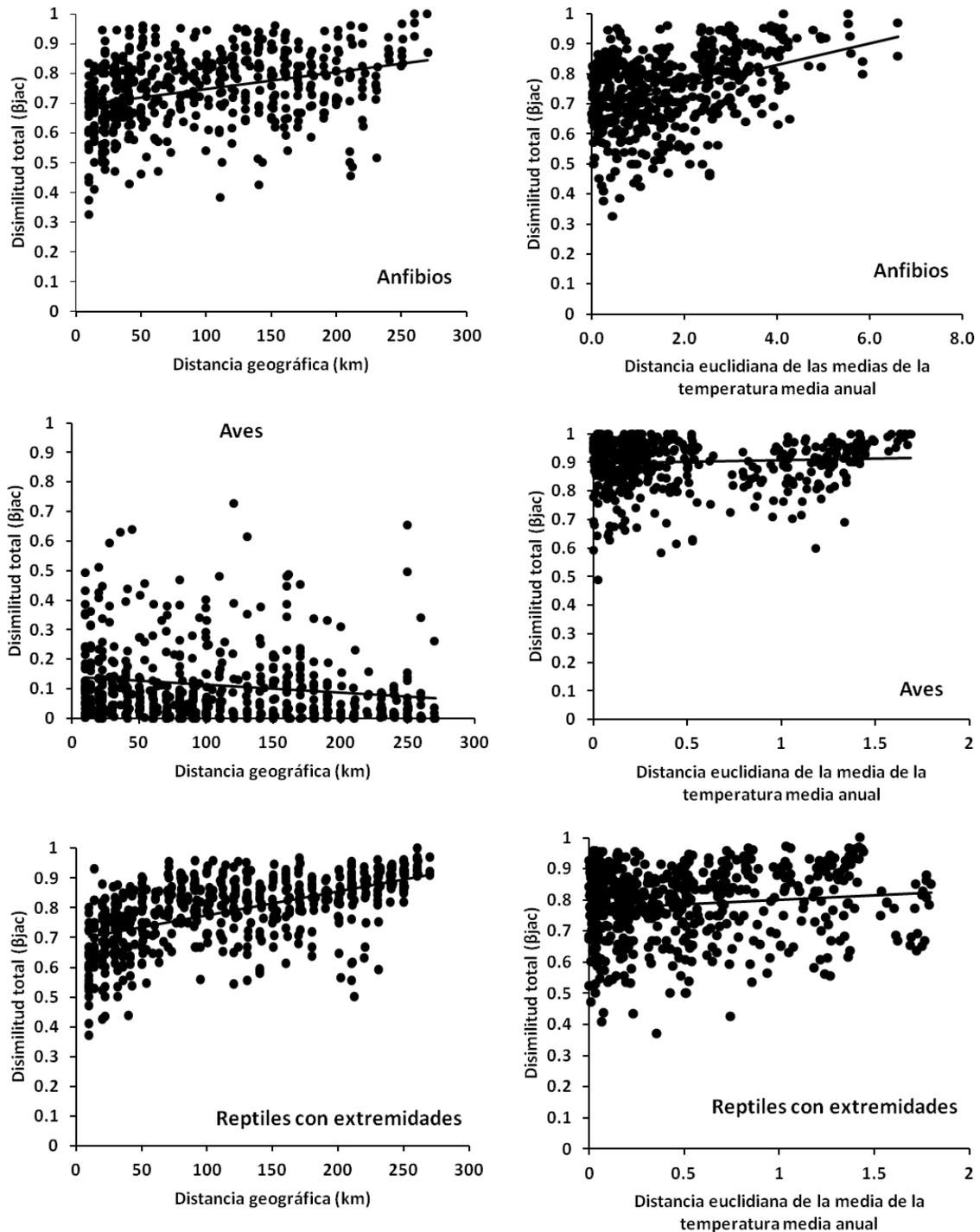


Figura 2. Ejemplos de las relaciones entre la diversidad beta de tres grupos de vertebrados (anfibios, aves y reptiles con extremidades) y la distancia geográfica (izquierda), y entre diversidad beta y disimilitud climática (temperatura media anual). Los valores de estas y las demás correlaciones se muestran en el Cuadro 1.

DISCUSIÓN

El Istmo de Tehuantepec es una zona que presenta una elevada diversidad beta de vertebrados terrestres ya que los ocho grupos analizados presentaron valores de disimilitud total arriba de 0.90 (de un máximo posible de 1) (Calderón *et al.*, en preparación: capítulo II), lo que coincide con lo anteriormente registrado por Rodríguez *et al.* (2003) y Koleff *et al.* (2008) en escalas de trabajo más amplias. Una de las explicaciones más aceptadas sobre la elevada diversidad beta en regiones tropicales menciona que la disponibilidad de energía o la productividad ambiental tiende a incrementar hacia el Ecuador, con lo que se incrementan las tasas de mutación y disminuyen los tiempos generacionales, dando lugar a tasas elevadas de especiación (Qian & Xiao, 2012). Además, la tolerancia ambiental de las especies de regiones tropicales es generalmente más limitada que en las templadas, lo que promueve que las áreas de distribución de las especies sean más pequeñas en los trópicos, por lo tanto, la diversidad beta debe ser mucho más alta en regiones tropicales con alta disponibilidad de energía, lo cual ha sido corroborada a escala global para diferentes grupos de vertebrados terrestres (Qian & Xiao, 2012).

De acuerdo con los resultados obtenidos en este trabajo, tanto la distancia geográfica como la temperatura y la precipitación, son variables que contribuyen a explicar la elevada diversidad beta de los vertebrados terrestres del Istmo de Tehuantepec, lo que significa que se cumple con la primera y segunda hipótesis planteadas en este trabajo (donde se esperaba que las tres variables estuvieran relacionadas con la diversidad beta) y apoya lo registrado en diversos trabajos realizados a escalas globales y continentales para vertebrados terrestres (Melo *et al.*, 2009; Chen *et al.*, 2011; Svenning *et al.*, 2011; Baselga *et al.*, 2012b). Sin embargo, los vertebrados homeotermos (aves y mamíferos) presentaron relaciones más débiles

que los poiquiloterms (anfibios y reptiles) y relaciones con un menor número de variables climáticas.

