

00376

9
Lej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

PATRONES GEOGRAFICOS DE DIVERSIDAD
ALFA Y BETA EN LOS MAMIFEROS DE MEXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS

(ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES)

MERCEDES DEL PILAR RODRIGUEZ MORENO

DIRECTOR DE TESIS: DR. GERARDO J. CEBALLOS GONZALEZ

273464

MEXICO, D. F.

1999

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A Carlos, Carlitos y Paula

A Mercedes y Arnaldo

INTRODUCCIÓN

En la actualidad, los patrones de diversidad de especies y los procesos asociados se estudian desde diferentes perspectivas. Es el tema central de la ecología de comunidades (*e.g.* Andrewartha 1961, Krebs 1978, 1985, Wiens 1989, Begon *et al.* 1990), y uno de los temas principales de la biogeografía (Rapoport 1975, 1982, Pielou 1979, Simberloff 1983) y de diferentes disciplinas que integran estos dos enfoques (Ricklefs y Schluter 1993, Huston 1994, Brown 1995, Rosenzweig 1995).

Una forma de estudiar patrones de diversidad es utilizando el concepto propuesto por Whittaker (1960, 1972). Whittaker (1960) separó a la diversidad de un paisaje (riqueza o número total de especies) en diversidad alfa, que es la riqueza de especies a nivel local, y en diversidad beta (o recambio de especies), que es la diferencia en la composición de especies entre las localidades que conforman el paisaje. Si bien en un inicio los análisis se realizaron a nivel de comunidades, el concepto es suficientemente general para aplicarse en otras escalas espaciales, como es la regional (Whittaker 1972, Wilson y Shmida 1984).

Una de las ventajas de este enfoque, es la posibilidad de reconocer los factores asociados a cada nivel de diversidad. Los factores que explican la diversidad alfa pueden ser distintos a aquellos que explican la diversidad beta (Wilson y Shmida 1984, Shmida y Wilson 1985, Auerbach y Shmida 1987, Cornell y Lawton 1992, Schluter y Ricklefs 1993), de manera que su identificación puede contribuir a un mayor entendimiento de la diversidad de una región.

El análisis de la diversidad alfa y de la diversidad beta también es útil en la conservación de la riqueza biológica. Uno de los métodos más utilizados para seleccionar áreas prioritarias para conservar, es encontrar los sitios con el mayor número de especies (Bibby *et al.* 1992, Bisby *et al.* 1995). Sin embargo, en la planificación de un sistema de reservas, la protección del máximo número de especies en el mínimo número de reservas se logra conociendo el recambio de especies de la región (Vane-Wright *et al.* 1991, Pimm y Gittleman 1992, Pressey *et al.* 1993, Williams *et al.* 1994).

Los estudios en los que se analiza la diversidad alfa y beta como niveles complementarios de diversidad aumentaron notablemente en los últimos años (*e.g.*

Cody 1975, 1986, 1993, Queen y Harrison 1988, Cowling *et al.* 1989, Cowling 1990, Willig y Sandlin 1991, Harrison *et al.* 1992, Westoby 1993, Blackburn y Gaston 1996, Williams 1996, Caley y Schluter 1997). En nuestro país, hace varios años que se identificó a la diversidad beta como un elemento necesario para entender la extraordinaria riqueza de especies de diferentes grupos taxonómicos (Toledo 1994, Sarukhán *et al.* 1996). Sin embargo, el desarrollo del tema es aún incipiente.

Diversidad de los mamíferos de México

Patrones de diversidad

La diversidad de mamíferos de México a una escala regional se ha estudiado extensamente. En México habitan cerca de 500 especies (Cervantes *et al.* 1994, Arita y Ceballos 1997), y ocupa el segundo lugar en riqueza de especies en el mundo. Una fracción significativa de las especies, cerca del 32%, es endémica del país (Mittermeier 1988, Ceballos y Navarro 1991, Fa y Morales 1993). La extraordinaria riqueza y endemidad de este grupo son argumentos para considerar a México un país megadiverso (Mittermeier 1988, Toledo 1988).

La manera en que la diversidad alfa y la diversidad beta contribuyen a la gran riqueza de especies se conoce parcialmente. La diversidad alfa promedio de México es significativamente más alta si se compara con la de Estados Unidos, pero es menor respecto a varios países de Centroamérica (Ramírez-P. y Castro-C. 1993). Además, se distribuye de manera heterogénea y aumenta hacia el sur del territorio (Ceballos y Navarro 1991, Fa y Morales 1993, Ramírez-P. y Castro-C. 1993).

Los antecedentes en el estudio de la diversidad beta de los mamíferos de nuestro país son escasos. En un análisis en el que las unidades de estudio fueron los estados o entidades federativas, los mamíferos presentaron una diversidad alfa relativamente baja, sugiriendo que lo que explica la elevada riqueza es la diferencia en la composición de especies entre los estados (Arita 1993, 1997). Por otro lado, la mayoría de las especies presentes en México tienen distribución geográfica reducida, lo que también sugiere que la diversidad beta es alta (Arita y León-P. 1993, Arita *et al.* 1997).

Un tercer antecedente, se relaciona con los patrones de diversidad y de endemidad de diferentes taxa a lo largo del territorio. La gran heterogeneidad ambiental del país, aunada a su compleja historia biogeográfica, promovió una elevada endemidad y marcadas diferencias en la composición de especies entre una región y otra (Flores-Villela 1991, 1993, Rzedowski 1991a, 1991b, Escalante *et al.* 1993, Ramamoorthy *et al.* 1993). Estos elementos han sugerido una alta diversidad beta para distintos grupos, entre los que se encuentran los mamíferos (Toledo 1994).

Factores asociados con los patrones de diversidad

En nuestro país, la relación entre patrones de diversidad y factores ambientales asociados es poco conocida. La heterogeneidad ambiental es, posiblemente, la variable más utilizada para explicar la diversidad de mamíferos del país (Fa y Morales 1991, 1993, Arita 1993, Ramírez-P. y Castro-C. 1993, Medellín 1994). Sin embargo, la relación entre diversidad y heterogeneidad ambiental no ha sido suficientemente analizada.

Los factores más analizados son la latitud y el área (Fa 1989, Ceballos y Navarro 1991, Arita 1993, 1997, Fa y Morales 1991, 1993, Ceballos y Rodríguez 1993, Ramírez-P. y Castro-C. 1993, Ceballos *et al.* 1998). En relación con la latitud, la diversidad alfa sigue un claro gradiente de aumento hacia el sur del país (Ceballos y Navarro 1991, Fa y Morales 1993, Ramírez-P. y Castro-C. 1993). La tendencia latitudinal de diversidad beta no se conoce. Por esta razón, aún no se establece si la gran riqueza de mamíferos de México es resultado de la elevada diversidad alfa, o de una combinación de esa alta diversidad alfa con un alto recambio de especies.

Numerosos estudios muestran que las regiones tropicales tienden a presentar un mayor recambio de especies en comparación con las templadas (Whittaker 1977, McCoy y Connor 1980). Además, un gradiente latitudinal de riqueza es, por lo general, resultado de un gradiente similar tanto en la diversidad alfa como en la diversidad beta (Ricklefs y Schluter 1993). De acuerdo con estas ideas, se espera que la diversidad alfa y la diversidad beta aumenten hacia las zonas tropicales del país.

El área es otro factor que se asocia con los patrones de diversidad. Numerosos trabajos sugieren que la diversidad beta es mayor en las regiones más extensas (Cody

1986, Rosenzweig 1992, 1995, Blackburn y Gaston 1996a, Harrison 1996, Ruggiero y Lawton 1998). En la medida en que el área aumenta, también aumenta el número de hábitats disponibles y las especies asociadas a cada uno. En comparación con otras regiones y con otros países, la riqueza de mamíferos del país es mayor a la esperada de acuerdo con su área (Arita 1993, 1997, Fa y Morales 1993, Ceballos y Brown 1995). Sin embargo, no se conoce el efecto del área en los patrones de diversidad dentro del territorio.

Otro elemento necesario para explicar el gradiente de riqueza de los mamíferos de México es la influencia de las penínsulas en los patrones de diversidad alfa y de diversidad beta. La Península de Baja California (que se extiende hasta los 22° de latitud) y la de Yucatán (desde los 20° a los 16° de latitud) tienen significativamente menos especies respecto al resto del territorio (Simpson 1964, Ceballos y Navarro 1991). Por otro lado, la composición de la fauna en las penínsulas es distinta a la del continente (Hall 1981, Lawlor 1983), por lo que se espera una contribución significativa de esta parte del territorio al recambio de especies del país.

Finalmente, el factor taxonómico es otra variable que se asocia a los patrones de diversidad. Las especies más cercanamente relacionadas (e.g. las especies que pertenecen a un mismo orden) tienden a tener áreas de distribución de tamaño similar (Brown 1995, Brown *et al.* 1996). A nivel del continente, se analizó el aporte relativo de cada grupo en el patrón general y se encontraron notorias diferencias entre el gradiente latitudinal de riqueza de especies de Sudamérica (Ruggiero 1994) y de Norteamérica (McCoy y Connor 1980, Pagel *et al.* 1991, Kaufman 1995, Lyons y Willig 1997).

Existen evidencias de que en nuestro país los mamíferos voladores tienen patrones de diversidad distintos a los terrestres. Se han encontrado notorias diferencias en el tamaño de las áreas de distribución de las especies pertenecientes a cada orden (Anderson 1977, 1985, Ceballos y Navarro 1991, Pagel *et al.* 1991, Arita *et al.* 1997). Por otro lado, la diversidad de los mamíferos voladores se asocia a variables ambientales distintas respecto a los terrestres (Arita 1993). Estos elementos hacen suponer que los patrones de diversidad beta difieren entre los grupos. Es probable que los órdenes de áreas de distribución más reducidas (roedores y quirópteros), sean los de mayor diversidad beta (Arita y León-P. 1993, Arita *et al.* 1997).

En síntesis, existe un amplio conocimiento sobre los patrones de diversidad alfa de los mamíferos de México y un gran desconocimiento de los patrones de recambio de especies dentro del país. Por otro lado, no se ha realizado un análisis integrado de estos tres elementos: riqueza, diversidad alfa y diversidad beta. La relación entre algunas variables fundamentales como latitud, área y el factor taxonómico y cada uno de estos niveles tampoco se ha explorado suficientemente. Esto es lo que se intenta en este trabajo.

Objetivo

El objetivo general de este estudio es describir y analizar el patrón latitudinal de riqueza de mamíferos en México, a través del estudio de la diversidad alfa y de la diversidad beta.

Los objetivos particulares son los siguientes:

1. Determinar cuál es el nivel de diversidad asociado con el gradiente latitudinal de riqueza de los mamíferos de México. ¿Es la diversidad alfa o la diversidad beta (o ambos) el nivel que se asocia con el gradiente latitudinal?
2. Analizar la manera en que el gradiente latitudinal de riqueza se relaciona con el área. ¿Tiene la riqueza o la diversidad beta una asociación con el área?
3. Analizar la contribución de la Península de Baja California y de la Península de Yucatán en el gradiente latitudinal de riqueza de los mamíferos de México.
4. Analizar el efecto taxonómico en los patrones de riqueza de los mamíferos de México. ¿De qué manera los diferentes órdenes de mamíferos del país contribuyen al patrón latitudinal del conjunto de mamíferos?

MÉTODO

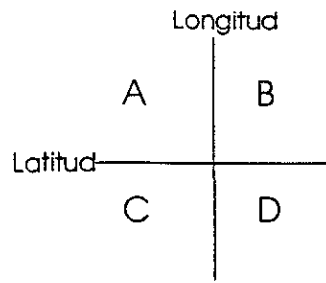
Bases de datos

Para analizar los patrones de diversidad de los mamíferos de México se construyeron dos bases de datos. Una contiene la información taxonómica y la otra la distribución geográfica de las especies presentes en el país.

Para elaborar la base de datos taxonómica se utilizó la nomenclatura de Wilson y Reeder (1993). Se realizó una revisión bibliográfica completa de los cambios taxonómicos y de nomenclatura de cada especie ocurridos entre 1981 y 1993. Se obtuvo una lista inicial de 503 especies, de la cual se eliminaron las especies introducidas, las especies marinas y las especies endémicas a las islas. La lista final se redujo a 423 especies (Anexo) (Arita y Ceballos 1997). La base se estructuró con los campos CLAVE_TAX que es la clave de cada especie, además del ORDEN, FAMILIA, SUBFAMILIA, GENERO y ESPECIE.

En la base de datos de distribución geográfica se consideró la distribución histórica continental de las especies. La distribución se obtuvo utilizando como punto de partida los mapas publicados por Hall (1981), y se actualizaron con registros publicados desde 1980 hasta 1993. Se obtuvo un mapa del área de distribución para cada especie. A cada mapa se le sobrepuso un mapa de la República Mexicana dividido en una cuadrícula de 0.5° de latitud y 0.5° de longitud. De la cuadrícula original formada por 800 cuadros (Smith 1979) se excluyeron cerca de 100 cuadros periféricos que ocupaban menos del 50% de territorio continental. Cada cuadro mide en promedio 2,835.77 km², con una diferencia máxima de 7.4% y 4.9% con respecto a cuadros localizados en latitudes del norte y sur del país, respectivamente (Arita *et al.* 1997). Estas diferencias no son significativas al nivel de resolución de los mapas de distribución (Phipps 1975, Smith *et al.* 1994).

En la base de datos se registraron los cuadros en los que cada especie está presente. La base se estructuró con los siguientes campos: CLAVE_TAX, que es la clave de identificación de cada especie utilizada en la base de datos taxonómica; LAT es la latitud; LONG es la longitud; CUADRO es la letra que define el cuadro A, B, C o D en el cuadrante definido por la latitud y longitud, como se señala en el esquema:



Finalmente, se estableció una clave COORD que es la clave única para cada cuadro.

Método de transectos

Para analizar los patrones latitudinales de riqueza, de diversidad alfa y de diversidad beta, se utilizó el método de transectos (McCoy y Connor 1980, Willig y Sandlin 1991). El método consiste en obtener un valor por latitud (o banda latitudinal) de cada uno de estos parámetros. Los valores se obtuvieron con programas elaborados *ex profeso* en Fox-Pro (versión 2.5 para Windows).

El territorio de México se sitúa entre los 33° y los 16° de latitud, de manera que 34 bandas de 0.5° cruzan el país en sentido longitudinal. Para este análisis se consideraron 31 de ellas, ya que se excluyeron los transectos del extremo norte y sur del país de menos de cinco cuadros.

La riqueza es el número de especies por transecto (*sensu* Ruggiero 1994). Es equivalente al número de especies (Pagel *et al.* 1991), al número total de especies (McCoy y Connor 1980) y al número acumulativo de especies (Cody 1975, 1986).

La diversidad alfa es la riqueza de especies de cada cuadro (*e.g.* Simpson 1964, Fleming 1973, Ceballos y Navarro 1991, Ramírez-P. y Castro-C. 1993). Se obtuvo la diversidad alfa promedio sumando el número de especies de todos los cuadros de la latitud (incluyendo las especies repetidas), y dividiendo este valor entre el número de cuadros de la latitud (*sensu* Willig y Sandlin 1991 y Fa y Morales 1991, 1993, aunque estos últimos le denominan riqueza o densidad).

La diversidad beta es la diferencia en la composición de especies entre los cuadros de una banda latitudinal (*sensu* Magurran 1988) y se calculó con el índice de recambio de especies β t propuesto por Wilson y Shmida (1984) y modificado por Mourelle y Ezcurra (1997) para transectos de diferente tamaño. Este índice es

independiente de la diversidad alfa, lo que permite la comparación de tendencias entre órdenes con número de especies variable, como es el caso de los mamíferos de México. La fórmula es la siguiente:

$$\beta_i = \left[\frac{g(H) + l(H)}{2\alpha} \right] / n - 1$$

donde:

$g(H)$ = especies que se ganan a lo largo de un transecto,

$l(H)$ = especies que se pierden a lo largo de un transecto,

α = promedio de especies por transecto,

n = área o número de cuadros del transecto.

La escala de este índice va de 0 (no hay recambio, es decir, las especies del primer cuadro son las mismas que se encuentran en el último cuadro del transecto), hasta 1 (sustitución completa, es decir, no hay especies en común entre el primero y el último cuadro del transecto).

Análisis de datos

Una vez obtenidos los valores de riqueza, diversidad alfa y diversidad beta para cada latitud, se realizaron una serie de análisis de correlación simple. Debido a que los datos no siguen una distribución normal se utilizó el Coeficiente de Correlación de Spearman (Daniel 1990, Ruggiero 1994). Se probó normalidad con la prueba de Kolmogorov-Smirnov. Los análisis se realizaron con el paquete Statistica (v.4.3, 1984-1994). Se hizo un ajuste de los niveles de significancia con el Método Secuencial de Bonferroni (Rice 1988), que se explica al final de la sección.

Asociación entre la riqueza de especies, la diversidad alfa y la diversidad beta

En primer lugar, se analizó el nivel de asociación entre los valores de riqueza, de diversidad alfa y de diversidad beta estimados para cada transecto. Se puso a prueba la hipótesis de que los cambios en la riqueza son independientes de los cambios en la diversidad alfa y en la diversidad beta. Una correlación positiva y significativa entre la

riqueza, la diversidad alfa y la diversidad beta indicaría que no son independientes y que por lo tanto la riqueza está asociada a los otros dos niveles.

Riqueza de especies

Patrón latitudinal general. Se evaluó el grado de asociación entre la riqueza de especies del conjunto de mamíferos y la latitud. Se puso a prueba la hipótesis de que la riqueza es independiente de la latitud. Una correlación significativa y negativa entre la latitud y la riqueza indicaría que no son independientes, y por lo tanto la riqueza aumenta hacia el sur de México. En el análisis se consideraron los registros de las 423 especies presentes en el país.

Patrón latitudinal de densidad de especies. Para controlar la variación del tamaño de los transectos en la riqueza, se obtuvo un valor de densidad, que es la riqueza entre el número de cuadros (*sensu* Pagel *et al.* 1991, Ruggiero 1994). Se evaluó el grado de asociación entre la densidad de especies y la latitud.