En el caso particular de los anfibios, Baselga *et al.* (2012b) analizaron la relación entre la diversidad beta y el ambiente a escala global, para lo cual dividieron la diversidad beta en recambio y anidamiento, encontrando que en regiones donde predominó el recambio las variables ambientales más importantes fueron la variación altitudinal y la temperatura, mientras que en zonas con predominancia de anidamiento fueron la evapotranspiración, la precipitación anual y la media de la temperatura actual. A nivel regional en el Cerrado, Brasil, Valdujo *et al.* (2012) encontraron que la diversidad beta de los anfibios está relacionada con la temperatura mínima del mes más frío, la elevación, la precipitación anual y la precipitación del trimestre más frío y en conjunto, estas variables explican el 42.35% de la varianza en la composición de la comunidad de anfibios (Valdujo *et al.*, 2012). Estos resultados coinciden con los obtenidos en este trabajo ya que éstas y otras variables más, tanto de la temperatura como de la precipitación, estuvieron significativamente relacionadas de manera positiva con la diversidad beta de los anfibios. Las variables de temperatura presentaron correlaciones más altas, lo que coincide con resultados obtenidos para anfibios en la región del Cerrado (Valdujo *et al.*, 2012). En general independientemente de la escala (global o regional) la precipitación y la temperatura son variables climáticas que están relacionadas con la diversidad beta de los anfibios (Baselga *et al.*, 2012b; Valdujo *et al.*, 2012).

La diversidad beta de los reptiles ha sido menos estudiada que la del resto de los vertebrados. Sin embargo, Chen *et al.* (2011) analizaron la influencia de la distancia geográfica y variables climáticas en la diversidad beta de los anfibios y reptiles de China, estas variables explicaron el 68% en la varianza en la diversidad beta para los anfibios y el 75.7% para los reptiles, también por separado las variables climáticas explicaron el 11.4% en los

anfibios y el 11.2% en los reptiles. En el caso de la distancia, ésta explicó el 7.7% en los anfibios y el 3% en los reptiles, por lo tanto las variables climáticas fueron más importantes que la distancia. Las variables climáticas, que en conjunto contribuyeron a explicar la varianza de la similitud de los anfibios y reptiles, fueron en orden de importancia: la diferencia entre la media de la temperatura del mes más frío y la media del mes más caliente, la evapotranspiración potencial, evapotranspiración actual, temperatura media anual y precipitación anual. Estos resultados demuestran que tanto la distancia geográfica como las variables climáticas como la temperatura y precipitación son variables que se encuentran estrechamente relacionadas con la diversidad beta de los anfibios y reptiles.

En el caso de las aves, a escala continental la diferencia en altitud fue la variable que explicó la mayor variación de la diversidad beta, seguida de la evapotranspiración y en menor medida la precipitación (Melo *et al.*, 2009). En este trabajo a escala regional en el Istmo de Tehuantepec, la altitud tiene un intervalo muy estrecho (de 0 a 250 msnm) y la evapotranspiración no fue evaluada, sin embargo, tanto la temperatura como la precipitación son variables que estuvieron relacionadas con la diversidad beta de las aves.

Para los mamíferos de América, las variables más estrechamente relacionadas con la diversidad beta son la evapotranspiración actual, la precipitación, la humedad y la altitud (Melo *et al.*, 2009). En coincidencia con este trabajo, la precipitación también fue importante en el caso de los mamíferos del Istmo de Tehuantepec. Sin embargo, la temperatura presentó correlaciones más estrechas (Cuadro 1). En el caso de los mamíferos de Europa, se ha registrado que la diversidad beta está relacionada con la heterogeneidad topográfica, la temperatura media anual, la evapotranspiración actual y potencial (Svenning *et al.*, 2011). Para los mamíferos de Norteamérica, todas las variables climáticas y topográficas en conjunto explicaron el 97.9% de toda la varianza. Las variables climáticas que presentaron

correlaciones más significativas con beta fueron la media de la temperatura del mes más frío, la media de la temperatura del mes más caliente, la evapotranspiración anual, la temperatura media anual y la precipitación media anual (Qian *et al.*, 2009). La diversidad beta también estuvo correlacionada con la distancia, pero ésta no presentó un patrón claro con la latitud, ya que al norte de los EUA presentó valores más altos de lo esperado (Qian *et al.*, 2009). Estos resultados coinciden con los obtenidos en este estudio, puesto que la diversidad beta de mamíferos estuvo correlacionada con la distancia y con la temperatura y precipitación, aunque con la temperatura presentó una relación más estrecha. En México también se ha explorado la relación entre la diversidad beta y el ambiente (Rodríguez *et al.*, 2003), encontrando que a nivel nacional la precipitación media anual y temperatura media anual no presentaron relaciones significativas con la diversidad beta de los mamíferos de 20 provincias mastofaunísticas, sin embargo, el tamaño del área de estudio estuvo relacionada con la diversidad beta de murciélagos y mamíferos terrestres, además, en estos últimos, la media de altitud sobre el nivel del mar también estuvo relacionada con la diversidad beta (Rodríguez *et al.*, 2003), aunque para Centroamérica el área no influye sobre la diversidad beta de los mamíferos (Rodríguez & Rodríguez-Tapia, 2007).

Las correlaciones más bajas entre la disimilitud y la distancia se presentaron en los grupos con presencia de organismos voladores (murciélagos y aves). Al parecer, para estos organismos la distancia es un factor con menor influencia para delimitar y determinar su presencia dentro de las comunidades. Por lo tanto, la causa más probable de la elevada disimilitud que estos grupos presentan en la zona parecen ser las limitaciones de nicho (más que a limitación en la capacidad de dispersión), esto a pesar de que la disimilitud total de los murciélagos y las aves también presentó una correlación más baja con las variables climáticas que el resto de los vertebrados.

Esto puede ser provocado por la heterogeneidad climática entre los cuadros, que implica el efecto de otras variables ambientales aunadas a la temperatura y precipitación, como es el caso de la altitud o la diversidad de tipos de vegetación, que en algunos casos éstos pueden ser factores importantes en la modelación de la diversidad beta de los vertebrados terrestres (Melo *et al.*, 2009; Svenning *et al.*, 2011; Baselga *et al.*, 2012; Chen *et al.*, 2012). Sin embargo, en el caso de la zona estudiada del Istmo de Tehuantepec, el gradiente altitudinal va de 0 a 250 m.s.n.m., por lo tanto es posible que esta variable no influya significativamente en el cambio en la composición de especies de las comunidades de los vertebrados terrestres.

Conclusiones

De acuerdo con los resultados obtenidos en este trabajo, tanto la distancia geográfica como la temperatura y la precipitación son variables que contribuyen a explicar la elevada diversidad beta de los vertebrados terrestres en el Istmo de Tehuantepec, sin embargo, los anfibios y reptiles presentaron correlaciones más altas y con mayor número de variables que en el caso de las aves y los mamíferos. Estos resultados sugieren que tanto la capacidad de dispersión como las limitaciones de nicho, contribuyen con el elevado cambio en la composición de especies entre las comunidades de vertebrados terrestres en el Istmo de Tehuantepec.