Area y riqueza de especies. Se evaluó la relación entre el área (número de cuadros del transecto latitudinal) y la riqueza de especies, de manera similar que la variable latitud.

Penínsulas y riqueza de especies. Se obtuvo un valor de riqueza excluyendo los registros correspondientes a las Penínsulas de Baja California y de Yucatán. El valor obtenido se comparó con la riqueza que incluye los registros de las penínsulas, por medio de una prueba no paramétrica de Wilcoxon. También se hizo un ajuste de los niveles de significancia con el Método Secuencial de Bonferroni (Rice 1988). En los casos en los que hubo diferencia significativa, se volvió a realizar un análisis de correlación, esta vez entre latitud y la riqueza, y entre el área y la riqueza excluyendo penínsulas.

Diversidad alfa

Patrón latitudinal de diversidad alfa. Se puso a prueba la hipótesis de que la diversidad alfa es independiente de la latitud. Una correlación significativa y negativa entre estas dos variables indicaría que no son independientes y, por lo tanto, dependiendo del signo de la correlación, la diversidad alfa aumenta (o disminuye) hacia

el sur de México. En el análisis se consideraron los registros de las 423 especies presentes en el país.

Penínsulas y diversidad alfa. Se analizó la relación entre las penínsulas y la diversidad alfa de manera similar que para la riqueza de especies. Posteriormente se comparó la diversidad alfa de los resultados obtenidos incluyendo a las penínsulas, y los resultados que las excluyen, por medio de una prueba no paramétrica de Wilcoxon. En los casos donde se observó una diferencia significativa, se realizaron nuevos análisis de correlación entre diversidad alfa y latitud.

Diversidad beta

Patrón latitudinal de diversidad beta. Se evaluó la relación entre la diversidad beta y la latitud de igual forma que para la diversidad alfa. Se puso a prueba la hipótesis de que la diversidad beta es independiente de la latitud.

Area y diversidad beta. Para conocer el grado de asociación entre la diversidad beta y el área de cada transecto, se realizó un análisis similar que para el área.

Penínsulas y diversidad beta. Se evaluó de manera similar que para la riqueza y la diversidad alfa.

Factor taxonómico

Se calcularon los valores de riqueza, densidad, diversidad alfa y diversidad beta para cada orden: quirópteros, carnívoros, artiodáctilos y roedores, de manera separada. Se excluyeron del análisis los órdenes con reducido número de especies (didélfidos, xenartros, insectívoros, primates, perisodáctilos y lagomorfos).

Para cada orden se evaluó el efecto de la latitud y del área de la misma manera en que se realizó para el conjunto de mamíferos, descritos en el apartado anterior.

Método secuencial de Bonferroni

Las pruebas de correlación se realizaron de manera simultánea, lo que aumentó la probabilidad de cometer un error de Tipo-I. Para disminuir esta posibilidad, se ajustó el nivel de significancia utilizando el método secuencial de Bonferroni (Rice 1988). Este método es menos conservador que el método estándar de Bonferroni. Después de

seleccionar un nivel de significancia inicial ($\alpha = 0.05$), los valores P asociados a cada correlación fueron ordenados de menor (P_1) a mayor (P_k). La correlación fue considerada significativa sólo si $P_1 < \alpha / (k - i)$. La significancia del resto de las pruebas fue evaluada de igual forma hasta que la igualdad $P_1 < \alpha / (1 + k - i)$ no se encontró.

Esta prueba se aplicó para diferentes grupos de correlaciones de manera independiente. Se constituyeron 10 grupos, de acuerdo con el grupo taxonómico, es decir, para el conjunto de mamíferos y por orden. Para los primeros cinco grupos, se consideraron las diferentes combinaciones entre las variables latitud, área, riqueza, densidad, diversidad alfa y diversidad beta. Para los restantes cinco grupos, la corrección se aplicó para las correlaciones que se establecieron entre las variables riqueza, densidad, diversidad alfa y diversidad beta. En todos los casos, el tamaño de muestra fue de 32 ($n=32$), correspondientes a los valores de cada banda latitudinal.

RESULTADOS

Gradiente latitudinal, diversidad alfa y diversidad beta

La diversidad alfa y la diversidad beta son independientes ($R_s=-0.2$, $P=0.29$) y sólo la diversidad alfa se asoció positivamente con la riqueza del conjunto de mamíferos ($R_s=0.86$, $P=0.01$). Contrario a lo que se esperaba, no se observó una correlación entre la riqueza y la diversidad beta ($R_s=0.02$, $P=0.91$) (Fig. 1a).

La correlación entre riqueza y latitud fue significativa y negativa ($R_s=-0.93$, $P=0.008$), es decir, la riqueza siguió un gradiente latitudinal. El número de especies por latitud aumentó de cerca de 130 especies en el norte, hasta alrededor de 230 (55% del total) en las latitudes más meridionales de México. El patrón se mantuvo al controlar el efecto del tamaño de los transectos, es decir, también se observó una correlación significativa y negativa entre densidad y latitud ($R_s=-0.67$, $P=0.012$). Sin embargo, la densidad de especies no aumentó de norte a sur de manera regular, ya que los mayores valores se encontraron entre los 22° y 23° de latitud, en el centro del país, al norte del Eje Neovolcánico (Fig. 2a).

La diversidad alfa también siguió un gradiente latitudinal de aumento del norte a sur del país ($R_s=-0.93$, $P=0.007$). La diversidad alfa aumentó de un promedio de 70 especies en el norte, a 130 en las latitudes más meridionales. Los cuadros con el mayor número de especies se localizaron en Chiapas y este de Oaxaca principalmente. Al sur de Veracruz también se registró una alta diversidad alfa (Fig. 3a).

La diversidad beta no presentó un gradiente latitudinal ($R_s=0.094$, $P=0.61$). Los valores oscilaron entre 0.005 y 0.014 unidades, y contrario a lo esperado, el mayor recambio se registró en el centro del país. El modelo que explicó la asociación entre estas dos variables correspondió a una polinomial: $\{y = 33.522 - 7.219 * x + 0.611 * x^2 - 0.025 * x^3 + 0 * x^4 - 4.195e-6 * x^5 + \text{eps}\}$ (Fig. 4a),

Area y patrones de diversidad

El área (tamaño de los transectos) no se asoció con la riqueza de los mamíferos de México ($R_s=0.092$, $P=0.61$). Si bien el mayor número de especies se localizó en los

transectos más extensos, en los de tamaño intermedio (entre 20 y 25 cuadros) se encontró una riqueza relativamente baja (Fig. 5a).

La diversidad beta tampoco presentó una correlación significativa con el área ($R_s=0.079$, $P=0.67$). Contrario a lo esperado, el recambio de especies a lo largo del territorio fue independiente del tamaño de los transectos (Fig. 6a).

Penínsulas y patrones de diversidad

Al excluir los cuadros correspondientes a las penínsulas de Yucatán y de Baja California, se encontraron variaciones significativas tanto en la riqueza como en la diversidad alfa. Como era de esperarse, la riqueza disminuyó de manera significativa de 183 a 168 especies en promedio ($z=4.86$; $P=0.01$). La diversidad alfa, en contraste, aumentó significativamente de cerca de 83 a alrededor de 87 especies por latitud en promedio ($z=4.86$; $P=0.01$). Contrario a lo esperado, los valores de diversidad beta no se modificaron, por lo que el aporte de las penínsulas al recambio de especies no resultó significativo.

Sin embargo, aunque la riqueza disminuyó al excluir a las penínsulas, en el análisis de correlación se encontró una asociación similar entre riqueza (sin incluir las penínsulas) y latitud, es decir una correlación significativa y negativa. De igual forma, la falta de asociación entre riqueza (incluyendo a las penínsulas) y área fue similar con estos resultados.

La asociación entre diversidad alfa y latitud que se observó en los resultados que incluyen las penínsulas también se observó en los que las excluyen. De esta forma, contrario a lo esperado, tampoco se encontró una influencia significativa de las penínsulas en el patrón latitudinal de diversidad alfa.

Factor taxonómico

Al igual que en el patrón general, la diversidad alfa fue independiente de la diversidad beta en todos los grupos, a excepción de los carnívoros. Por otro lado, la asociación entre la riqueza de especies con la diversidad alfa y con la diversidad beta varió dependiendo del grupo taxonómico, como se detalla a continuación.

Quirópteros. Los quirópteros mostraron un patrón similar al patrón general. La diversidad alfa fue independiente de la diversidad beta ($R_s=-0.08$, $P=0.66$). La riqueza sólo se asoció significativa y positivamente a la diversidad alfa ($R_s=0.93$; $P=0.0125$) y no se encontró una correlación entre la riqueza y la diversidad beta ($R_s=-0.06$, $P=0.8$) (Fig. 1b).

Este grupo fue el que más influyó en los patrones de diversidad de los mamíferos del país. Se observó una alta correlación significativa y negativa entre riqueza y latitud ($R_s=-0.93$, $P=0.01$), es decir, un gradiente latitudinal similar al patrón general. El número de especies aumentó de cerca de 30 en el norte, a alrededor de 140 en el sur del país. Esta cifra equivale a más del 50% de los mamíferos que habitan en estas latitudes. La densidad también presentó un gradiente latitudinal ($R_s=-0.88$, $P=0.007$), aunque también se presentaron altos valores de densidad entre los 22° y 23° de latitud (Fig. 2b).

El patrón general de diversidad alfa es, en gran medida, resultado del extraordinario aumento de los quirópteros de norte a sur ($R_s=-0.9$, $P=0.007$). En los transectos del sur del país se registraron cerca de 70 especies, equivalentes a poco más de la mitad del total de especies presentes en estas latitudes. Los cuadros con la mayor diversidad alfa se localizaron en el sur de Veracruz y Tabasco, Chiapas y este de Oaxaca. El menor número de especies se localizó en el norte del país (incluyendo la Península de California) y en la Meseta Central, esta última correspondiente a las partes altas y frías de México (Fig. 3b).

La diversidad beta de los quirópteros ocupó el segundo lugar, con un promedio significativamente menor a los roedores. La variación a lo largo de los transectos fue relativamente alta (Cuadro 1). Los mayores valores se registraron en el centro del país, alrededor de los 23° y 24° de latitud y no se observó una correlación significativa entre la diversidad beta y la latitud ($R_s=0.05$, $P=0.76$). De manera similar que en el patrón general, el modelo que explicó la relación entre diversidad beta y latitud correspondió a una polinomial: $\{y=2.698e3-574.431*x+47.933*x^2-1.96*x^3+0.039*x^4-0*x^5+eps\}$ (Fig. 4b).

Roedores. De igual forma que el patrón general, no se observó una correlación significativa entre la diversidad alfa y la diversidad beta ($R_s=0.08$, $P=0.66$). La

asociación entre riqueza, diversidad alfa y diversidad beta fue diferente al conjunto de mamíferos, ya que sólo se encontró una correlación positiva entre riqueza y diversidad beta ($R_s=0.45$, $P=0.01$). No se observó una correlación significativa entre riqueza y diversidad alfa ($R_s=-0.16$, $P=0.37$) (Fig. 1c).

A diferencia del patrón general, la riqueza de roedores no se asoció a la latitud ($R_s=0.13$, $P=0.49$). La riqueza fue similar en todas las latitudes, a excepción del Eje Neovolcánico, entre los 19° y 20° grados de latitud, donde se observó una riqueza mayor. Se registraron alrededor de 70 especies promedio por transecto, equivalentes al 30% de los roedores del país. La densidad de especies de roedores mostró un patrón latitudinal similar al de riqueza ($R_s=0.16$, $P=0.39$) (Fig. 2c).

La diversidad alfa tampoco siguió un gradiente latitudinal ($R_s=-0.116$, $P=0.53$). La diversidad alfa promedio por transecto fue de 23 especies, equivalente únicamente al 10% de las especies de roedores del país. Si bien el patrón de diversidad alfa de los roedores fue diferente al patrón general, representan una alta proporción del total de mamíferos presente en cada cuadro. En la mayor parte de la república habitan menos de 30 especies por cuadro. Las excepciones corresponden a algunos sectores de la Sierra Madre Oriental, parte del Eje Neovolcánico y centro-sur de Oaxaca, donde se registraron más de 30 especies por cuadro (Fig. 3c).

La diversidad beta promedio fue la mayor de los órdenes analizados. El recambio de especies fue relativamente similar en la mayoría de las latitudes (Cuadro 1) y por lo tanto no se observó una correlación significativa entre diversidad beta y latitud ($R_s=0.19$, $P=0.39$). El elevado recambio de especies de este orden en todo el país explicó que, presentando una diversidad alfa relativamente baja, sean el grupo que contribuyan con un porcentaje alto (más del 50%) a la riqueza de mamíferos de México.

De manera similar que en el patrón general, el modelo que explicó la relación entre diversidad beta y latitud correspondió a una polinomial (Fig. 4c) y fue el siguiente: $\{y = 35.193 - 7.729 \cdot x + 0.671 \cdot x^2 - 0.029 \cdot x^3 + 0 \cdot x^4 - 5.085e-6 \cdot x^5 + \text{eps}\}$.

Carnívoros. El patrón de este grupo también fue diferente al conjunto de mamíferos. Es el único orden en el que se observó una correlación significativa negativa entre la diversidad alfa y la diversidad beta ($R_s=-0.79$, $P=0.008$). Al igual que los roedores, la riqueza de especies se asoció únicamente a la diversidad beta ($R_s=0.57$,

$P=0.0008$) y no se observó una correlación significativa entre esta variable y la diversidad alfa ($R_s=-0.43$, $P=0.15$) (Fig. 1d).

Este grupo también presentó un gradiente latitudinal de riqueza similar al general ($R_s=-0.59$, $P=0.01$). Sin embargo, al corregir el efecto del tamaño de los transectos el patrón se modificó ($R_s=-0.28$, $P=0.17$). La densidad de especies fue mayor en las latitudes 22° y 23° , en el centro del país (Fig. 2d).

La diversidad alfa de este grupo presentó un patrón latitudinal distinto al conjunto de mamíferos. No se observó una correlación significativa entre esta variable y la latitud ($R_s=-0.06$, $P=0.008$). El promedio por transecto fue de 15 especies (equivalente a la mitad de las especies de carnívoros presentes en México) y fue menor en las latitudes intermedias del país. En este grupo la mayor diversidad alfa (entre 16 y 20 especies) se localizó en el norte y en el centro-sur del país (Fig. 3d).

La diversidad beta de los carnívoros fue la menor de los órdenes analizados. El bajo recambio de especies en todo el país explicó, en gran medida, que siendo un grupo de alta diversidad alfa, contribuya con un bajo porcentaje de la riqueza de los mamíferos del país (Cuadro 1).

El patrón latitudinal fue variable: los mayores valores se presentaron en el centro del país (Cuadro 1), y no se observó una correlación significativa entre diversidad beta y latitud ($R_s=-0.04$, $P=0.17$). Al igual que en quirópteros y roedores, el modelo que explicó la relación entre diversidad beta y latitud correspondió a una polinomial. El modelo es el siguiente: $\{y = 36.676 - 7.948 * x + 0.675 * x^2 - 0.028 * x^3 + 0 * x^4 - 4.603e-6 * x^5 + \text{eps}\}$ (Fig. 4d).

. *Artiodáctilos*. Finalmente, este grupo mostró una asociación entre riqueza, diversidad alfa y diversidad beta similar al patrón general. La riqueza sólo se relacionó significativamente con la diversidad alfa ($R_s=0.56$, $P=0.01$), y no se encontró correlación entre la riqueza y la diversidad beta ($R_s=0.3$, $P=0.09$) (Fig. 1e).

El patrón de riqueza y de densidad de este grupo fue inverso al patrón general y fue el único orden en que la riqueza disminuyó de norte a sur. En este caso, se observó una correlación significativa y positiva entre riqueza y latitud ($R_s=0.86$, $P>0.008$). La densidad de artiodáctilos también mostró un gradiente latitudinal inverso al patrón general ($R_s=0.7$, $P=0.007$) (Fig. 2e).

La diversidad alfa también presentó un gradiente latitudinal inverso al patrón general. Se observó una correlación positiva entre diversidad alfa y latitud ($R_s=0.58$, $P=0.005$). La diversidad alfa promedio de este orden fue de 3 especies (30% del total de las especies del grupo), la menor de los órdenes analizados (Fig. 3e).

La diversidad beta fue similar a los quirópteros, aunque las variaciones latitudinales fueron superiores (Cuadro 1). Los mayores valores también se registraron en el centro del país, y no se observó una correlación significativa entre la diversidad beta y la latitud ($R_s=0.25$, $P=0.17$). De manera similar que en el patrón general, el modelo que explicó la relación entre diversidad beta y latitud correspondió a una polinomial: $\{y = 20.113-4.036*x+0.313*x^2-0.012*x^3+0*x^4-1.448e-6*x^5+eps\}$ (Fig. 4e).

Es el orden de menor diversidad alfa y menor recambio de especies, lo que explica la baja proporción de especies de artiodáctilos respecto al total de mamíferos (cuadro 1).

Area y patrones de diversidad por orden

A excepción de los roedores, no se observó una asociación entre el área y la riqueza de los órdenes. En este sentido, los quirópteros, carnívoros y artiodáctilos presentaron un patrón similar al del conjunto de mamíferos (Fig. 5). En ningún grupo se observó una asociación entre el área y la diversidad beta (Fig. 6).

Cuadro 1. Riqueza, diversidad alfa y diversidad beta de los mamíferos de México y de los órdenes analizados. Los valores corresponden un promedio de los valores obtenidos para las 33 bandas latitudinales. A la derecha aparece la desviación estandar.

	Total	Riqueza	Alfa	Beta
Todos los mamíferos	423	214 ± 57	84 ± 22	0.086 ± 0.02
Quirópteros	136	78 ± 36	34 ± 17	0.069 ± 0.01
Roedores	199	79 ± 18	23 ± 2	0.013 ± 0.02
Carnívoros	30	23 ± 7	15 ± 2	0.047 ± 0.03
Artiodáctilos	9	7 ± 3	3 ± 1	0.061 ± 0.04

0.17

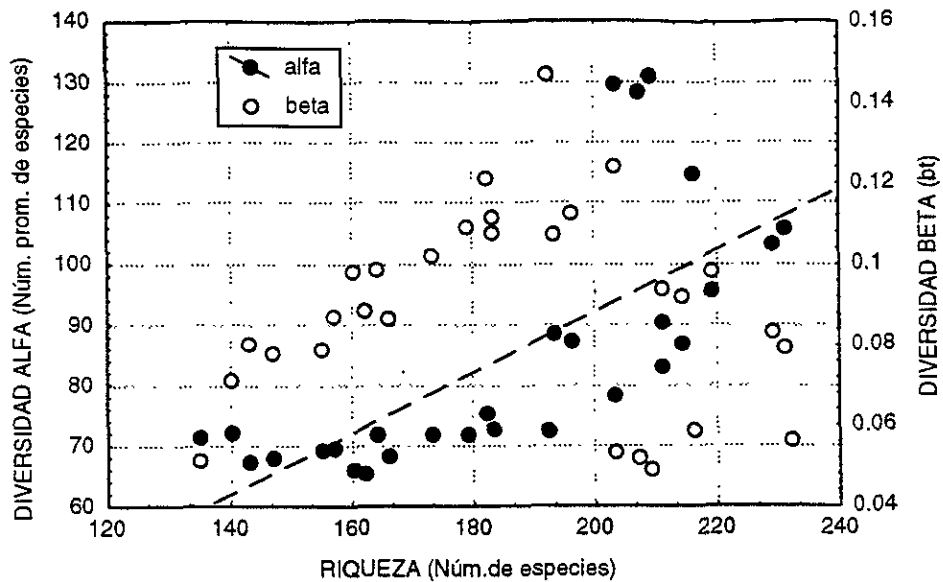


Figura 1a. La riqueza de los mamíferos de México sólo se asoció de manera significativa con la diversidad alfa. La diversidad beta siguió una tendencia independiente.

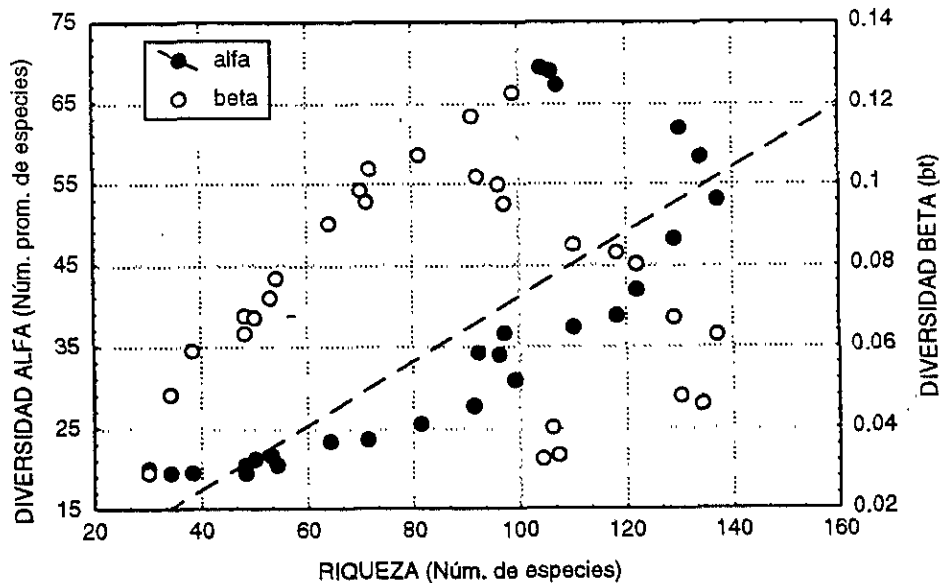


Figura 1b. El orden Chiroptera presentó un patrón similar al conjunto de mamíferos. La riqueza se asoció de manera significativa con la diversidad alfa, mientras que la diversidad beta siguió una tendencia independiente.

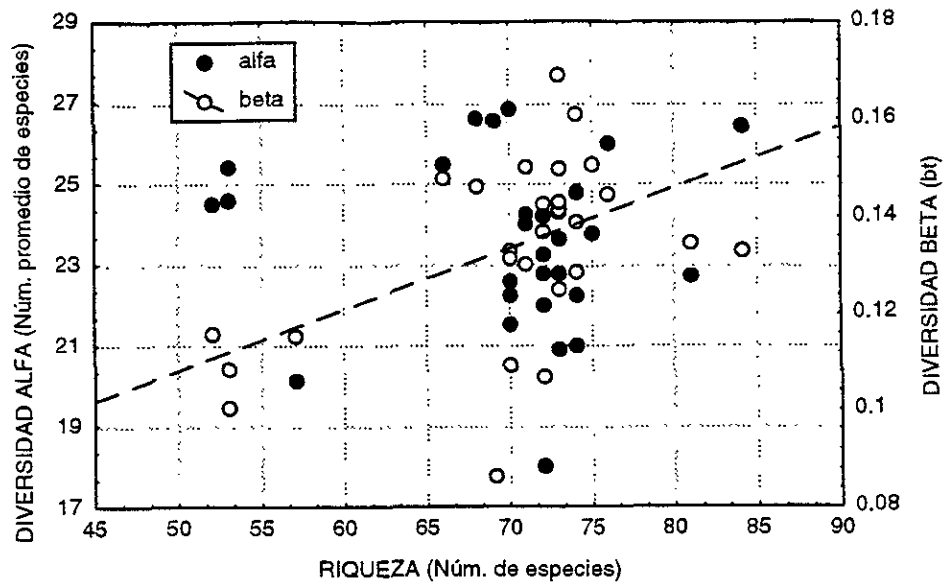


Figura 1c. El orden Rodentia mostró un patrón diferente al conjunto de mamíferos. En este caso, la riqueza se asoció de manera significativa con la diversidad beta, mientras que la diversidad alfa siguió una tendencia independiente.

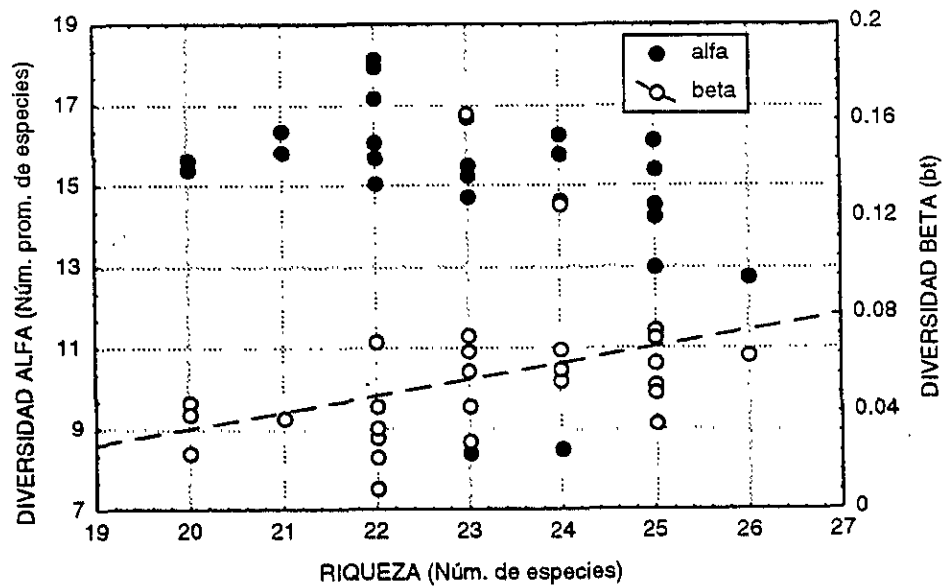


Figura 1d. El orden Carnivora también presentó un patrón diferente al conjunto de mamíferos. Al igual que los roedores, sólo la diversidad beta se asoció de manera significativa a la riqueza.

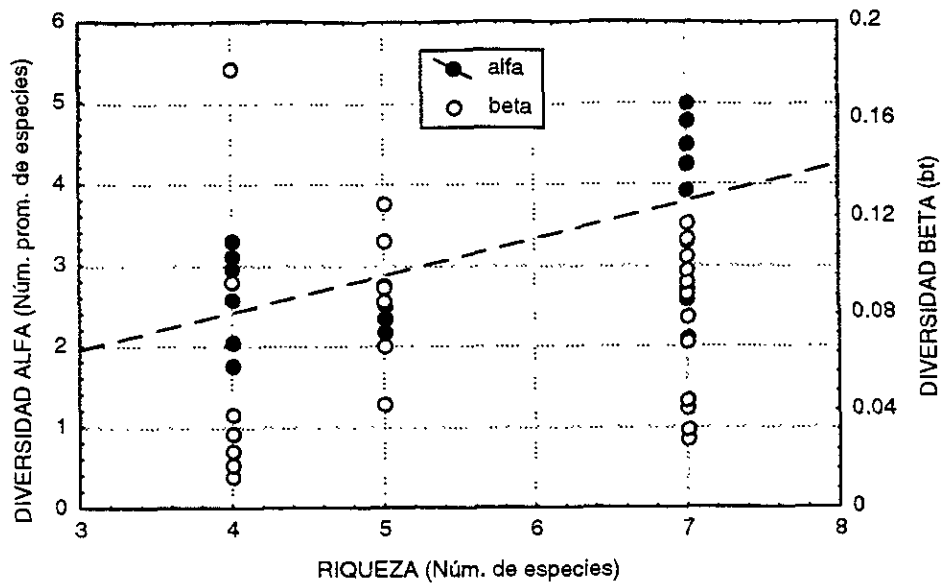


Figura 1e. El patrón del orden Artiodactyla fue similar al conjunto de mamíferos. La riqueza se asoció con la diversidad alfa, mientras que la diversidad beta siguió una tendencia independiente.

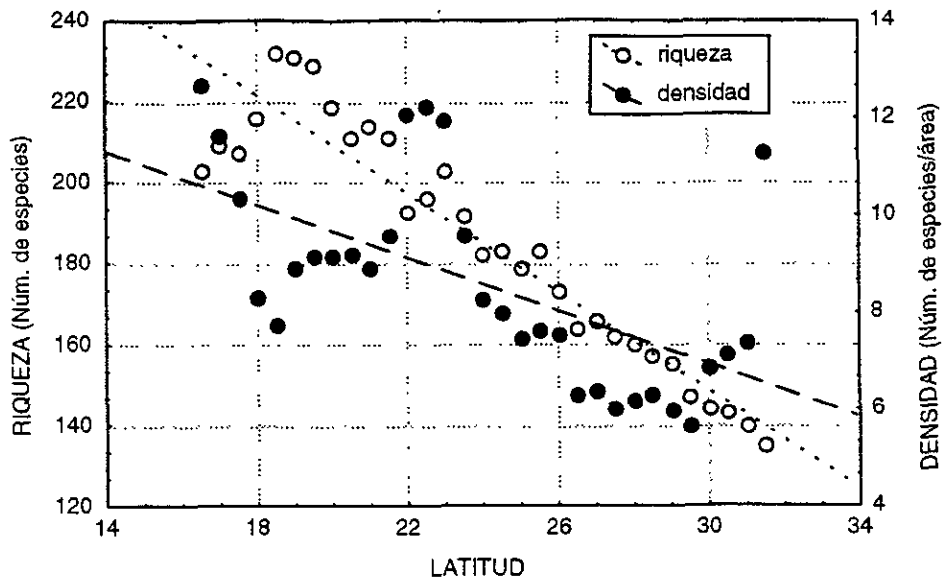


Figura 2a. Gradiente latitudinal de riqueza de especies del conjunto de mamíferos. La correlación entre la riqueza de especies y la latitud fue significativa y negativa. La densidad presentó una asociación similar con la latitud.

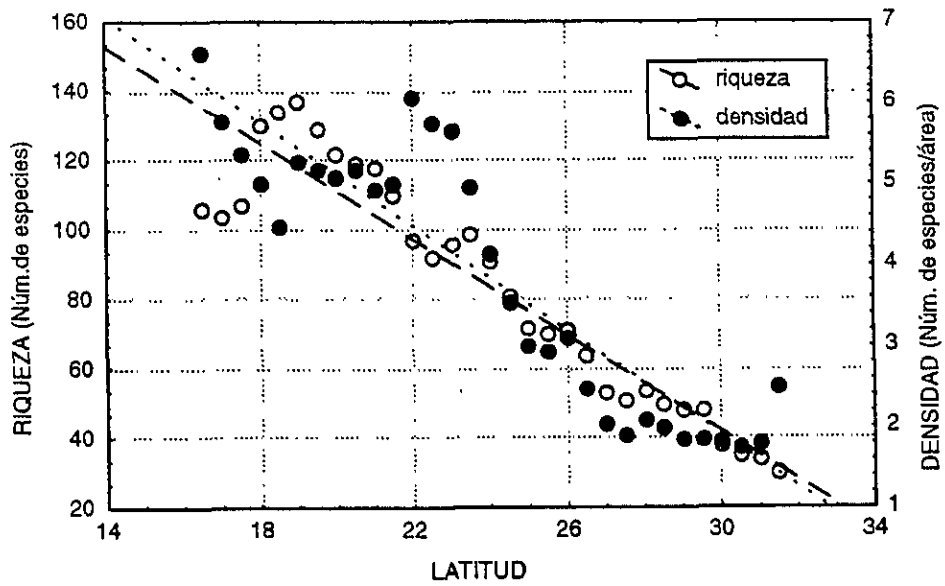


Figura 2b. El orden Chiroptera presentó un gradiente latitudinal de riqueza similar al patrón general. La riqueza y la densidad de especies presentaron una correlación negativa con la latitud.

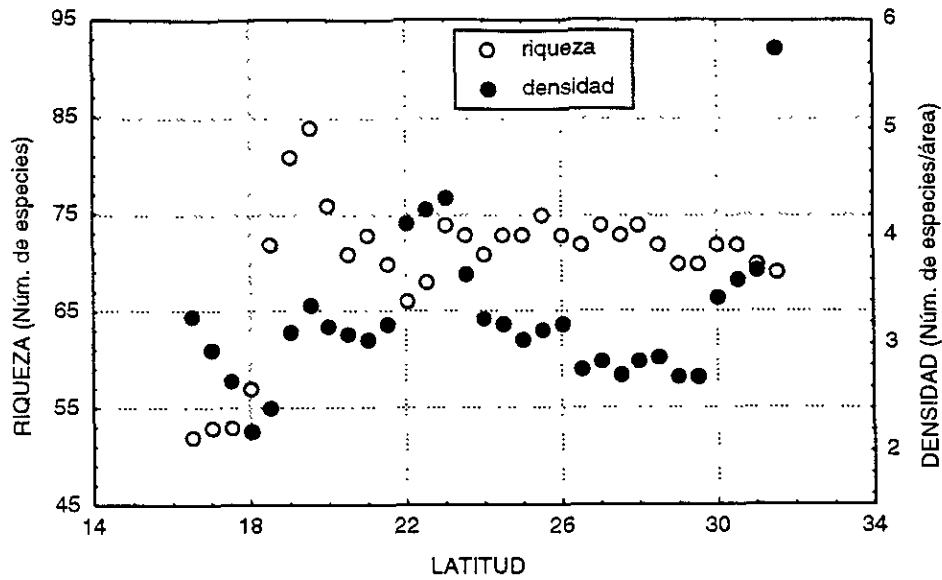


Figura 2c. El orden Rodentia presentó una tendencia latitudinal de riqueza diferente al conjunto de mamíferos. Ni la riqueza ni la densidad de especies se asociaron a la latitud.

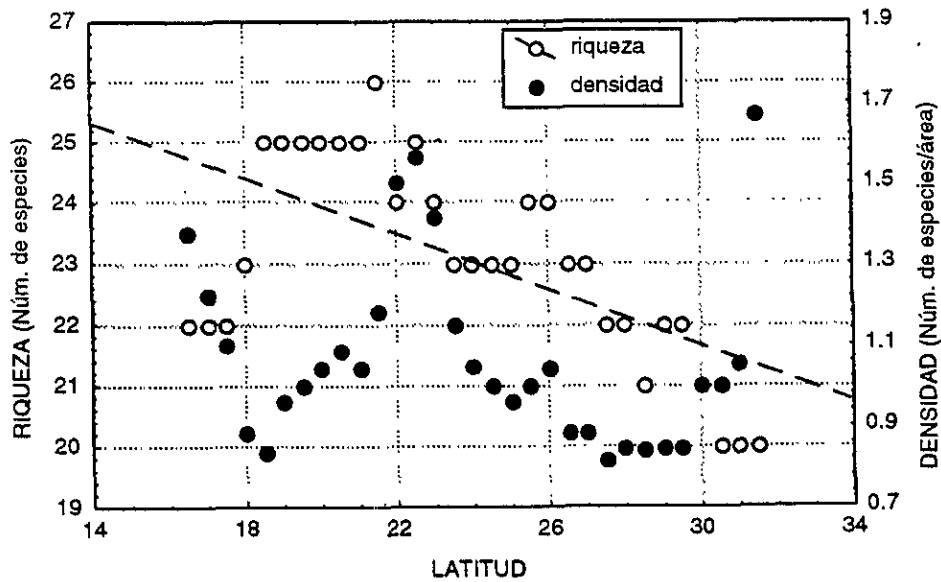


Figura 2d. El orden Carnivora presentó un gradiente latitudinal de riqueza similar al conjunto de mamíferos. La densidad de especies, en cambio, no se asoció con la latitud.