LITERATURA CITADA

- Arita, H. & Rodríguez, P. (2002) Geographic range, turnover rate and the scaling of species diversity. *Ecography*, 25: 541–550.
- Baselga, A. (2012) The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 1223–1232.

- Baselga, A., Lobo, J.M., Svenning, J.-Ch., Aragón, P. & Araújo, M.B. (2012a) Dispersal ability modulates the strength of the latitudinal richness gradient in European beetles. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 1106–1113.
- Baselga, A., Gómez-Rodríguez, C. & Lobo, J.M. (2012b) Historical legacies in world amphibian diversity revealed by the turnover and nestedness components of beta diversity. *PLoS ONE*, 7(2): e32341.
- Briones-Salas, M.A. & Sánchez-Cordero, V. (2004) Mamíferos. Pp. 423–447. *In: García-Méndez, A.J., Ordoñez, M.J. & Briones-Salas, M.A. (eds.). Biodiversidad de Oaxaca.* Instituto de Biología, UNAM, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Found. México.
- Calderón-Patrón, J. M., Moreno, C., Pineda, R., Sánchez-Rojas, G., & Zuria, I. (2013). Vertebrate dissimilarity, turnover and nestedness in a highly beta-diverse region: the role of spatial grain size, dispersal ability and distance. Enviado a PlosOne.
- Casas-Andreu, G., Méndez de la Cruz, F. & Aguilar-Miguel, X. (2004) Anfibios y Reptiles. Pp. 374–390. *In: García-Méndez, A.J., Ordoñez, M.J. & Briones-Salas, M.A. (eds.). Biodiversidad de Oaxaca .* Instituto de Biología, UNAM, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Found. México.
- Chen, S., Jiang, G., Zhang., J., Li., Y. & Qian., H. (2011) Species turnover of amphibians and reptiles in eastern China: disentangling the relative effects of geographic distance and environmental difference. *Ecological Research*, 26: 949–956.
- Colwell, R.K. (2009) *EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples*, Version 8.2. User's guide and application. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.

- Dobrovolski, R., Melo, A.S., Cassemiro, F. & Diniz-Filho, J.A.F. (2012) Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 191–197.
- Gaston K.J., Evans, K.L. & Lennon, J.J. (2007) The scaling of spatial turnover: pruning the thicket. Pp.181–222. In Storch, D., P.A. Marquet, P.A. & Brown, J.H.(eds). *Scaling biodiversity*. Cambridge University Press, Cambridge. United Kingdom. 500 p.
- Hammer, O., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2009) *Past: paleontological statistics*, Version 1.78. <http://folk.uio.no/oham—mer/past>.
- Howell, S.N.G. & Webb, S. (1995) *A guide to the birds of Mexico and northern Central America*. Oxford University Press, Oxford. 1010 p.
- Jimenez-Valverde, A., Baselga, A., Melic., A. & Txasko, A. (2010) Climate and regional beta-diversity gradients in spiders: dispersal capacity has nothing to say? *Insect Conservation and Diversity*, 3:51–60.
- Koenig, W.D. (1999). Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *TREE*, 14:22-26.
- Koleff, P., Soberón, J., Arita, H.T., Dávila, P., Flores-Villela, O., Golubov, J., Halffter, G., Lira-Noriega, A., Moreno, C.E., Moreno, E., Murguía, M., Munguía, M., Navarro-Sigüenza, A.G., Téllez, O., Ochoa-Ochoa, L., Peterson, A.T. & Rodríguez, P. (2008) Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies. Pp. 323–364. In: Soberón, J., Halffter, G. & Llorente-Bousquets, J. (eds). *Capital Natural de México Vol I. Conocimiento de la Biodiversidad*, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Legendre, P., Borcard, D. & Peres-Neto, P.R. (2005). Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, 75: 435-450.

- Liner, E. A. (2007) A checklist of the Amphibians and Reptiles of México. *Occasional Papers of the Museum of Natural Science*, 80: 1–60.
- Melo, A.S., Rangel, T. F. L. V. & Diniz-Filho, J.A.F. (2009) Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. *Ecography*, 32: 226–236.
- Navarro-Sigüenza, A., García-Trejo, A.G., Peterson, A.T. & Rodríguez-Contreras, V. (2004) Aves. Pp. 391–421. *In*: García-Méndez, A.J., Ordoñez, M.J. & Briones-Salas, M.A. (eds.). *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, UNAM, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Found. México.
- Nekola, J.C. & White, P.S. (1999) The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 26: 867–878.
- Pineda, E. & Lobo, J.M. (2009) Assessing the accuracy of species distribution models to predict amphibian species richness patterns. *Journal of Animal Ecology*, 78: 182–190.
- Qian, H. (2009) Global comparisons of beta diversity among mammals, birds, reptiles and amphibians across spatial scales and taxonomic ranks. *Journal of Systematics and Evolution*, 47: 509–514.
- Qian, H. (2010) Environment-richness for mammals, birds, reptiles and amphibians at global and regional scales. *Ecological Research*, 25: 629–637.
- Qian, H., Badgley, C. & Fox, D.L. (2009) The latitudinal gradient of beta diversity in relation to climate and topography for mammals in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 18: 111–122.
- Qian, H. & Xiao, M. (2012) Global patterns of beta diversity-energy relationship in terrestrial vertebrates. *Acta Oecologica*, 39: 67–71.

- Ramírez-Pulido, J., Arroyo-Cabrales, J. & Castro-Campillo, A. (2005) Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 21: 21–82.
- Rangel, T.F., Diniz-Filho, J.A.F. & Bini, L.M. (2010) SAM: a comprehensive application for spatial analysis in macroecology. *Ecography*, 33: 46–50.
- Rodríguez, P., Soberón, J. & Arita, H. (2003) El componente beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 89: 241–259.
- Rodríguez, P. & Rodríguez-Tapia, G. (2007). Escalas y gradientes de diversidad de los mamíferos de Norteamérica. Pp. 125-134. *In: Sánchez-Rojas, G. & Rojas-Martínez, A. (eds.). Tópicos en sistemática, biogeografía, ecología y conservación de mamíferos.* Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. 214 pp.
- Sibley, D.A. (2000) *The Sibley guide to birds*. The National Audubon Society. 545 p.
- Soininen, J., McDonald, R. & Hillebrand, H. (2007) The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, 30: 3–12.
- Svenning, J. C.; Flojggard, C. & Baselga, A. (2011). Climate, history and neutrality as drivers of beta diversity of mammals in Europe: insights from multiscale deconstruction. *Journal of Animal Ecology*, 80: 393-402.
- Valdujo, P.H., Carrolina, A.O., Carnaval, Q. & Graham, C.H. (2012). Environmental correlates of anuran beta diversity in the Brazilian Cerrado. *Ecography*. Doi: 0.1111/j.1600-0587.2012.07374.x.