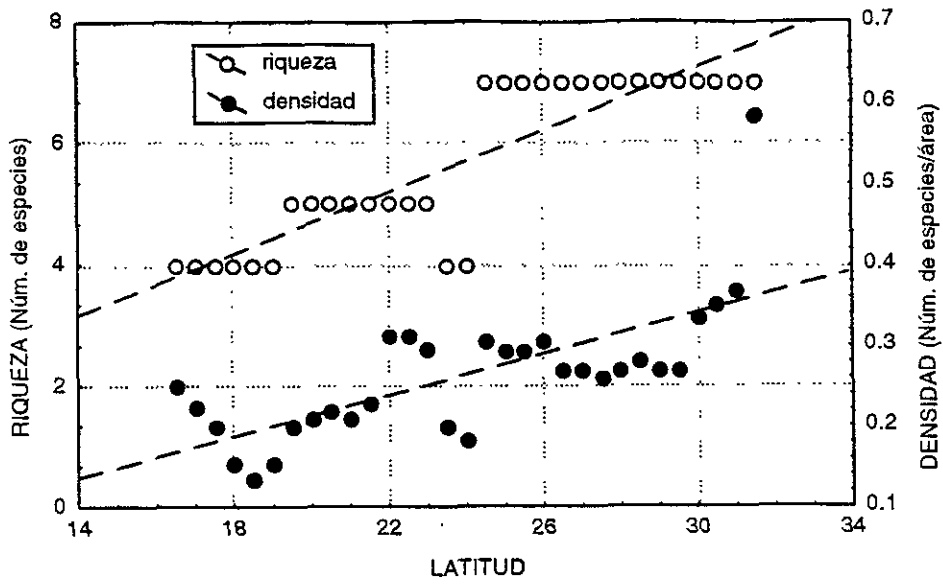


Figura 2e. El orden Artiodactyla presentó un gradiente latitudinal de riqueza inverso respecto al conjunto de mamíferos. La riqueza y la densidad se asociaron de manera positiva con la latitud.

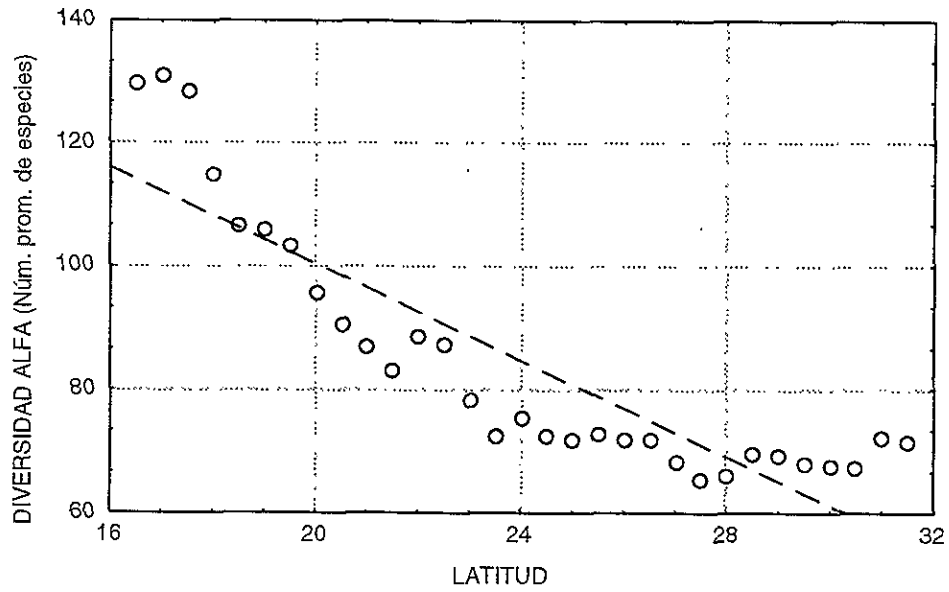
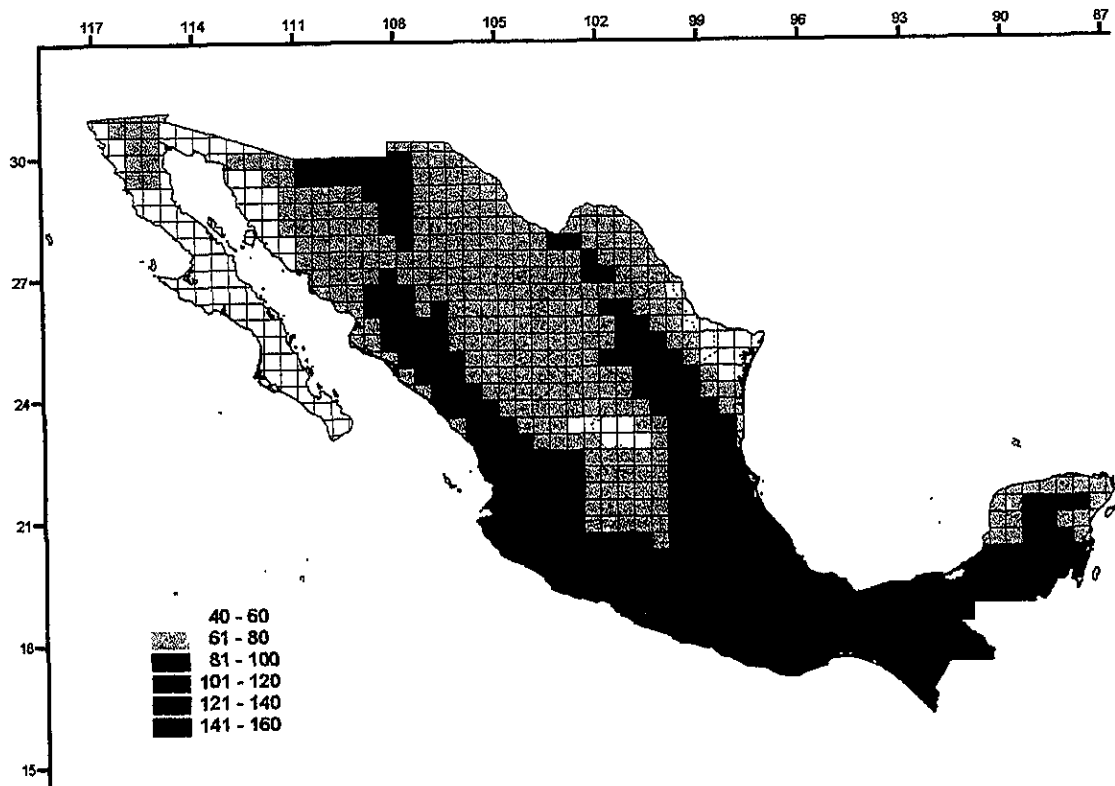


Figura 3a. Gradiente latitudinal de diversidad alfa del conjunto de mamíferos. Se encontró una fuerte correlación negativa entre la diversidad alfa y la latitud.



Diversidad alfa del conjunto de mamíferos

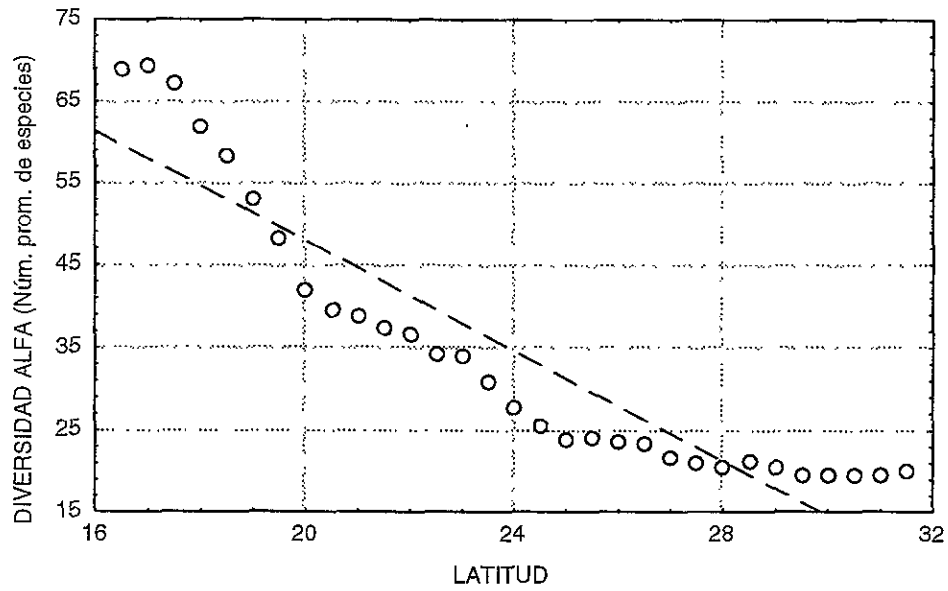
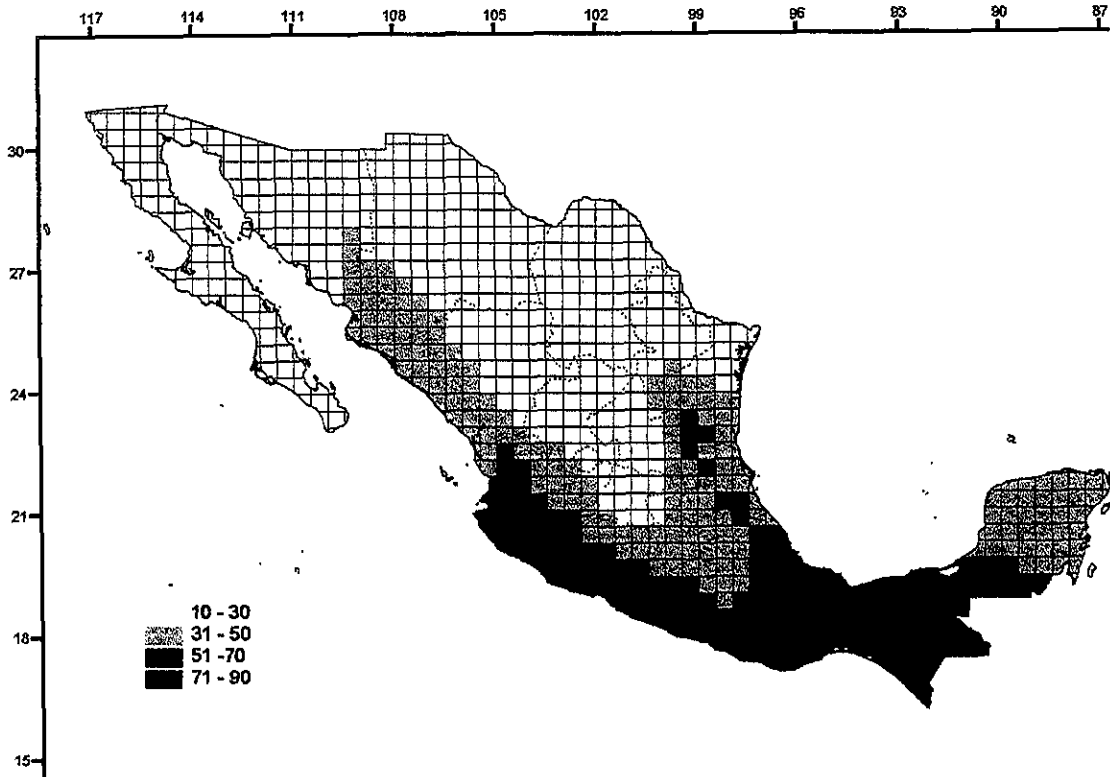


Figura 3b . La influencia del orden Quiróptera en el gradiente latitudinal general de diversidad alfa fue evidente. La diversidad alfa de este numeroso grupo se correlacionó de manera negativa con la latitud.



Diversidad alfa del orden Quiroptera

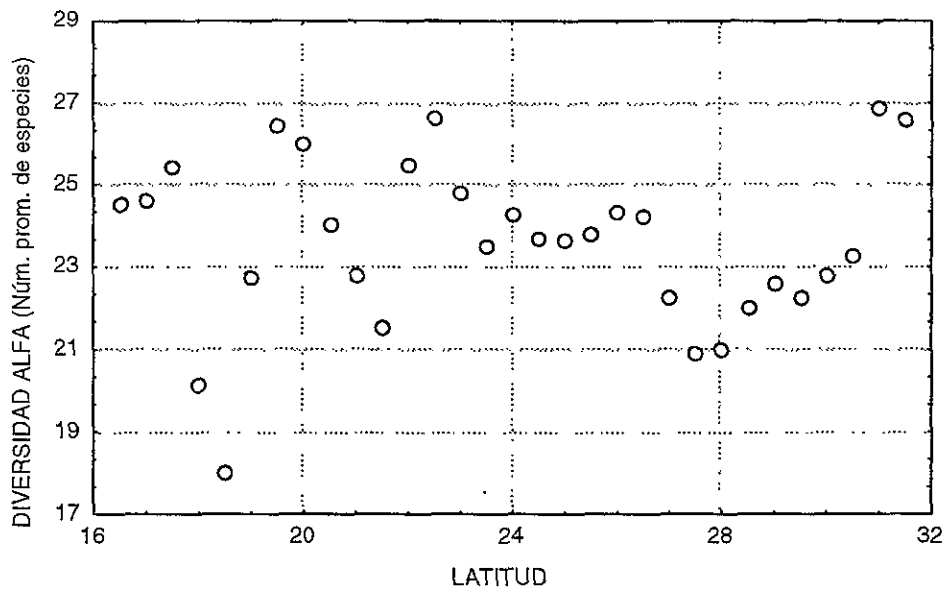
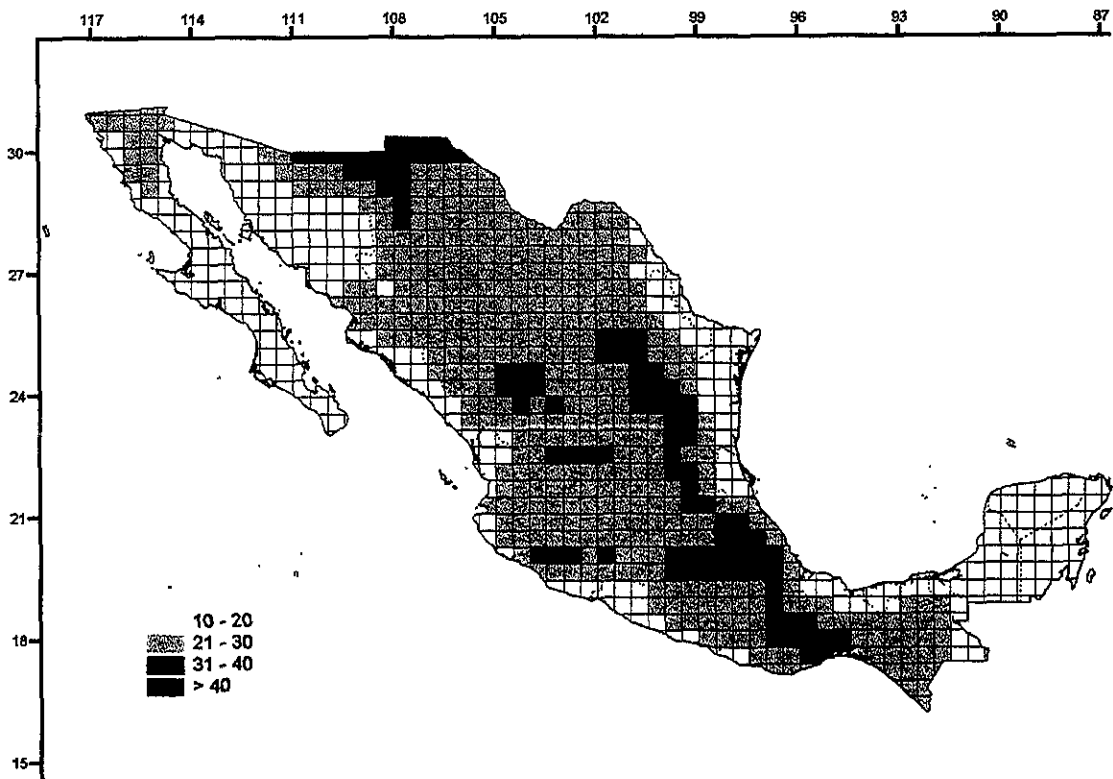


Figura 3c. El orden Rodentia presentó un patrón latitudinal de diversidad alfa distinto al patrón general. En todas las latitudes la diversidad alfa fue relativamente similar.



Diversidad alfa del orden Rodentia

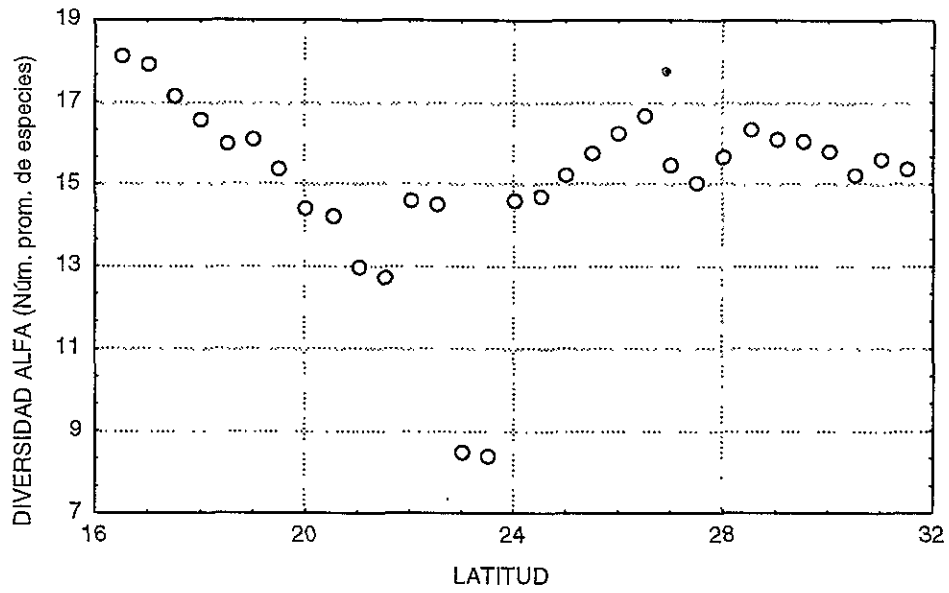
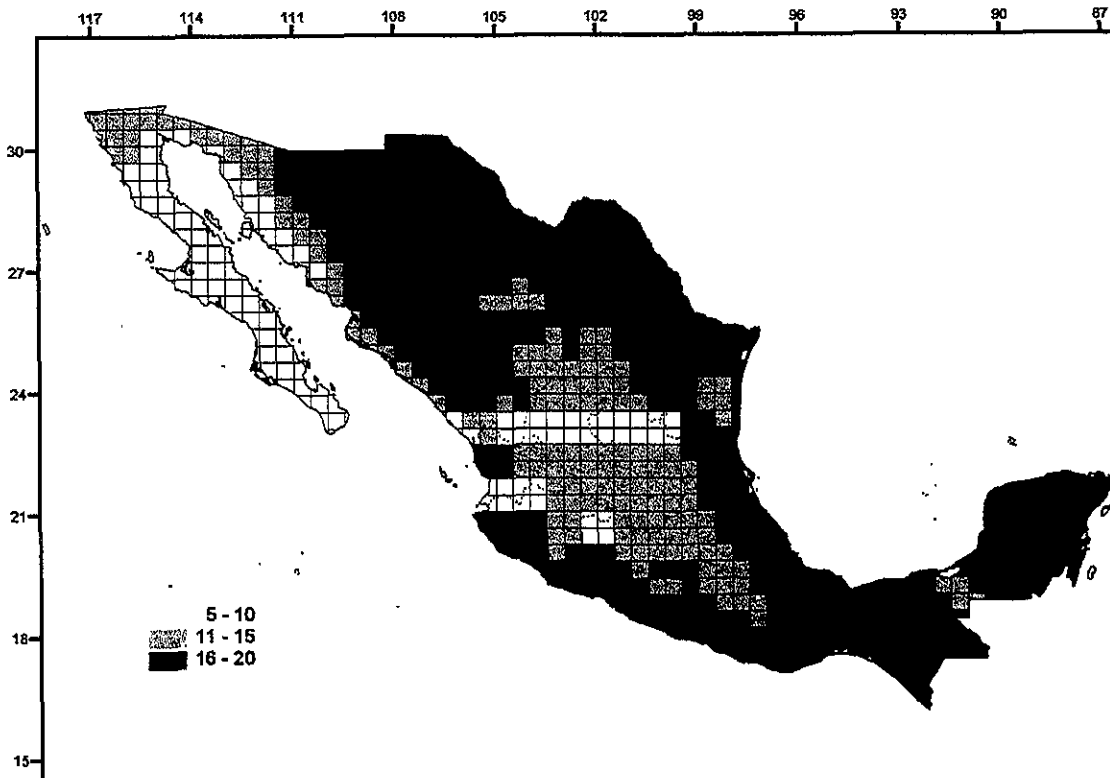


Figura 3d. La diversidad alfa del orden Carnivora tampoco presentó un gradiente latitudinal. La diversidad alfa fue proporcionalmente alta en todas las latitudes.



Diversidad alfa del orden Carnivora

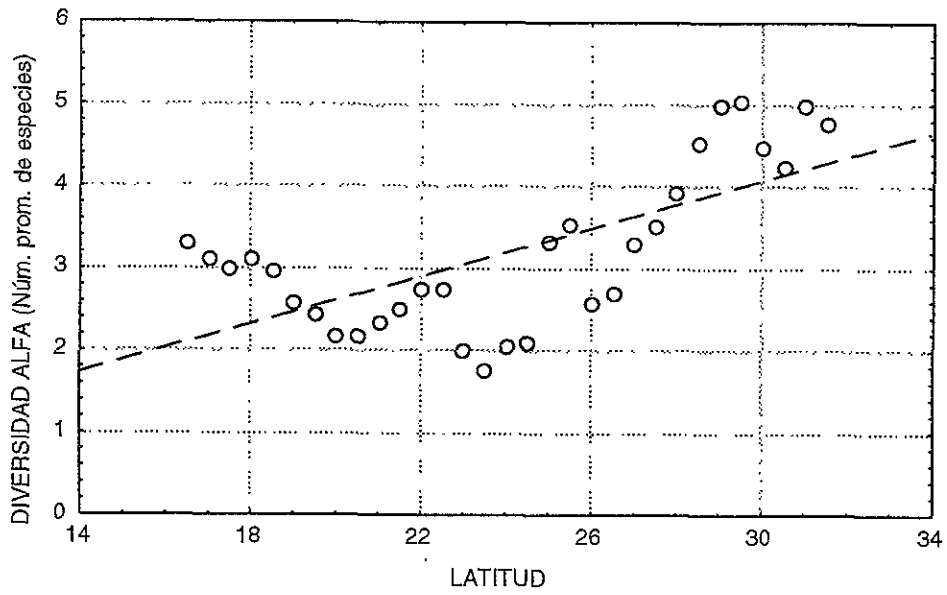
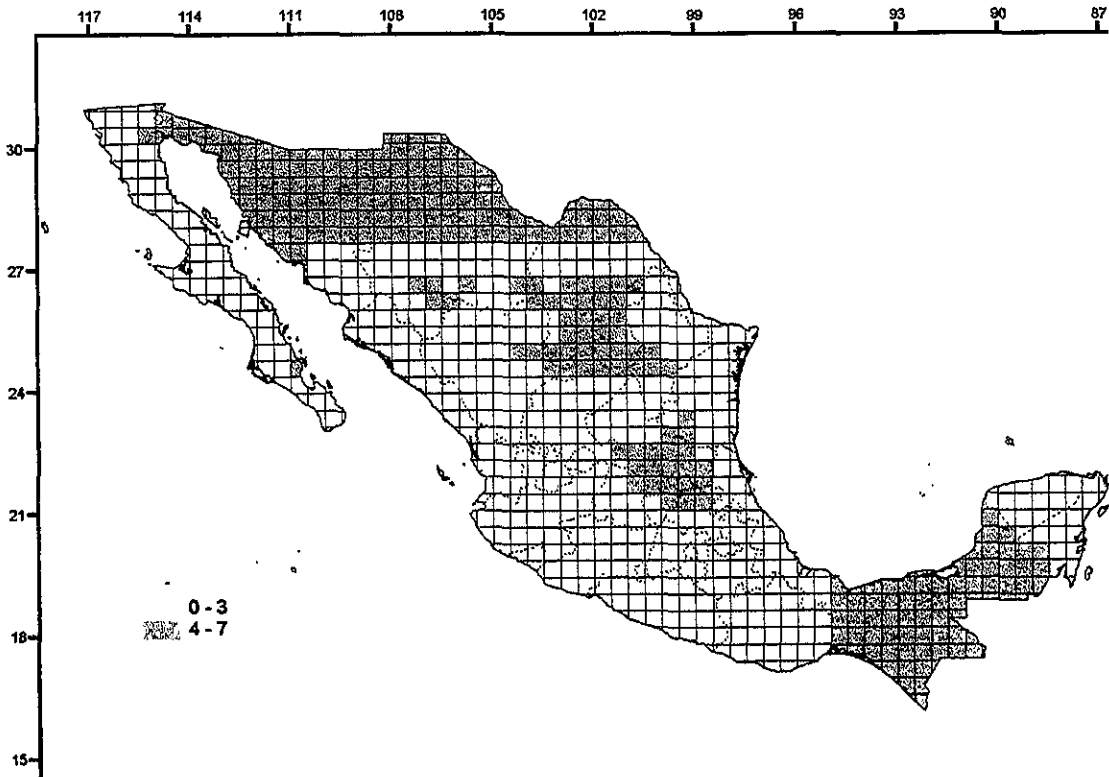


Figura 3e. La diversidad alfa del orden Artiodactyla se asoció de manera positiva con la latitud. En este grupo, el gradiente latitudinal de diversidad alfa fue inverso al patrón general.



Diversidad alfa del orden Artiodactyla

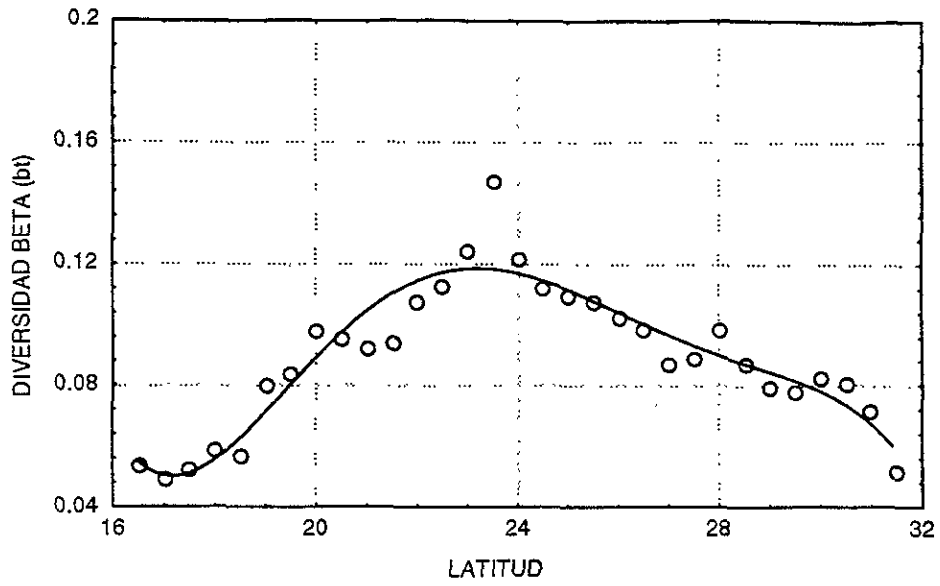


Figura 4a. Patrón latitudinal general de diversidad beta. Los mayores valores se encontraron en el centro del país. La relación entre la diversidad beta y la latitud correspondió a una polinomial.

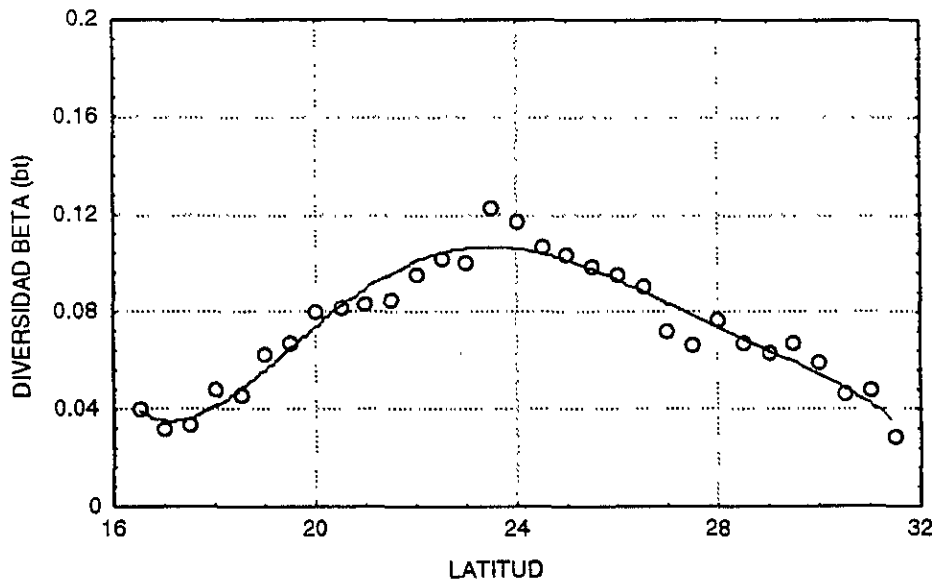


Figura 4b. La relación entre la latitud y la diversidad beta del orden Quiroptera también fue polinomial. Los mayores valores se registraron en el centro y disminuyen hacia el norte y hacia el sur del país.

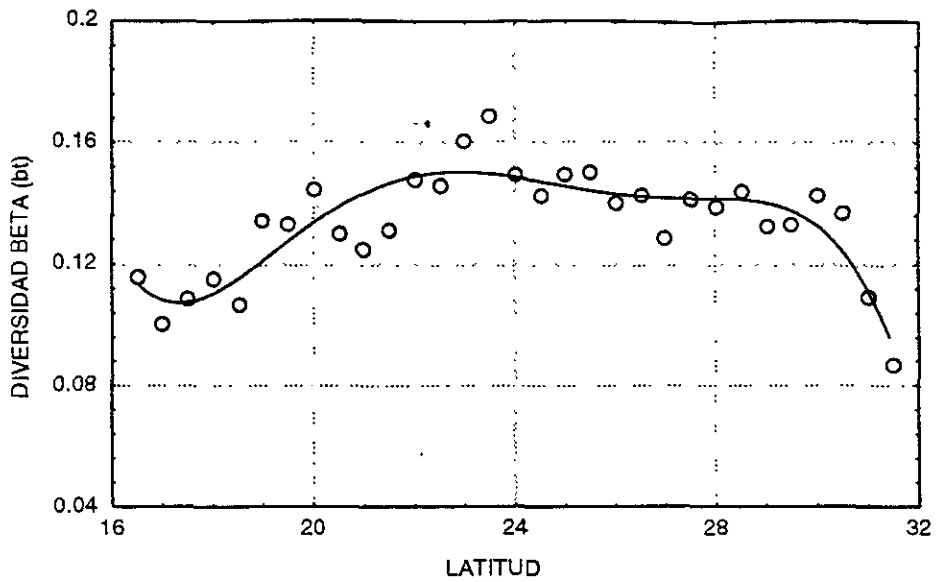


Figura 4c. La relación entre la latitud y la diversidad beta del orden Rodentia difirió del patrón general. Se observó un recambio similar y relativamente alto a lo largo de todas las latitudes. La asociación entre las dos variables fue polinomial.

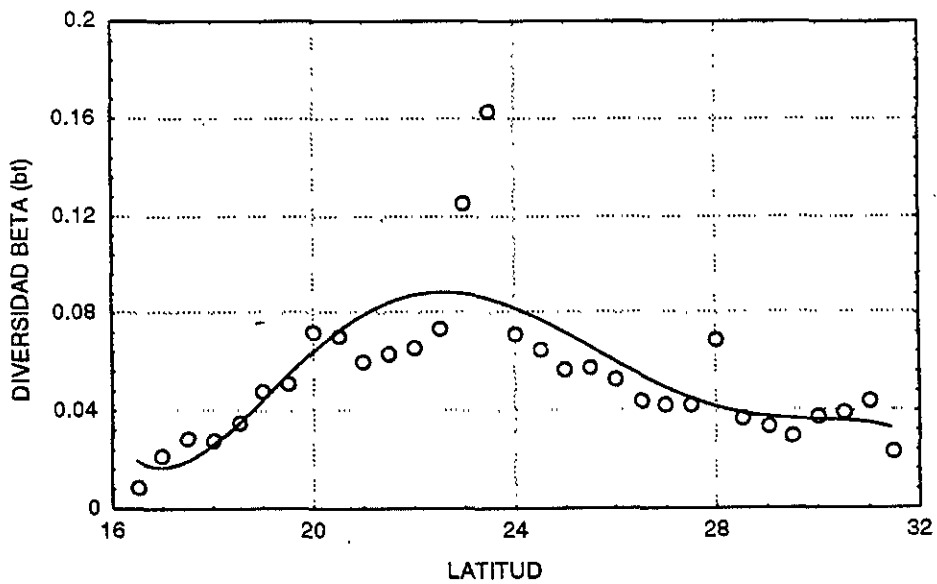


Figura 4d. La relación entre la latitud y la diversidad beta del orden Carnivora correspondió a una polinomial.

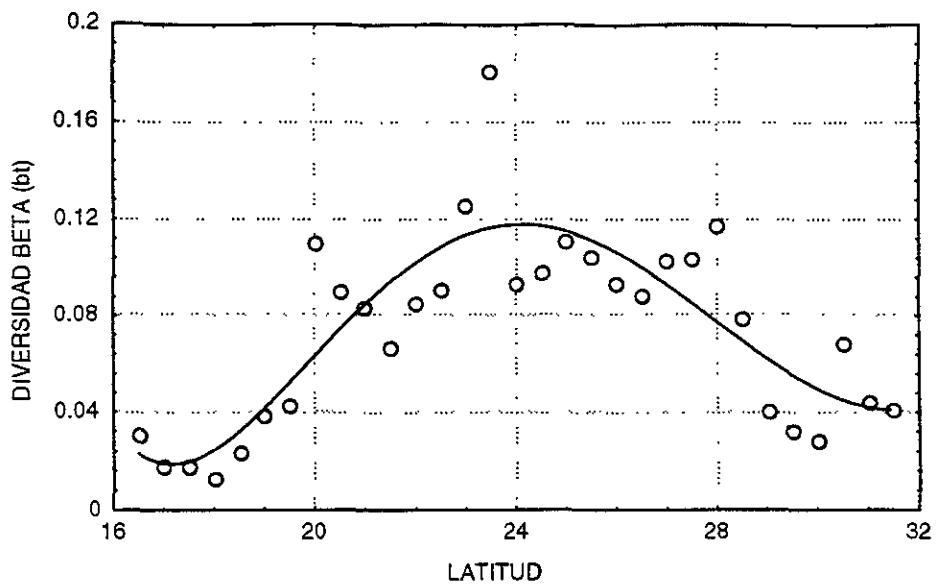


Figura 4e. La relación entre la latitud y la diversidad beta del orden Artiodactyla fue polinomial.