Cuadro 1. Resultados de las correlaciones de Mantel realizadas entre la disimilitud (diversidad beta) para los ocho grupos de vertebrados analizados, la distancia geográfica y la disimilitud climática (distancia euclidiana de la media de nueve variables relacionadas con la temperatura y la precipitación). Se muestran en negritas las correlaciones estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

GRUPO	Variables	MEDIA		
		<i>r</i>	<i>P</i>	
Anfibios	Distancia	0.327	<0.0001	
	BIO1	0.3758	0.0001	
	BIO2	0.298	0.0001	
	BIO3	0.151	0.0674	
	BIO5	0.3475	0.0001	
	BIO6	0.3463	0.0001	
	BIO11	0.3997	0.0001	
	BIO12	0.2511	0.0002	
	BIO13	0.2345	0.0004	
	BIO14	0.3123	0.0001	
	Reptiles	Distancia	0.4969	<0.0001
		BIO1	0.4038	0.0001
		BIO2	0.1682	0.003
		BIO3	0.4242	0.0001
BIO5		0.1896	0.0024	
BIO6		0.4931	0.0001	
BIO11		0.4997	0.0001	
BIO12		0.4567	0.0001	
BIO13		0.4092	0.0001	
BIO14		0.5079	0.0001	
Reptiles con extremidades	Distancia	0.5561	<0.0001	
	BIO1	0.4355	0.0001	
	BIO2	0.1814	0.003	
	BIO3	0.4378	0.0001	
	BIO5	0.2176	0.0002	
	BIO6	0.5161	0.0001	
	BIO11	0.5232	0.0001	
	BIO12	0.4772	0.0001	
	BIO13	0.4257	0.0001	

GRUPO	Variables	MEDIA	
		<i>r</i>	<i>P</i>
	BIO14	0.5336	0.0001
Serpientes	Distancia	0.4481	<0.0001
	BIO1	0.3925	0.0001
	BIO2	0.2096	0.0056
	BIO3	0.37	0.0002
	BIO5	0.2328	0.0042
	BIO6	0.4521	0.0001
	BIO11	0.4646	0.0001
	BIO12	0.4215	0.0001
	BIO13	0.3903	0.0001
	BIO14	0.4637	0.0001
Aves	Distancia	0.2536	0.0008
	BIO1	0.2001	0.0156
	BIO2	0.06055	0.2198
	BIO3	0.3323	0.0001
	BIO5	0.07899	0.2096
	BIO6	0.2746	0.0016
	BIO11	0.254	0.003
	BIO12	-0.2895	1
	BIO13	0.2745	0.0001
	BIO14	0.3397	0.0001
Mamíferos	Distancia	0.2511	<0.0001
	BIO1	0.1635	0.0288
	BIO2	-0.05987	0.8062
	BIO3	0.2672	0.0004
	BIO5	0.004078	0.4606
	BIO6	0.2097	0.0056
	BIO11	0.1988	0.0078
	BIO12	0.1134	0.0818
	BIO13	0.1973	0.0002
	BIO14	0.2216	0.0001
Mamíferos No Voladores	Distancia	0.345	<0.0001
	BIO1	0.2987	0.0002
	BIO2	0.01819	0.3686
	BIO3	0.2727	0.001
	BIO5	0.148	0.0678
	BIO6	0.3013	0.0002

		MEDIA	
GRUPO	Variables	<i>r</i>	<i>P</i>
	BIO11	0.3061	0.0001
	BIO12	0.1635	0.007
	BIO13	0.1362	0.0088
	BIO14	0.2509	0.0001
Murciélagos	Distancia	0.1621	0.0256
	BIO1	0.177	0.0506
	BIO2	-0.05985	0.7298
	BIO3	0.3308	0.0002
	BIO5	-0.05554	0.6816
	BIO6	0.2746	0.0054
	BIO11	0.2484	0.0098
	BIO12	0.177	0.0036
	BIO13	0.1695	0.0012
	BIO14	0.2294	0.0002

DISCUSIÓN GENERAL

Debido a su complejidad conceptual y metodológica, la diversidad beta ha sido objeto de diversas discusiones por parte de profesionales inmersos en el tema (Legendre *et al.*, 2005; Tuomisto & Ruokolainen, 2006; Jurasinski *et al.*, 2009; Moreno & Rodríguez, 2010, 2011; Tuomisto, 2010a, b y c). Incluso ha sido motivo de foros de discusión en revistas ecológicas de prestigio (Laliberté, 2008; Legendre *et al.*, 2008; Pélissier *et al.*, 2008; Tuomisto & Ruokolainen, 2008), de propuestas particulares de análisis (Jost, 2007, 2010; Baselga, 2010; Tuomisto, 2011; Baselga, 2012) y de revisiones conceptuales y metodológicas (Koleff *et al.*, 2003; Tuomisto 2010a, b y c; Anderson *et al.*, 2011; Calderón-Patrón *et al.*, 2012).

En ocasiones las revisiones han abordado aspectos teóricos complejos (Tuomisto 2010a, b, c), lo que ha limitado su aplicación y adopción por científicos no familiarizados con él tema. Sin embargo, también han existido propuestas que por su sencillez, utilidad práctica y conceptual han tenido buena aceptación por parte de diversos especialistas. Este es el caso de los métodos de beta propuestos por Baselga (2010 y 2012) ya que han sido utilizados por diversos autores, con distintos grupos, en diferentes partes del mundo (Baselga 2010, Baselga *et al.*, 2012; Dobrovolski *et al.*, 2012; Leprieur *et al.*, 2011, Svenning *et al.*, 2011). Incluso esta propuesta ha sido recomendada para probar las tendencias de la diversidad beta y su variación con la extensión y grano de estudio (Barton *et al.*, 2013).

De acuerdo con las tendencias actuales de investigación (Calderón-Patrón *et al.*, 2012), el futuro de la diversidad beta se encuentra en las siguientes líneas de investigación: la aplicación de los métodos de diversidad beta de Jost (2007), la medición de la diversidad beta y sus componentes de recambio y anidamiento de Baselga (2010 y 2012), y la incorporación de conceptos y métodos relacionados con la diversidad funcional y filogenética a la estimación de beta (Weiher, 2011; Vellend *et al.*, 2011). Con estas nuevas herramientas

metodológicas y analíticas se obtendrán información más detallada del cambio en la composición de especies que puede ser útil para el entendimiento de los patrones de diversidad, e incorporarse en el diseño de estrategias de manejo y conservación de los recursos naturales.