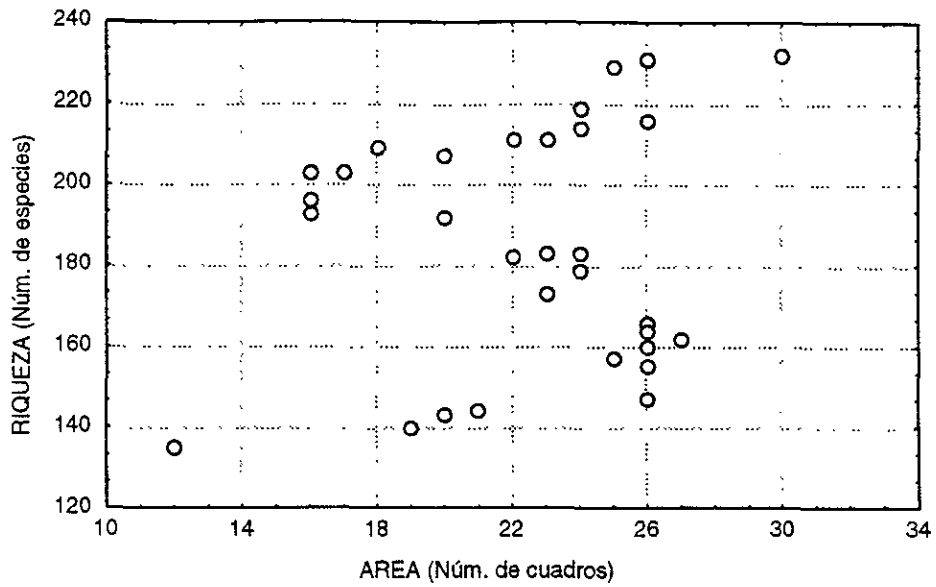


Figura 5a. La riqueza de especies no presentó una relación lineal con el área de los transectos.

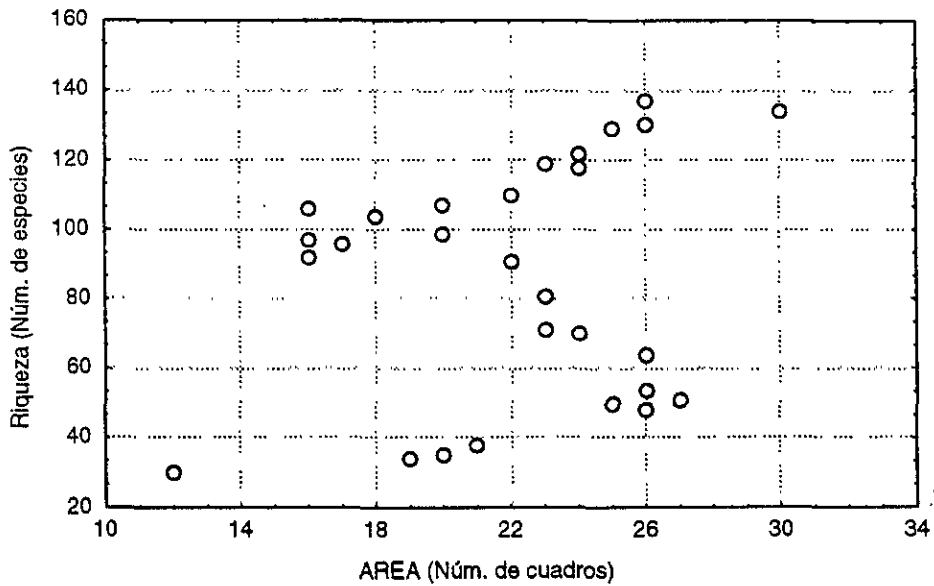


Figura 5b. La riqueza de especies del orden Chiroptera tampoco presentó una relación lineal con el área de los transectos.

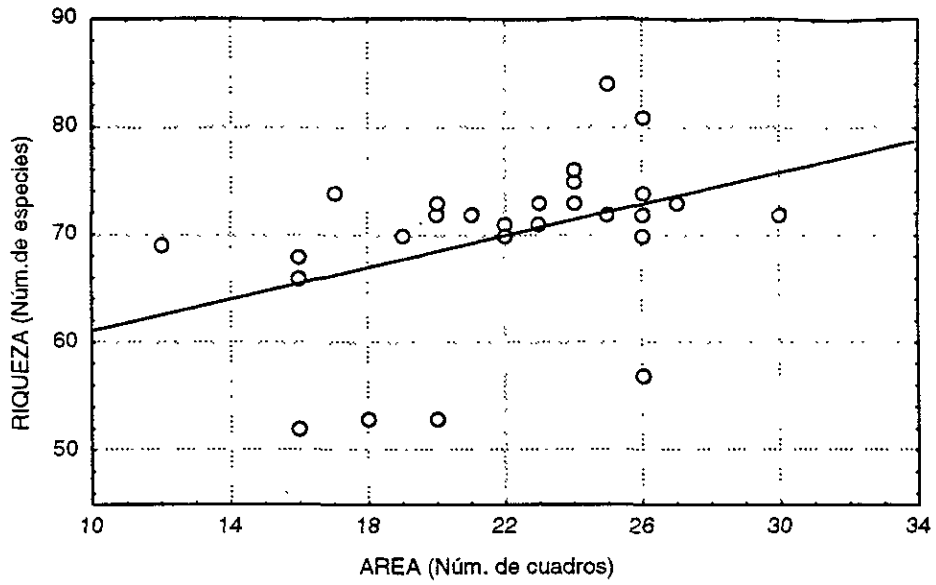


Figura 5c. La riqueza de especies del orden Rodentia se asoció con el área de los transectos. Es el único orden en el que se observó esta relación lineal.

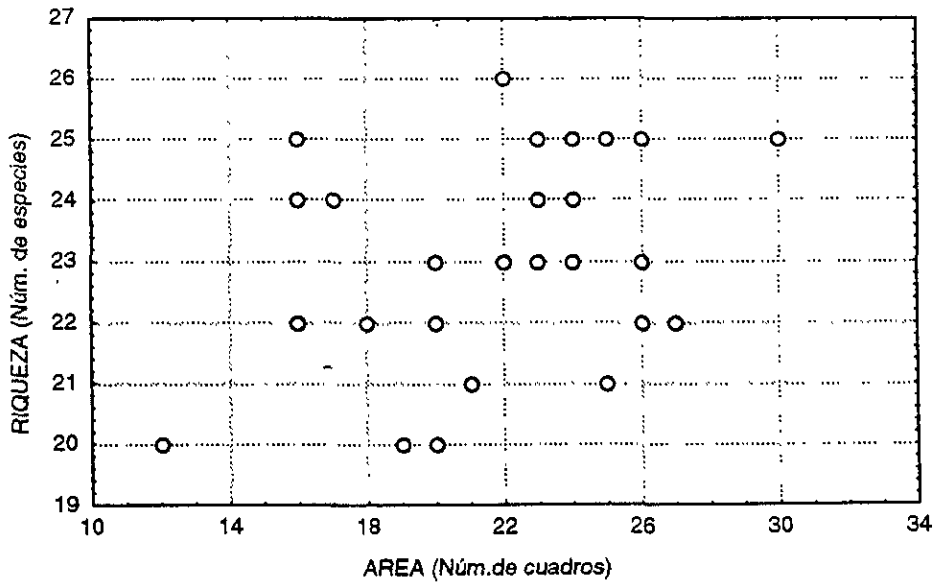


Figura 5d. La riqueza de especies del orden Carnivora no presentó una relación lineal con el área de los transectos.

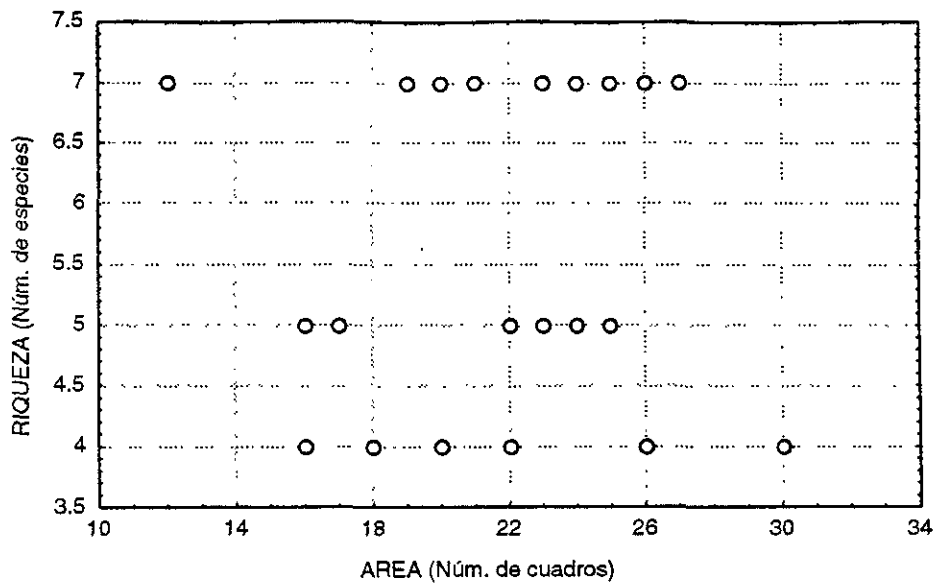


Figura 5e. La riqueza de especies del orden Artiodactyla no presentó una relación lineal con el área de los transectos.

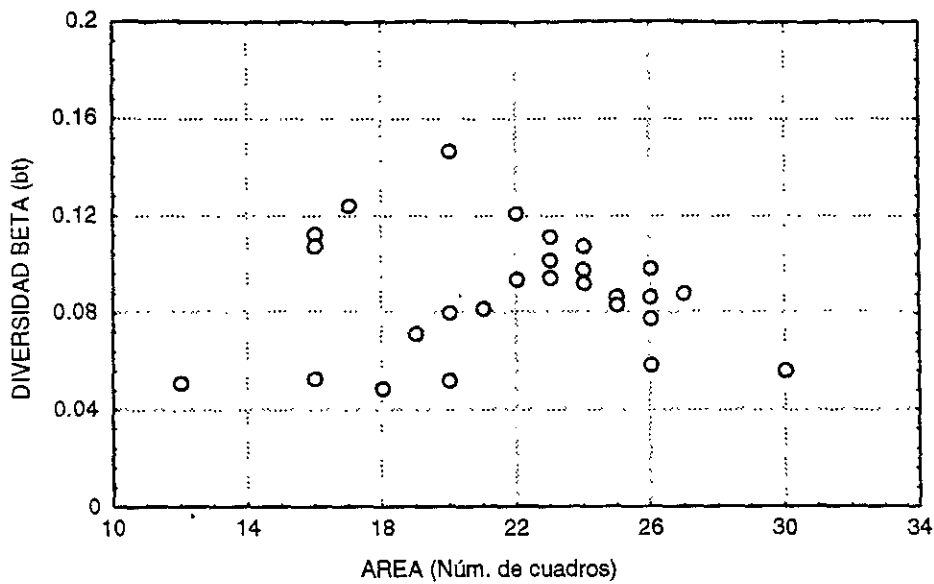


Figura 6a. La diversidad beta del conjunto de mamíferos no presentó una asociación lineal con el área de los transectos.

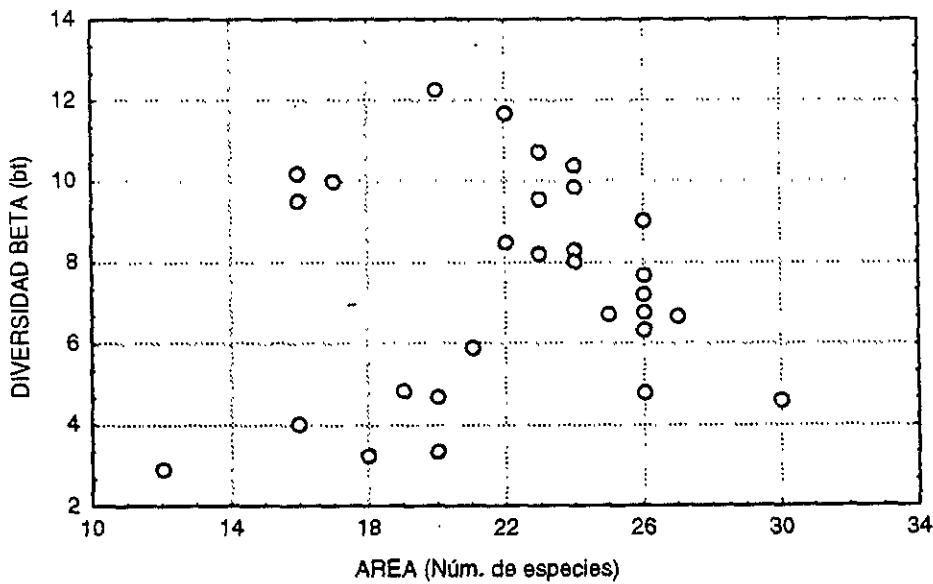


Figura 6b. La diversidad beta del orden Quiroptera tampoco presentó una asociación lineal con el área de los transectos.

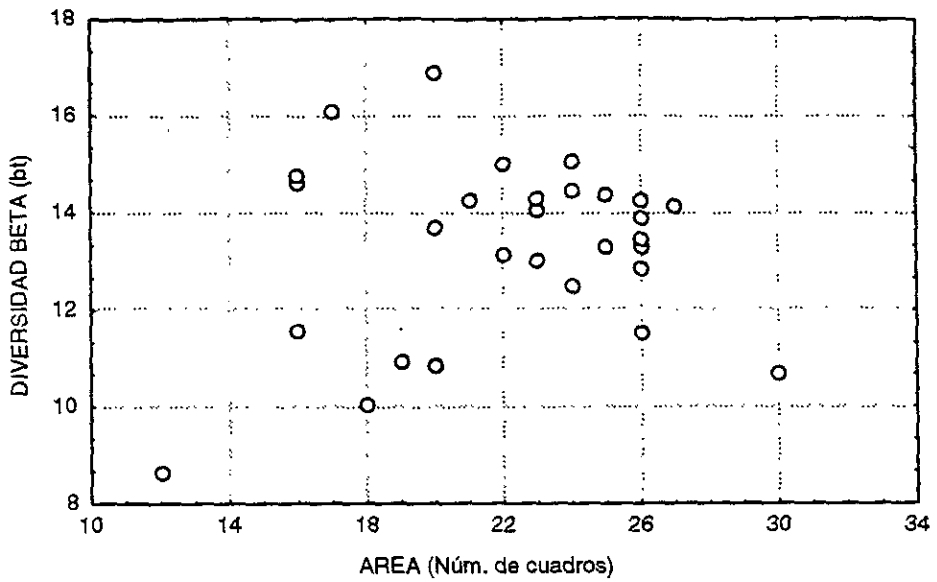


Figura 6c. La diversidad beta del orden Rodentia tampoco presentó una asociación lineal con el área de los transectos.

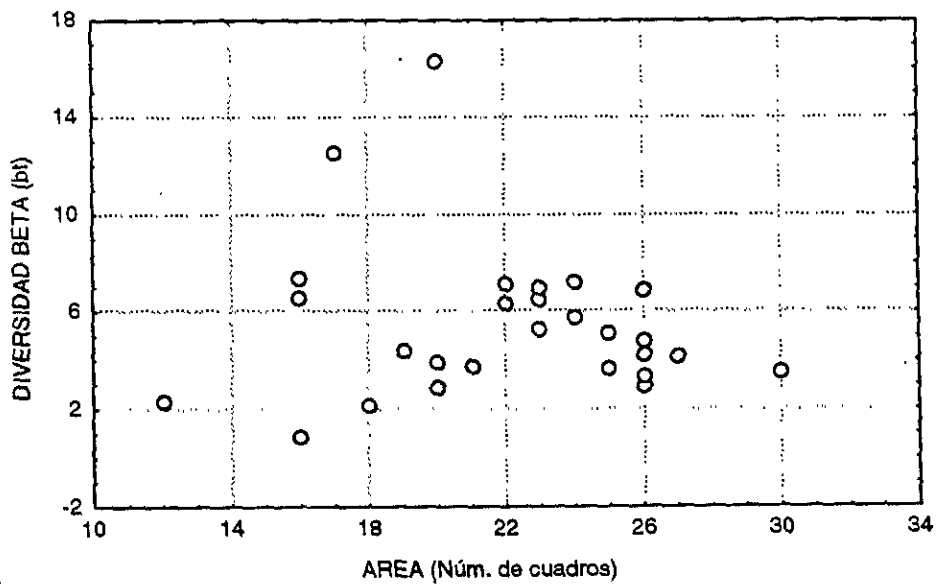


Figura 6d. La diversidad beta del orden Carnivora tampoco presentó una asociación lineal con el área de los transectos.

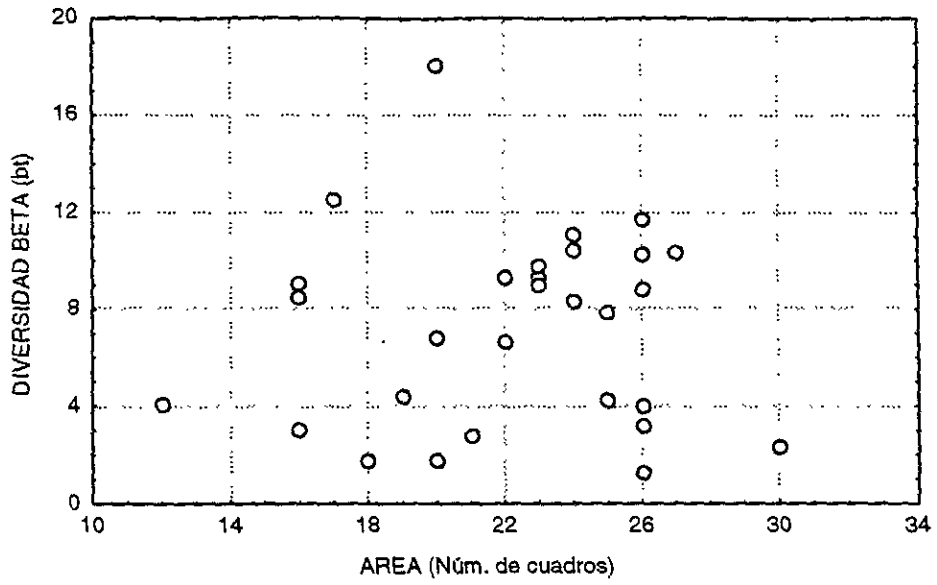


Figura 6e La diversidad beta del orden Artiodactyla no presentó una asociación lineal con el área de los transectos.