Componentes de la diversidad beta de los vertebrados terrestres en el Istmo de Tehuantepec y su relación con la capacidad de dispersión, la distancia geográfica y la escala espacial

El Istmo de Tehuantepec es una estrecha región tropical de tierras bajas que separa las montañas del sur de México de las tierras altas de Chiapas, Guatemala y América Central, por lo que constituye un corredor biológico entre las vertientes del Golfo y del Pacífico. También, es una de las zonas del país con mayor riqueza de vertebrados terrestres, donde además predominan especies con áreas de distribución pequeñas (Koleff *et al.*, 2008). Estos hechos me llevaron a hipotetizar que la diversidad beta de los vertebrados terrestres sería elevada (Calderón-Patrón *et al.*, en revisión: capítulo II). Esto fue corroborado utilizando el índice de Jaccard para medir la disimilitud total propuesto por Baselga (2012) (el cual es utilizado como una medida del cambio en la composición de especies entre comunidades), registrando valores de disimilitud por encima de 0.9 a una escala de 10 x 10 km. Por lo tanto, el Istmo de Tehuantepec no sólo es una zona tropical con alta riqueza de especies o diversidad gamma, sino que también es una zona donde se presenta una elevada variación en la composición de especies de vertebrados terrestres entre comunidades (alta diversidad beta).

Una de las explicaciones más aceptadas sobre la elevada diversidad beta en regiones tropicales menciona que la disponibilidad de energía o la productividad ambiental tiende a incrementar hacia el Ecuador, y esto incrementa las tasas de mutación y disminuye los tiempos generacionales, dando lugar a tasas elevadas de especiación. Además, la tolerancia ambiental

de las especies de regiones tropicales es generalmente más limitada que en las regiones templadas, por lo que el tamaño de las áreas de distribución de las especies es menor en los trópicos, y consecuentemente la diversidad beta debe ser mucho más alta en regiones con alta disponibilidad de energía (Qian & Xiao, 2012) como debe ser el caso del Istmo de Tehuantepec que se encuentra en la región tropical más sureña del país.

Aunado a lo anteriormente registrado en este trabajo a una escala regional, donde la diversidad beta de los vertebrados terrestres es elevada, en el Istmo de Tehuantepec la disimilitud derivada del recambio en la composición de especies es el factor que provoca el 90% de la diversidad beta de los vertebrados terrestres, mientras que la disimilitud derivada del anidamiento es mínima. Esto puede ser producto, entre otras cosas, de que en esta zona las extinciones masivas por glaciaciones del pasado no ocurrieron. Se ha demostrado que la diversidad beta es provocada por el anidamiento cuando las regiones han sufrido cambios climáticos drásticos, como las glaciaciones del Pleistoceno, y por el contrario, en zonas donde los cambios climáticos no fueron tan fuertes, el recambio es el factor más importante para modelar la diversidad beta (Melo *et al.*, 2009; Baselga, 2010; Leprieur *et al.*, 2011; Baselga, 2012, Baselga *et al.*, 2012; Dobrovolski *et al.*, 2012). De acuerdo con evidencia geológica, el Istmo de Tehuantepec sufrió un evento tectónico muy importante durante el Plioceno, en el cual los corredores de tierras altas que en él se extendían durante el Mioceno fueron destruidos debido a una actividad tectónica extrema relacionada con la subducción de la Placa de Cocos (Barrier *et al.*, 1998; Manea & Manea, 2006; León-Paniagua *et al.*, 2007). Esto coincide con el tiempo en que varios géneros y especies de víboras, aves y roedores divergieron en el Istmo de Tehuantepec (Sullivan *et al.*, 2000; León-Paniagua *et al.*, 2007; Castoe *et al.*, 2009). Por lo

tanto, la historia geológica de esta zona nos muestra que al parecer se ha promovido el recambio y no el anidamiento.

En diversos trabajos previos, a escala global, continental y nacional para vertebrados terrestres (Qian, 2009; Keil *et al.*, 2012; Koleff *et al.*, 2008; Dobrovolski *et al.*, 2012), se ha registrado una diversidad beta más alta en organismos con menor capacidad de dispersión, siendo los anfibios el grupo que ha presentado los valores de beta más altos y las aves los más bajos (Qian, 2009; Koleff *et al.*, 2008; Dobrovolski *et al.*, 2012), sin embargo, en una escala regional de trabajo como es el caso de la porción del Istmo de Tehuantepec analizada en este trabajo, la capacidad de dispersión no parece ser un factor importante para determinar el valor de diversidad beta de los vertebrados terrestres. Ese resultado se presenta en una zona que no ofrece barreras geográficas importantes para los organismos, lo que ha permitido el flujo de organismos (Sullivan *et al.*, 2000; León-Paniagua *et al.*, 2007; Castoe *et al.*, 2009; Barber & Klicka, 2010). Sin embargo, los resultados de las correlaciones entre la diversidad beta y la distancia geográfica fueron significativas para todos los grupos, en las tres escalas de trabajo, y en términos generales, los organismos con mayor capacidad de dispersión (aves y murciélagos) presentaron correlaciones más bajas que los organismos menos vágiles (anfibios y reptiles).

En el caso del recambio, los grupos con mayor capacidad de dispersión (murciélagos y las aves) presentan las relaciones más débiles entre el recambio y la distancia. La única excepción a este patrón la presentan las aves en la escala de 10 x 10 km, quienes presentaron el valor más alto de recambio, esto puede ser producto de la escala local de trabajo a la cual es probable que no sea posible detectar el efecto de la distancia ya que la vagilidad de las aves supera la distancia que separa a las unidades de trabajo. El fenómeno del aumento de la diversidad beta conforme aumenta la distancia geográfica se conoce como decaimiento de la

similitud con la distancia (*distance-decay in similarity*) (Nekola & White, 1999). Se han propuesto tres mecanismos principales para explicar este patrón: A) Las condiciones ambientales cambian conforme aumenta la distancia, lo que implica una separación de las especies con diferentes características fisiológicas y que la composición de especies sea predecible con el tipo de ambiente (Nekola & White, 1999; Soininen *et al.*, 2007). B) La configuración del ambiente influye en el movimiento de las especies. A mayor número de barreras, la similitud decrece más abruptamente que en un sitio abierto (Nekola & White, 1999; Soininen *et al.*, 2007). C) Las diferentes capacidades de dispersión de las especies, pues la relación similitud-distancia ocurre aun si el ambiente es totalmente homogéneo. Por lo tanto, en esta región la distancia está asociada con el ambiente y la capacidad de dispersión de los organismos, ya que la configuración espacial (ser una planicie rodeada de montañas) representa un corredor entre las faunas del norte y sur.