DISCUSION

Gradiente latitudinal, diversidad alfa y diversidad beta

Por lo regular, un gradiente de riqueza es resultado de un gradiente similar tanto de la diversidad alfa como de la diversidad beta (MacArthur 1965, Cowling *et al.* 1989, Ricklefs y Schluter 1993, Wolf 1993). Este patrón no se encontró en los mamíferos de México, ya que la riqueza sólo se asoció con la diversidad alfa. La diversidad beta fue mayor en latitudes intermedias, entre los 22° y 23.5°, al norte del Eje Neovolcánico, por lo que el aumento de la riqueza de especies hacia el sur se explica principalmente por la diversidad alfa.

Otros estudios han encontrado resultados similares. El gradiente de riqueza de varios grupos en Inglaterra (Harrison *et al.* 1992), se explicó fundamentalmente por el fuerte gradiente de diversidad alfa. Un patrón similar se encontró en las aves (Blackburn y Gaston 1996) y murciélagos (Willig y Sandlin 1991) del continente americano. La falta de asociación entre la diversidad beta y la latitud también se ha documentado para otras regiones y otros grupos taxonómicos. El gradiente latitudinal de riqueza de aves y quirópteros también se manifiesta a pesar de que la diversidad beta disminuye hacia las zonas tropicales del continente (Willig y Sandlin 1991, Blackburn y Gaston 1996).

Si bien se encontró una asociación entre la riqueza y la latitud, no se encontró una asociación entre la riqueza y el área. Este resultado es congruente con el que se ha encontrado en otros grupos, como son los quirópteros (Willig y Sandlin 1991) y los marsupiales (Lyon y Willig 1997). Sin embargo, no se puede descartar un efecto del área en los patrones de diversidad de los mamíferos de México. Un análisis más completo implicaría analizar diferentes arreglos espaciales y diferentes escalas espaciales, tal como se ha realizado para el Continente Americano (McCoy y Connor 1980, Rosenzweig 1992, 1995, Blackburn y Gaston 1996, Harrison 1996, Rohde 1997)..

Contribución de los diferentes órdenes

¿Cómo se explica que localidades del sur del país tengan significativamente más especies que localidades situadas en el norte?

Se encontraron marcadas diferencias en la forma en que los órdenes contribuyen al gradiente latitudinal de diversidad alfa. Los quirópteros son los que más influyen en el

patrón general (Fleming 1973, Wilson 1974, McCoy y Connor 1980, Willig y Selcer 1989, Willig y Sandlin 1991, Fa y Morales 1993, Lyon y Willig 1997, Santos del Prado 1996, Willig y Gannon 1997). El aumento hacia el sur de la riqueza local en las comunidades de murciélagos es extraordinario. Por ejemplo, el número de especies de murciélagos de la selva Lacandona, al sur del país (64 especies, equivalente a cerca del 60% de las especies del orden; Medellín 1994), es el doble de la riqueza de murciélagos de Chamela, situada en la costa del Pacífico en el centro del país. En esta localidad, la comunidad de murciélagos está integrada por cerca de 33 especies (20% de las especies) (Ceballos y Miranda 1986).

El gradiente latitudinal de riqueza se puede explicar entendiendo los factores asociados al gradiente de diversidad alfa del orden Quiróptera. La hipótesis más difundida, señala que el aumento en el número de especies de norte a sur del continente se asocia con la radiación evolutiva de este grupo. Esto quiere decir, que en las regiones tropicales hay más especies en respuesta a la mayor disponibilidad de recursos (particularmente frutos e insectos) (Fleming 1973, Wilson 1974). Una idea complementaria, es que la diversidad de murciélagos no se asocia con la latitud *per se*, sino a sus variables correlacionadas (luz, temperatura y precipitación; Willig y Selcer 1989, Willig y Sandlin 1991).

En México, se encontró que la riqueza de especies en los estados se explica principalmente por condiciones de temperatura y precipitación asociadas con el gradiente latitudinal (Arita 1997). Por otro lado, estas variables también explican las diferencias en la riqueza de quirópteros de diferentes localidades de México y Centroamérica (Medellín 1993, 1994). El gradiente latitudinal de riqueza de los quirópteros también se relaciona con los hábitos alimenticios. Por ejemplo, los filostómidos tienden a ser más numerosos en las zonas tropicales del país (Arita 1993, Arita *et al.* 1997) y del continente (Fleming 1973, Willig y Sandlin 1991), contribuyendo de manera significativa a la alta riqueza de especies de las localidades.

En contraste con los quirópteros, la diversidad alfa de los roedores no aumenta hacia las zonas tropicales del país. El promedio de especies de roedores es similar a lo largo de toda las latitudes y en cada latitud está representada cerca del 20% de las especies del orden. Por ejemplo, en Chamela, habitan cerca de 16 especies de

roedores, equivalentes a únicamente el 7% de los roedores de México constituyen cerca del 20% de la fauna de mamíferos de la zona (Ceballos y Miranda 1986). Un número similar de especies y una proporción similar se encontró en la selva Lacandona (Medellín 1993, 1994).

En otros estudios también ha quedado de manifiesto la relativamente baja diversidad alfa de los roedores (Brown y Nicoletto 1991, Letcher *et al.* 1994, Brown 1995). La baja coexistencia de especies de roedores se ha relacionado con requerimientos específicos de hábitats (Brown y Maurer 1989) y con una elevada competencia entre las especies (Bowers y Brown 1982). También se ha atribuido a patrones de especiación (Letcher *et al.* 1994) y factores históricos (Rapoport 1975, 1982, Stevens 1989), entre otros.

Los carnívoros y artiodáctilos tampoco aumentan hacia las zonas tropicales del país. Si bien los carnívoros no contribuyen al gradiente latitudinal de los mamíferos en su conjunto, contribuyen de manera significativa a la diversidad alfa local. Por ejemplo, en contraste con la baja proporción de roedores que habitan en Chamela, en el mismo sitio se encuentran 15 especies de carnívoros, que representan cerca del 50% de las especies del orden (Ceballos y Miranda 1986). Estas especies equivalen a cerca del 20% de los mamíferos de la localidad (Ceballos y Miranda 1986), proporción similar a los roedores. Este es un patrón que se repite en la selva Lacandona (Medellín 1994).

A diferencia de la diversidad alfa, el patrón de diversidad beta del conjunto de mamíferos coincide con el de la mayoría de los órdenes. De manera consistente, quirópteros, artiodáctilos y carnívoros presentaron los mayores valores en el centro del país. Contrario a estos resultados, se esperaba que el recambio de especies de murciélagos fuera mayor en el sur, donde habita la mayoría de las especies de distribución restringida (las excepciones son *Musonycteris harrisoni*, *Artibeus hisutus*, *Roggessa mira*, que habitan los bosques tropicales secos del oeste y *Myotis vivesi* en islas y costa de Baja California y Sonora) (Ceballos y Rodríguez 1993, Arita *et al.* 1997). Una posible explicación a este resultado se relaciona con los patrones de anidamiento de las especies, como se explica más adelante.

Los roedores fueron los que presentaron la mayor diversidad beta de todos los órdenes. El recambio de especies fue relativamente alto a lo largo del país, y fue el

único grupo cuya diversidad beta no fue significativamente mayor en el centro del país. El alto recambio de especies explica la gran riqueza de este grupo (230 especies), a pesar de que en las localidades (e.g. Chamela y La Lacandona) habita una proporción baja de las especies del orden. En otros estudios se han encontrado patrones similares. Por ejemplo, la riqueza de la flora en el suroeste de la Región Florística de Cabo de Buena Esperanza, una de las más ricas del mundo, se atribuye a un alto recambio entre comunidades moderadamente ricas (Cowling 1990).

Posibles procesos relacionados con los patrones de diversidad

El área de distribución es una variable fundamental para explicar los patrones de diversidad de los mamíferos de México (Arita y León-P. 1993). Como se esperaba, las áreas de distribución restringidas que predominan en las especies del orden Rodentia contribuyen al alto recambio de especies entre una región y otra (Anderson 1977, 1985, Pagel *et al.* 1991, Arita *et al.* 1997). Por el contrario, los órdenes con áreas de distribución mayor, carnívoros y artiodáctilos, presentaron una diversidad beta relativamente menor.

Sin embargo, el tamaño de las áreas de distribución *per se* no explica las variaciones de la diversidad beta en el país. Si nos guiáramos únicamente por este elemento, el recambio de especies de los roedores debería ser mayor donde se concentran las especies de distribución restringida, es decir, en el Eje Neovolcánico (Ceballos y Navarro 1991, Fa y Morales 1991, Arita *et al.* 1997), o, en el caso de los quirópteros, en el sur del país.

El elemento complementario para explicar los patrones de diversidad, es el grado de anidamiento (o solapamiento) de las áreas de distribución. La diversidad beta es el inverso del nivel de anidamiento, es decir, mientras más solapadas están las áreas de distribución, menor es el recambio de especies, y viceversa (Wright y Reeves 1992). En este sentido, si bien en el Eje Neovolcánico habitan numerosas especies de distribución restringida, particularmente de roedores (Ceballos y Navarro 1991, Ceballos y Rodríguez 1993, Arita *et al.* 1997), las localidades comparten un alto porcentaje de las especies (Fa 1989, Fa y Morales 1993), lo que se refleja en un relativamente bajo recambio de especies de la región. Una explicación similar se puede aplicar a los

carnívoros. En la parte central del eje habitan en simpatría cerca de 15 especies (Fa y Morales 1991), con el consecuente bajo recambio de especies encontrado en la región.

Los resultados sugieren que las áreas de distribución están más anidadas al sur del país. La baja diversidad beta de los quirópteros parece estar relacionado con este patrón de anidamiento (Wright y Reeves 1992, Cook 1995, Williams 1996, Worthen 1996) consecuencia, probablemente, de la vegetación relativamente homogénea del sur del país (Escalante *et al.* 1993, Toledo y Ordoñez 1993). La alta diversidad beta de los roedores indica que, por el contrario, las áreas de distribución de este grupo no están anidadas, y que tienen requerimientos de hábitats más particulares que los quirópteros. Es posible que la complejidad estructural y barreras que funcionan para los roedores no afectan a grupo de mayor vagilidad como son los murciélagos (Fleming 1973, Willig y Selcer 1989, Arita 1997).

Los resultados también sugieren que la alta diversidad beta registrada en la latitud 23°, al norte del Eje Neovolcánico, es resultado de un bajo nivel de anidamiento de las áreas de distribución. Los transectos que cruzan esta región de oeste a este registran el alto recambio de especies, particularmente del orden Rodentia, desde la costa del Pacífico hasta la del Atlántico (Baker 1963, 1967, Iñiguez y Santana 1993). De igual forma, numerosas especies de murciélagos sólo se distribuyen en las zonas cálidas de la costa y evitan las zonas más altas y frías de la Meseta Central (Arita 1993), contribuyendo al alto recambio de especies de estas latitudes.

En el norte del país, debido a la baja heterogeneidad espacial de regiones como el desierto de Chihuahua (Ramírez-P. y Castro-C. 1983, Toledo y Ordoñez 1993), se esperaban un menor recambio de especies. A excepción de los roedores, esta predicción no se cumplió. Los roedores presentaron un alto recambio, debido a la especificidad de hábitats de numerosas especies (Schmidly 1974, Findley y Caire 1977, Lawlor 1983).

En conclusión, el estudio de las áreas de distribución (Cox y Ricklefs 1977, Ricklefs y Schluter 1993, Brown *et al.* 1996, Gaston *et al.* 1998) y el análisis del anidamiento de estas áreas (Letcher *et al.* 1994, Cook 1995, Worthen 1996) son temas fundamentales para avanzar en el entendimiento de los factores y procesos que han determinado la diversidad de México.

¿Es alta la diversidad beta de los mamíferos de México? Hasta el momento no es posible situar a la diversidad beta de México en un contexto continental o mundial. Los estudios existentes se han realizado con métodos muy variados, y en la mayoría de los casos los resultados son dependientes de la longitud de los transectos (Colwell y Coddington 1994, Gaston y Williams 1996, Mourelle y Ezcurra 1997).

Sin embargo, a nivel del país los datos sugieren que la diversidad beta sí es un elemento fundamental para entender los patrones de diversidad. El recambio de especies de los roedores explica que la riqueza de este grupo sea alta (corresponde a poco más 50% de los mamíferos del país), a pesar que la diversidad alfa equivale a únicamente el 20% de los roedores del país.

Conservación de la biodiversidad

El conocimiento de los patrones de diversidad alfa y beta en una región puede tener una aplicación útil en la conservación de las especies. En el diseño de un sistema de reservas, para maximizar el número de especies protegidas en un mínimo número de reservas, se deben seleccionar nuevas áreas que contengan especies que no estén representadas en las reservas existentes. Este concepto se denomina complementariedad y está siendo utilizado en diferentes regiones del mundo (Margules *et al.* 1988, Vane-Wright *et al.* 1991, Pressey *et al.* 1993, Williams *et al.* 1994).

La protección de especies de una región (o de un grupo) de alta diversidad beta requeriría una estrategia donde la complementariedad de las áreas sea alta, es decir, una serie de reservas dispersas en toda la región. Por el contrario, una región (o un grupo) de baja diversidad beta requeriría de una complementariedad baja entre las áreas, es decir, un reducido número de reservas (Noss 1983, Queen y Harrison 1988, Wright y Reeves 1992).

Los patrones de riqueza, diversidad alfa y diversidad beta encontrado para los diferentes órdenes de mamíferos de México indican que se necesitan diferentes estrategias de conservación.

Para los carnívoros, se requeriría de una estrategia relativamente sencilla. Se trata de un grupo de alta diversidad alfa y de diversidad beta relativamente baja. De acuerdo con este resultado, unas cuantas reservas serían suficientes para la protección

del grupo. Sin embargo, este enfoque no considera la viabilidad a largo plazo de las poblaciones que habitan en las áreas de conservación (Meffe y Carroll 1994), ni toma en cuenta la diversidad genética de cada especie (Baker 1963, 1967, Hall 1980). En ese sentido, una protección basada en áreas protegidas se debe complementar con el establecimiento de corredores que permitan el intercambio genético, además de que también hay que considerar la protección de las numerosas subespecies.

Los roedores son un grupo complejo de conservar. Debido a la alta diversidad beta en todo el país, un sistema de reservas implicaría el establecimiento de un gran número de áreas protegidas dispersas por todo el país. Debido a la poca factibilidad de una estrategia de este tipo, los roedores necesariamente requieren de un manejo externo complementario a las áreas protegidas.

Los quirópteros están en una situación similar. Para este orden, una estrategia de protección debe considerar, además, las diferencias en los patrones de diversidad del norte y del sur del país. La situación es particularmente complicada en el norte, donde las comunidades son menos ricas pero donde la diversidad beta es mayor. Como en los roedores, para cubrir las dispersas comunidades de murciélagos, sería necesario establecer numerosas áreas de protección.

Finalmente, es necesario resaltar que estas ideas no son factibles de aplicar a esta escala de análisis (cuadros de 2,500 km²). Sin embargo, un razonamiento de este tipo puede ser trasladado a una escala donde opere la toma de decisiones.

CONCLUSIONES

El aporte principal de este trabajo al conocimiento de los mamíferos de México fue conjuntar el análisis de la riqueza en sus diferentes componentes espaciales, la diversidad alfa y la diversidad beta. Además, con datos empíricos se reconoció el papel de la diversidad beta en los patrones de diversidad de este grupo.

Se concluyó que la diversidad alfa y la diversidad beta son independientes entre sí, siguen patrones latitudinales distintos, y por lo tanto influyen de diferente manera en el gradiente latitudinal de riqueza.

El gradiente latitudinal se explicó fundamentalmente por la diversidad alfa. Dicho de otra manera, el factor latitud se asoció con la riqueza de mamíferos a través de la diversidad alfa. La diversidad beta no contribuyó al gradiente latitudinal, pero explicó la gran riqueza de especies del orden Rodentia. El alto recambio de especies entre localidades de relativamente baja diversidad alfa explica que los roedores constituyan cerca de la mitad de las especies de mamíferos de México.

Si bien se encontraron diferencias significativas en la riqueza y diversidad alfa al excluir del análisis a las Penínsulas de Baja California y Yucatán, el patrón latitudinal no se modificó, es decir, se mantuvo la asociación entre riqueza y latitud, y entre diversidad alfa y latitud.

No se encontró una asociación entre el área y ninguno de los niveles de diversidad, aunque con estos resultados no se puede descartar un efecto del área. Se necesitan nuevos análisis para concluir al respecto.

Se avanzó en dilucidar algunos factores relacionados con los patrones de diversidad de los mamíferos del país. Una primera explicación al gradiente latitudinal se relaciona con los factores relacionados con el gradiente de diversidad alfa. Los datos también sugieren que el patrón de diversidad beta está relacionado con el tamaño de las áreas de distribución, pero también con su grado de solapamiento. Este factor no fue evaluado y es clave para entender las causas que han originado la gran riqueza de mamíferos de México.

Se encontraron claras diferencias entre los órdenes. Mientras que el gradiente latitudinal de diversidad alfa está claramente influido por el orden Quiroptera, el patrón de diversidad beta es generado por todos los órdenes. Sin embargo, en términos

cuantitativos, los órdenes Rodentia y Quiroptera fueron los que más influyeron en el recambio de especies.

Los patrones de riqueza, diversidad alfa y diversidad beta encontrado para los diferentes órdenes de mamíferos de México indican que, dependiendo del grupo se deben aplicar diferentes estrategias para su conservación. Para un grupo de baja diversidad beta, como son los carnívoros, se requerirían unas cuantas reservas para su protección. Por el contrario, la alta diversidad beta en todo el país del orden Rodentia implicaría el establecimiento de un complejo sistema de áreas protegidas dispersas por todo el país.