En la porción del Istmo de Tehuantepec correspondiente al área de estudio de este trabajo, conforme aumenta la resolución espacial, la diversidad beta de vertebrados aumenta confirmando esta tendencia como uno de los patrones más consistente para la diversidad beta, el cual ha sido reportado para diferentes organismos como bacterias, plantas de dunas costeras, plantas silvestres en agroecosistemas, mariposas, escarabajos estercoleros y vertebrados terrestres (Arita & Rodríguez, 2002; Bossuyt & Hermy, 2004; Gabriel *et al.*, 2006; MacNally *et al.*, 2004; Martiny *et al.*, 2011; Qian, 2009, Keil *et al.*, 2012). Esto se explica porque conforme se agranda la escala de trabajo, disminuyen las diferencias ambientales entre unidades de muestreo y el número de especies compartidas se incrementa, además de que las áreas grandes tienen más especies y se reduce el grado de agregación de la distribución de las mismas (Gaston *et al.*, 2007). En el caso de la escala de este trabajo (regional), de acuerdo con Whittaker *et al.* (2001) los factores ambientales que modelan la diversidad beta son la

topología, altitud, discontinuidad del hábitat, gradientes latitudinales en productividad y clima y las dinámicas de energía. Algunos factores intrínsecos de los organismos que también pueden influir son: limitación en la capacidad de dispersión, posición en la cadena trófica, tamaño del área de distribución y dinámicas de metacomunidades (Whittaker *et al.*, 2001). A escalas pequeñas las diferencias en la capacidad de dispersión de los organismos son más marcadas y la heterogeneidad ambiental es más importante, aunado a la plasticidad genética de los organismos y especies (tolerancia ambiental), lo que hace que estas pequeñas diferencias influyan en los cambios en la composición de especies a niveles locales (Vellend, 2001; Gaston *et al.*, 2007; Qian, 2009).

Los determinantes de la diversidad beta de los vertebrados terrestres en el Istmo de Tehuantepec

Como se mencionó con anterioridad, la diversidad beta puede ser provocada por dos factores principales: las limitaciones de nicho y las limitaciones en la capacidad de dispersión (Legendre *et al.*, 2005; Gaston *et al.*, 2007). Respecto a las limitaciones de nicho, éstas tienen que ver con la capacidad de los organismos de responder o de adaptarse a las condiciones ambientales y ecológicas de un sitio, por lo tanto las variables ambientales juegan un papel muy importante en la conformación de la composición de especies de las comunidades, ya que si el organismo tolera las condiciones de un sitio, la probabilidad de que el individuo pueda sobrevivir es más grande que si las condiciones son adversas. El segundo factor (limitaciones en la capacidad de dispersión) tiene que ver con características intrínsecas de los organismos, aunado a la complejidad topográfica del hábitat y la distancia geográfica entre las comunidades.

Estos mecanismos no son mutuamente excluyentes y en el Istmo de Tehuantepec los dos factores ejercen cierto grado de influencia en la configuración de la diversidad beta. Esto puede ser producto de la elevada heterogeneidad ambiental presente en la región (en esta zona se encuentran tres subprovincias fisiográficas), a que es una barrera biogeográfica importante para los organismos que se distribuyen al sur o que llegan de Centroamérica y no pueden llegar al centro de México (Ortíz-Pérez *et al.*, 2004; Castoe *et al.*, 2009), y a que los vertebrados terrestres de la región tienen áreas de distribución pequeñas (Koleff *et al.*, 2008). Por un lado, los resultados obtenidos muestran que la capacidad de dispersión de los organismos en la porción estudiada en el Istmo de Tehuantepec a una escala regional de trabajo no es un factor importante para determinar la disimilitud total entre comunidades, ya que la disimilitud más grande se registró en las aves, las cuales presentan la mayor capacidad de dispersión y los tamaños promedios más grandes de tamaño de área de distribución, mientras que la disimilitud más baja se presentó en los anfibios con la menor capacidad de dispersión y los promedios más pequeños del tamaño de su área de distribución, lo que contradice lo registrado en la literatura (Koleff *et al.*, 2008; Qian, 2009). Sin embargo, por otro lado, la distancia geográfica sí tiene un efecto sobre la disimilitud, puesto que en términos generales, para todos los grupos analizados, conforme aumenta la distancia entre comunidades aumenta la disimilitud total.

En este trabajo, tanto la temperatura como la precipitación son variables relacionadas con la diversidad beta de los vertebrados terrestres. Sin embargo, las relaciones no fueron las mismas para los ocho grupos de vertebrados analizados: las correlaciones más altas se presentaron en los tres grupos de reptiles, y las más débiles en los grupos con presencia de organismos voladores como los murciélagos, aves y mamíferos en conjunto. La diversidad beta de estos mismos grupos también tuvo relaciones débiles con la distancia, lo que indica

que puede haber otros factores que sumados a la distancia, temperatura y precipitación, contribuyen a moldear la diversidad beta de estos organismos.

Los resultados obtenidos sobre la diversidad beta de vertebrados en el Istmo de Tehuantepec son relevantes para la comprensión de esta diversidad a escalas locales y regionales, ya que es el primer trabajo que se realiza a una escala regional de trabajo y que analiza diferentes grupos de vertebrados terrestres en una misma región en diferentes escalas. Otra de las aportaciones de este trabajo es la cuantificación de la diversidad beta y de sus componentes de recambio y anidamiento a escala regional, ya que este método únicamente ha sido aplicado a escalas globales y continentales (Leprieur *et al.*, 2011; Baselga *et al.*, 2012; Dobrovolski *et al.*, 2012). Por lo tanto, los resultados obtenidos en este proyecto muestran la tendencia de la diversidad beta a escala regional para diferentes grupos en una misma extensión pero diferente grano espacial.

La utilidad práctica de la diversidad beta en conservación es conocida pero poco explorada, ya que actualmente no es un criterio tomado en cuenta en el diseño de estrategias de conservación ni en la selección de áreas naturales protegidas (parques nacionales, reservas de la biósfera, etc.), por lo tanto, es necesario demostrar y resaltar la utilidad de esta medida de diversidad en las propuestas de conservación de los recursos naturales. En el caso de este trabajo los análisis de diversidad beta muestran en términos generales que la conservación de los vertebrados terrestres en el Istmo de Tehuantepec implicará la protección o conservación de múltiples sitios a una escala pequeña (10 x 10 km) a lo largo del área de estudio, también que entre más alejados estén estos sitios se conservará un mayor número de especies, por lo tanto será necesario incorporar el método de decaimiento de la similitud con la distancia para definir las distancias entre las diferentes unidades por conservar.

En la región se han generado algunas iniciativas comunitarias para la conservación de algunas localidades, principalmente en las comunidades de Chivela y Nizanda que tienen especies endémicas de plantas y animales de selva baja caducifolia, selva baja espinosa y matorral xerófilo. Este tipo de esfuerzos son raros ya que el cambio de uso de suelo por actividades productivas es muy frecuente desde hace varias décadas, a pesar de esto, aun existen remantes de selvas medianas en buen estado de conservación en diferentes puntos entre ellos la región de los Chimalapas, sin embargo, con excepción de Los Tuxtlas en Veracruz, en la zona no hay Áreas Naturales Protegidas, por lo tanto es necesario un plan de manejo y conservación de los recursos naturales en la región. Debido a la complejidad socioeconómica del Istmo de Tehuantepec, la creación de Áreas Naturales Protegidas no es muy factible, sin embargo, una de las estrategias que podrían implementarse es la delimitación de áreas de conservación y el pago de servicios ambientales en las mismas, ya que ambas actividades son financiadas por dependencias gubernamentales como la Comisión Nacional Forestal a las comunidades que soliciten el apoyo. De esta forma se podría crear una red de pequeñas zonas que además de conservarse, generen un beneficio económico para sus propietarios.

CONCLUSIONES GENERALES

- La diversidad beta está en un proceso intenso de análisis. Diferentes propuestas han motivado un cambio radical en su conceptualización, que han generado aproximaciones y herramientas de análisis cada vez más precisas. Su potencial de aplicación en problemas prácticos es enorme y aún poco explorado. No cabe duda de que en el futuro esta medida de diversidad contribuirá a un mejor entendimiento de la estructura y funcionamiento de las comunidades naturales y de aquellas modificadas o derivadas por las actividades humanas.
- La diversidad beta de los vertebrados terrestres del Istmo de Tehuantepec es elevada, y el recambio de especies es el componente que explica más del 90% de la diversidad beta. La escala espacial tiene un papel importante para la diversidad beta: a mayor resolución espacial la diversidad beta aumenta. Esto mismo sucede con el recambio, sin embargo el componente anidamiento aumenta conforme se disminuye la resolución.
- La capacidad de dispersión al parecer no tiene un efecto importante en la diversidad beta a una escala regional de trabajo (para ninguno de los tres tamaños de malla utilizados).
- La relación entre la diversidad beta y la distancia geográfica es positiva y significativa (conforme aumenta la distancia aumenta el cambio en la composición de especies entre comunidades), sobre todo para la diversidad beta total y el componente de recambio. Esta relación es más débil en organismos voladores, lo que indica que estos grupos (murciélagos y aves) cambian en menor medida su composición de especies con la distancia geográfica.

- La temperatura y la precipitación también contribuyen a explicar una elevada diversidad beta de los vertebrados terrestres en el Istmo de Tehuantepec principalmente para los anfibios y los reptiles.
- Se sugiere que tanto la capacidad de dispersión como las limitaciones de nicho contribuyen con el elevado cambio en la composición de las comunidades de vertebrados terrestres en el Istmo de Tehuantepec.

LITERATURA CITADA

- Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H.V., Comita, L.S., Davies, K.F., Harrison, S P., Kraft, N.J.B., Stegen J.C. & Swenson, N.G. (2011). Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14: 19-28.
- Arita, H. & Rodríguez, P. (2002) Geographic range, turnover rate and the scaling of species diversity. *Ecography*, 25: 541–550.
- Barber, B.R. & Klicka, J. (2010) Two pulses of diversification across the Isthmus of Tehuantepec in a montane Mexican bird fauna. *Proceedings of the Royal Society B*, 277: 2675–2681.
- Barrier, E., Velasquillo, L., Chávez, M. & Gaulon, R. (1998), Neotectonic evolution of the Isthmus of Tehuantepec (Southeastern Mexico). *Tectonophysics*, 287: 77-96.
- Barton, P.S., Cunningham, S.A., Manning, A.D., Gibb, H., Lindenmayer, D.B. & Didham, R.K. (2013) The spatial scaling of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, DOI: 10.1111/geb.12031.

- Baselga, A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19: 134–143.
- Baselga, A. (2012) The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 1223-1232.
- Baselga, A., Gómez-Rodríguez, C. & Lobo, J.M. (2012) Historical legacies in world amphibian diversity revealed by the turnover and nestedness components of beta diversity. *PLoS ONE*, 7(2), e32341.
- Bossuyt, B. & Hermy, M. (2004). Species turnover at small scales in dune slack plant communities. *Basic and Applied Ecology*, 5: 321-329.
- Calderón-Patrón, J.M., Moreno, C. & Zuria, I. (2012). Diversidad beta: medio siglo de avances. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83: 879-891.
- Calderón-Patrón, J. M., Moreno, C., Pineda, R., Sánchez-Rojas, G., & Zuria, I. 2013. Vertebrate dissimilarity, turnover and nestedness in a highly beta-diverse Region: the role of spatial grain size, dispersal ability and distance. Enviado a *PlosOne*.
- Castoe, T.A., Daza, J.M., Smith, E.N., Sasa, M.M., Kuch, U., Campbell, J.A., Chippindale, P.T. & Parkinson, C.L. (2009). Comparative phylogeography of pitvipers suggest a consensus of ancient Middle American highland biogeography. *Journal of Biogeography*, 36: 88-103.
- Dobrovolski, R., Melo, A.S., Cassemiro, F. & Diniz-Filho, J.A.F. (2012) Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 191–197.
- Gabriel, D., Roschewitz, I., Tschanrtke, T. & Thies, C. (2006). Beta diversity at different spatial scales: plant communities in organic and conventional agriculture. *Ecological Applications*, 16: 2011-2021.

- Gaston K.J., Evans, K.L. & Lennon, J.J. (2007) The scaling of spatial turnover: pruning the thicket. Pp. 181–222. *In*: Storch, D., Marquet, P.A., & Brown, J.H (eds). *Scaling biodiversity*. Cambridge University Press, Cambridge. United Kingdom. 500 p.
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88: 2427-2439.
- Jost, L. (2010). Independence of alpha and beta diversities. *Ecology*, 91: 1969-1974.
- Jurasinski, G., Retzer, V. & Beierkuhnlein, C. (2009). Inventory, differentiation, and proportional diversity: a consistent terminology for quantifying species diversity. *Oecologia*, 159: 15-26.
- Keil, P, Schweiger, O., Kühn, I., Kunin, W.E., Kuussaari, M., Settele, J., Henle, K., Brotons, L., Pe'er, G., Lengyel, S., Moustakas, A., Steinicke, H. & Storch, D. (2012). Patterns of beta diversity in Europe: the role of climate, land cover and distance across the scales. *Journal of Biogeography*, 39: 1473–1486.
- Koleff, P., Gaston, K. & Lennon, J. (2003). Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72: 367-382.
- Koleff, P., Soberón, J., Arita, H.T., Dávila, P., Flores-Villela, O., Golubov, J., Halffter, G., Lira-Noriega, A., Moreno, C.E., Moreno, E., Murguía, M., Munguía, M., Navarro-Sigüenza, A.G., Téllez, O., Ochoa-Ochoa, L., Peterson, A.T. & Rodríguez, P. (2008) Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies. Pp. 323–364. *In*: Soberón, J., Halffter, G. & Llorente-Bousquets, J. (eds.) *Capital Natural de México Vol I. Conocimiento de la Biodiversidad.*), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Laliberté, E. (2008). Analyzing or explaining beta diversity? Comment. *Ecology*, 89: 3232-3237.

- Legendre, P., Borcard, D. & Peres-Neto, P.R. (2005) Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, 75: 435–450.
- Legendre, P., Borcard, D. & Peres-Neto, P.R. (2008). Analyzing or explaining beta diversity? Comment. *Ecology*, 89: 3238-3244.
- León-Paniagua, L., Navarro, A., Hernández, B. & Morales, J.C. (2007). Diversification of arboreal mice of genus *Habromys* (Rodentia: Cricetidae: Neotominae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62: 653-664.
- Leprieur, F., Tedesco, P.A., Hugueny, B., Beauchard, O., Durr, H.H., Brosse, S. & Oberdorff, T. (2011) Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climatic changes. *Ecology Letters*, 14: 325–334.
- MacNally, R., Fleishman, E., Bulluck, L.P. & Betrus, C.J. (2004). Comparative influence of spatial scale on beta diversity within regional assemblages of birds and butterflies. *Journal of Biogeography*, 31: 917-929.
- Manea, V.C. & Manea, M. (2006) Origin of the modern Chiapanecan volcanic arc in southern Mexico inferred from thermal models. Pp. 27–38. In: Rose, W.I., Bluth, G.J.S, Carr, M.J., Ewert, J., Patino, L.C. & Vallance, J.W. (eds). *Volcanic hazards in Central America*. Geological Society of America Special Paper 411, Boulder, Colorado. USA.
- Martiny, J. B. H., Eisen, J.A., Penn, K., Allison, S.D. & Horner-Devine, M.C. (2011). Drivers of bacterial β -diversity depend on spatial scale. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 108: 785-7854.
- Melo, A.S., Rangel, T. F. L. V. & Diniz-Filho, J.A.F. (2009) Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. *Ecography*, 32: 226-236.
- Moreno, C. E. & Rodríguez, P. (2010). A consistent terminology for quantifying species diversity? *Oecologia*, 163: 279-282.

- Moreno, C. E. & Rodríguez, P. (2011). Commentary: Do we have a consistent terminology for species diversity? Back to basics and toward a unifying framework. *Oecologia*, 167: 889-892.
- Nekola, J.C. & White, P.S. (1999) The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 26: 867–878.
- Ortíz-Pérez, M.A., Hernández-Santana, J.R. & Figueroa Mah-Eng, J.M. (2004) Reconocimiento fisiográfico y geomorfológico. Pp. 43-54. In: García-Mendoza, A.J., Ordoñez, M.J. & Briones-Salas, M.A. (eds.) *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, UNAM, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza, World Wildlife Fund. México.
- Pélissier, R., Couteron, P & Dray, S. (2008). Analyzing or explaining beta diversity? Comment. *Ecology*, 89: 3227-3232.
- Qian, H. (2009) Global comparisons of beta diversity among mammals, birds, reptiles and amphibians across spatial scales and taxonomic ranks. *Journal of Systematic and Evolution*, 47: 509–514.
- Qian, H. & Xiao, M. (2012) Global patterns of beta diversity-energy relationship in terrestrial vertebrates. *Acta Oecologica*, 39: 67–71.
- Soininen, J., McDonald, R. & Hillebrand, H. (2007) The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, 30: 3–12.
- Sullivan, J., Arellano, E. & Rogers, D.S. (2000) Comparative phylogeography of Mesoamerican highland rodents: concerted versus independent response to past climate fluctuations. *The American Naturalist*. 155: 755–768.

- Svenning, J. C., Flojggard, C. & Baselga, A. (2011). Climate, history and neutrality as drivers of beta diversity of mammals in Europe: insights from multiscale deconstruction. *Journal of Animal Ecology*, 80: 393-402.
- Tuomisto, H. & Ruokolainen, K. (2006). Analyzing or explaining beta diversity? Understanding the targets of different methods of analysis. Reply. *Ecology*: 87: 2697-2708.
- Tuomisto, H. & Ruokolainen, K. (2008). Analyzing or explaining beta diversity? Reply. *Ecology*, 89: 3244-3256.
- Tuomisto, H. (2010a). A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, 33: 2-22.
- Tuomisto, H. (2010b). A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 2. Quantifying beta diversity and related phenomena. *Ecography*, 33: 23-45.
- Tuomisto, H. (2010c). A consistent terminology for quantifying species diversity? Yes it does exist. *Oecologia*, 164: 853-860.
- Tuomisto, H. (2011). Do we have a consistent terminology for species diversity? Yes, if we choose to use it. *Oecologia*, 167: 903–911.
- Weiher, E. (2011). A primer of trait and functional diversity. Pp 175-191. In: Magurran, A. & McGill, B.J. (eds.). *Biological diversity frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press. United Kingdom. 368 p.
- Whittaker, R.J., Willis, K.J & Field, R. (2001). Scale and species richness: Towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28: 453-470.
- Vellend M (2001) Do commonly used indices of beta-diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science*, 12: 545–552.

Vellend, M., Cornwell, W.K., Magnuson-Ford, K. & Mooers, A. (2011). Measuring phylogenetic biodiversity. Pp: 194-207. *In*: Magurran, A. & McGill, B.J. (eds.). *Biological diversity frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press. United Kingdom. 368 p.