REFERENCIAS

- Anderson, S. 1977. Geographic ranges of North American terrestrial mammals. *American Museum Novitates*, 2629: 1-15.
- Anderson, S. 1985. The theory of range size (RS) distribution. *American Museum Novitates*, 2833:1-13.
- Andrewartha, H. G. 1961. Introduction to the study of animal populations. University of Chicago Press.
- Arita, H. T. 1993. Riqueza de especies de la mastofauna de México. Pp. 109-128 *in*: Avances en el estudio de los mamíferos de México (R. A. Medellín y G. Ceballos eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. México, D.F.
- Arita, H. T. 1997. The non-volant mammal fauna of Mexico: species richness in a megadiverse country. *Biodiversity and Conservation*, 6:787-795.
- Arita, H. T. y L. León-Paniagua. 1993. Diversidad de mamíferos terrestres. *Revista Ciencias, Número Especial*, 7: 13-22.
- Arita, H. T. y G. Ceballos. 1997. The mammals of Mexico: distribution and conservation status. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 2: 54-71.
- Arita, H. T., F. Figueroa, A. Frisch, P. Rodríguez y K. Santos-del Prado. 1997. Geographical range sizes and the conservation of Mexican mammals. *Conservation Biology*, 11: 92-100.
- Auerbach, M. J y A. Shmida. 1987. Spatial scale and the determinants of plant species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 2: 238-242.
- Baker, R. H. 1963. Geographical distribution of terrestrial mammals in Middle America. *American Midland Naturalist*, 70: 208-249.
- Baker, R. H. 1967. Distribution of recent mammals along the Pacific coastal lowlands of the Western Hemisphere. *Systematic Zoology*, 16: 28-37.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1990. *Ecology: individuals, populations and communities*. 2nd ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

- Bibby, C. J., N. J. Collar, M. J. Crosby, M. J. Gead, Ch. Imboden, T. H. Johnson, A. J. Stattersfield y S. J. Thirgood. 1992. Putting biodiversity on the map: priority areas for global conservation. ICBP International Council for Bird Preservation, Cambridge, U.K.
- Bisby, F. A., R. Hengeveld, P. J. Edwards, S. J. Duffield. 1995. Characterization of biodiversity. Pp. 21-106 *in*: Global Biodiversity Assessment. United Nations Environment Programme, Cambridge University Press.
- Blackburn, T. M y K. J. Gaston. 1996. The distribution of bird species in the New World: patterns in species turnover. *Oikos* 77: 146: 152.
- Blackburn, T. M y K. J. Gaston. 1996a. Spatial patterns in the geographic range size of bird species in the New World. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London B*, 351: 897-912.
- Bowers, M. A. Y J. H. Brown. 1982. Body size and coexistence in desert rodent: chance or community structure? *Ecology*, 63: 391-400.
- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. Chicago University Press, Chicago.
- Brown, J. H. y B. A. Maurer. 1989. Evolution of species assemblages: effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of the North American avifauna. *American Naturalist*, 130: 1-17.
- Brown y Nicoletto 1991. Spatial scaling of species composition: body masses of North American land mammals. *American Naturalist*, 138: 1478-1512.
- Brown, J. H. G.C Stevens y D. M. Kaufman. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 27: 597-623.
- Caley, M. J. y D. Schluter. 1997. The relationship between local and regional diversity. *Ecology*, 78: 70-80.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 1986. *Los mamíferos de Chamela, Jalisco*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- Ceballos, G. y D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals. Pp. 167-198 *in*: Latin American Mammalogy: History, Diversity and Conservation (M. Mares y D. Schmidly eds.). University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Ceballos, G. y P. Rodríguez. 1993. Diversidad y conservación de mamíferos de México. II. Patrones de endemidad de mamíferos mexicanos. Pp. 87-108 *in*: Avances en el estudio de los mamíferos de México (R. A. Medellín y G. Ceballos eds.). Asociación Mexicana de Matzoología, A.C., México.
- Ceballos, G. y J. H. Brown. 1995. Global patterns of mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Conservation Biology*, 9: 559-568.
- Ceballos, G., P. Rodríguez y R. A. Medellín. 1998. Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: mammalian diversity, endemicity, and endangerment. *Ecological Applications*, 8: 8-17.
- Cervantes, F., A. Castro-Campillo y J. Ramírez-Pulido. 1994. Mamíferos terrestres nativos de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 65: 177-190.
- Cody, M. L. 1975. Toward a theory of continental species diversity: birds distribution over Mediterranean habitat gradients. Pp. 214-257 *in*: Ecology and evolution of communities (M.L. Cody y J. Diamond eds.). Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Cody, M. L. 1986. Diversity, rarity, and conservation in Mediterranean climate regions. Pp. 123-152 *in*: Conservation Biology (M.E. Soulè ed.). Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Cody, M. L. 1993. Bird diversity components within and between habitats in Australia. Pp. 147-158 *in*: Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives (R. E. Ricklefs y D. Schluter eds.). The University of Chicago Press, Chicago.
- Colwell, R. K. y J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London B*, 345: 101-118.

- Cook, R. R. 1995. The relationship between nested subset, habitat subdivision and species diversity. *Oecologia*, 101: 205-210.
- Cornell, H. V. y J. H. Lawton. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*, 61:1-12.
- Cowling, R. M. 1990. Diversity component in a species rich area of the Cape Floristic Region. *Journal of Vegetation Science*, 1: 699-710.
- Cowling, R. M., G. E. Gibbs, R. M. T. Hoffman y C. Hilton-Taylor. 1989. Patterns of plants species diversity in Southern Africa. Pp. 19-49 *in*: Biotic diversity in Southern Africa: concepts and conservation (B.T. Huntley ed.). Oxford University Press, Oxford.
- Cox, G. W. y R. E. Ricklefs, 1977. Species diversity, ecological release, and community structuring in Caribbean land bird faunas. *Oikos*, 29: 60-66.
- Daniel, W. W. 1990. Applied Non-parametric statistics. PWS-KENT Publishing Company, Boston. 2^o ed.
- Escalante, P., A. Navarro y A. Townsend. 1993. A geographic, ecological, and historical analysis of land bird diversity in Mexico. Pp. 281-307 *in*: The biological diversity in Mexico, origins and distributions (T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. E. Fa eds.). Oxford University Press, Oxford.
- Fa, J. E. 1989. Conservation-motivated analysis of mammalian biogeography in the Trans-Mexican Neovolcanic Belt. *National Geographic Research*, 5: 296-316.
- Fa, J. E. y L. M. Morales. 1991. Mammals and protected areas in the Trans-Mexican Volcanic Belt. Pp. 199-226 *in*: Latin American Mammalogy: History, Diversity and Conservation (M. Mares y D. Schmidly eds.). University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Fa, J. E. y L. E. Morales. 1993. Patterns of mammalian diversity in Mexico. Pp. 319-361 *in*: The biological diversity in Mexico, origins and distributions (T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. E. Fa eds.). Oxford University Press, Oxford.

- Findley, J. S. y W. Caire. 1977. The status of mammals in the Northern region of the Chihuahuan Desert. Transactions of the Symposium on the biological resources of the Chihuahuan Desert Region United States and Mexico. U.S. Department of the Interior National Park Service Transactions and Proceedings Series N° 3.
- Fleming, T. H. 1973. Number of mammals species in North and Central American forest communities. *Ecology*, 54: 555-560.
- Flores-Villela, O. A. 1991. Análisis de la distribución de la herpetofauna de México. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Flores-Villela, O. A. 1993. Herpetofauna of Mexico: distribution and endemism. Pp. 253-280 *in*: The biological diversity in Mexico, origins and distributions (T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. E. Fa eds.). Oxford University Press, Oxford.
- Gaston, K. J. y P. H. Williams. 1996. Spatial patterns in taxonomic diversity. Pp. 202-229 *in*: Biodiversity: a biology of numbers and difference (K. J. Gaston ed.). Blackwell, Oxford.
- Gaston, K. J., T. M. Blackburn y J. Y. Spicer, 1998. Rapoport rule: time for an epitaph? *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 70-74.
- Hall, E. R. 1981. The mammals of North America. John Wiley and Sons, New York. 2nd. ed.
- Harrison, S. 1996. How natural habitat patchiness affects the distribution of diversity in California serpentine chaparral. *Ecology*, 78: 1898-1906.
- Harrison, S., S. Ross y J. H. Lawton. 1992. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 67: 151-158.
- Huston, M. A. 1994. Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge.
- Iñiguez, L. I y E. Santana. 1993. Patrones de distribución y riqueza de especies de los mamíferos del Occidente de México. Pp. 65-86 *in*: Avances en el estudio de los

- mamíferos de México (R. A. Medellín y G. Ceballos eds.). Asociación Mexicana de Matozología, A.C. México.
- Kaufman, D. M. 1995. Diversity of New World mammals: universality of the latitudinal gradients of species and bauplans. *Journal of Mammalogy*, 76: 322-334.
- Krebs, C. J. 1978. The experimental analysis of distribution and abundance. 2^o ed. Harper and Row, New York.
- Krebs, C. J. 1985. Ecology, the experimental analysis of distribution and abundance, 3a ed., Harper & Row, New York.
- Lawlor, T. E. 1983. The mammals. Pp. 265-288 *in*: Island biogeography in the Sea of Cortez (T. J. Case y M. K. Cody eds.). University of California Press, Berkeley, E.U.A.
- Letcher, A. J., A. Purvis, S. Nee y P. Harvey. 1994. Patterns of overlap in the geographic ranges of Palearctic and British mammals. *Journal of Animal Ecology*, 63: 871-879.
- Lyons, S. K. y M. R. Willig 1997. Latitudinal patterns of range size: methodological concerns and empirical evaluations for New World bats and marsupials. *Oikos*, 79: 568-580.
- MacArthur, R. H. 1965. Patterns of species diversity. *Biological Review of the Cambridge Philosophical Society*, 40: 510-533.
- Magurran, A. 1988. Ecological diversity and its measurements. Princeton University Press, Princeton.
- Margules, C. R., A. O. Nicholls y R. L. Pressey. 1988. Selecting networks of reserves to maximise biological diversity. *Biological Conservation*, 43: 63-76.
- McCoy, E. D. y E. F. Connor. 1980. Latitudinal gradients in the species diversity of North American mammals. *Evolution*, 34: 193-203.
- Medellín, R. A. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. Pp. 333-354 *in*: Avances en el estudio de los mamíferos de México (R. A. Medellín y G. Ceballos eds.). Asociación Mexicana de Matozología, A.C. México.

- Medellín, R. A. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, México. *Conservation Biology*, 8: 780-799.
- Meffe, G. K. y R. Carroll. 1994. *Principles of conservation biology*. Sinauer, Sunderland, U.S.A.
- Mittermeier, R. A. 1988. Primate diversity and the tropical forest: case studies of Brazil and Madagascar and the importance of megadiversity countries. Pp. 145-154 *in*: *Biodiversity* (E. O. Wilson ed.). National Academic Press, Washington.
- Mourelle, C. 1997. *Biodiversidad en la Familia Cactaceae: un enfoque biogeográfico*. Tesis para obtener el grado de Doctor en Ecología. Instituto de Ecología. México, D.F.
- Mourelle, C. y E. Ezcurra. 1997. Differentiation diversity of Argentine cacti and its relationship to environmental factors. *Journal of Vegetation Science*, 8: 547-558.
- Noss, R. F. 1983. A regional landscape approach to maintain diversity. *BioScience*, 33: 700-706.
- Pagel, M. D., R. M. May y A. R. Collie. 1991. Ecological aspects of the geographical distribution and diversity of mammalian species. *The American Naturalist*, 137: 791-815.
- Phipps, J. B. 1975. Bestblock: optimizing grid size in biogeographic studies. *Canadian Journal of Botany*, 15: 1447-1452.
- Pielou, E. C. 1979. *Biogeography*. Wiley, New York.
- Pimm, S. L. y J. L. Gittleman. 1992. Biological diversity: where is it? *Science* 258: 940.
- Pressey, R. L., C. J. Humphries, C. R. Margules, R. Y. Vane-Wright y P. H. Williams. 1993. Beyond opportunism: key principles for systematic reserve selection. *Trends in Ecology and Evolution*, 8: 124-128.
- Queen, J. F. y S. P. Harrison. 1988. Effect of habitat fragmentation and isolation on species richness: evidence from biogeographic patterns. *Oecologia*, 75: 132-140.
- Ramamoorthy, T.P. , R. Bye, A. Lot y J. E. Fa (eds.) 1993. *The biological diversity in Mexico, origins and distributions*. Oxford University Press, Oxford.

- Ramírez-Pulido, J. y A. Castro-Campillo. 1993. Diversidad mastozoológica en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, Volumen Especial (XLIV)*: 413-427.
- Rapoport, E. H. 1975. *Areografía: estrategia geográfica de las especies*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Rapoport, E. H. 1982. *Areography*. Pergamon Press, Oxford. Inglaterra.
- Rice, W. R. 1988. Analyzing tables of statical tests. *Evolution*, 43: 223-225.
- Ricklefs, R. E y D. Schluter 1993. Species diversity: regional and historical influences. Pp. 350-364 *in*: *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives* (R. E. Ricklefs y D. Schluter eds.). The University of Chicago Press, Chicago.
- Rohde, K. 1997. The larger area of the tropic does not explain latitudinal gradients in species diversity. *Oikos*, 79: 169-172.
- Rosenzweig, M. L. 1992. Species diversity gradients: we know more and less than we thought. *Journal of Mammalogy*, 73: 715-730.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ruggiero, A. 1994. Latitudinal correlates of the sizes of mammalian geographical ranges in South America. *Journal of Biogeography*, 21: 545-559.
- Ruggiero, A. y J. Lawton 1998. Are there latitudinal and altitudinal Rapoport effects in the geographic ranges of Andean passerine birds? *Biological Journal of the Linnean Society*, 63: 283-304.
- Rzedowski, J. 1991a. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana*, 14: 3-21
- Rzedowski, J. 1991b. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana*, 15: 47-64.

- Santos-del Prado Gasca, K. 1996. Diversidad y conservación de mamíferos en México: un enfoque taxonómico y filogenético. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Sarukhán, J., J. Soberón y J. Larson-Guerra. 1996. Biological conservation in a high beta-diversity country. Pp. 246-263 *in*: Biodiversity, science and development: toward a new partnership (F. di Castri y T. Younes eds.).
- Schluter, D. y R. Ricklefs. 1993. Species diversity: An introduction to the problem. Pp. 1-12 *in*: Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives (R. E. Ricklefs y D. Schluter eds.). The University of Chicago Press, Chicago.
- Schmidly, D. J. 1974. Factors governing the distribution of mammals in the Chihuahuan Desert Region. Transactions of the Symposium on the biological resources of the Chihuahuan Desert Region United States and Mexico. U.S. Department of the Interior National Park Service.
- Shmida, A. y M. V. Wilson. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12: 1-20.
- Simberloff, D. 1983. Biogeography: The unification and maturation of a science. Pp. 411-473 *in*: Perspectives in Ornithology. (A. H. Brush y G.H. Clark eds.) Cambridge University Press.
- Simpson, G. G. 1964. Species density of North American recent mammals. *Systematic Zoology*, 13: 57-73.
- Smith, H. 1979. Depicting the geographic range of various species of flora and fauna using computer graphics. *DIGIT*, 14: 3-5.
- Smith, F. D. M., R. M. May y P. H. Harvey. 1994. Geographical ranges of Australian mammals. *Journal of Animal Ecology*, 63: 441-450.
- Stevens, G. C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist*, 133: 240-256
- Toledo, V. M. 1988. La diversidad biológica de México. *Ciencia y Desarrollo*, 81: 17-30.

- Toledo, V. M. 1994. La diversidad biológica de México. Nuevos retos para la investigación de los noventas. *Revista Ciencias*, 34: 43-59.
- Toledo, V. and Ordoñez, M. J. 1993. The biodiversity of Mexico: a review of terrestrial habitats. Pp. 757-777 in: *Biological diversity of Mexico. Origins and distribution* (T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, and J. Fa eds.). Oxford University Press. N.Y. pp.
- Vane-Wright, R. Y., C. J. Humphries, P. H. Williams. 1991. What to protect? Systematic and the agony of choice *Biol. Conserv.*, 55: 235-254.
- Westoby, M. 1993. Biodiversity in Australia compared with other continents. Pp 170-177 in: *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives* (R. E. Ricklefs y D. Schluter eds.). The University of Chicago Press, Chicago.
- Whittaker, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. - *Ecological Monographs* 30: 279-338.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21: 213-251.
- Whittaker, R. H. 1977. Evolution of species diversity in land-plant communities. *Evolutionary Biology*, 10: 1-67.
- Wiens, J. A. 1989. *The ecology of birds communities. Vol I.* Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Williams, P. H. 1996. Mapping variation in the strength and breadth of biogeographic transition zones using species turnover. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 256: 579-588.
- Williams, P. H., C. J. Humphries, K. J. Gaston. 1994. Centres of seed plants diversity: the family way. *Proc. R. Soc. London. B*, 256: 60-70.
- Willig, M. R. y K. W. Selcer. 1989. Bats species density gradients in the New World: a statical assessment. *Journal of Biogeography*, 16:189-195.
- Willig, M. R. y M. R. Gannon. 1997. Gradients of species density and turnover in marsupials: a hemispheric perspective. *Journal of Mammalogy*, 78, 756-765.

- Willig, M. R. y E. A. Sandlin. 1991. Gradients of species density and species turnover in New World bats: a comparison of quadrat and band methodologies. Pp.81-96 *in*: Latin American Mammalogy: History, Diversity and Conservation (M. Mares y D. Schidly eds.). University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Wilson, D. E. y D. A. Reeder (eds.). 1993. Mammals species of the world. A taxonomic and geographic reference. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Wilson, J. W. III. 1974. Analytical zoogeography of North American mammals. *Evolution*, 28: 124-140.
- Wilson, M. B y A. Shmida. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology*, 72:1055-1064.
- Wolf, J. H. D. 1993. Diversity patterns and biomass of epiphytic bryophytes and lichens along an altitudinal gradient in the Northern Andes. - *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 928-960.
- Worthen, W. B. 1996. Community composition and nested-subset analyses: basic descriptors for community ecology. *Oikos*, 76: 417-426.
- Wright, D. H. y J. H. Reeves. 1992. On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia*, 92: 416-428.

ANEXO

LISTA DE ESPECIES DE MAMIFEROS DE MEXICO UTILIZADAS EN EL ANALISIS. Las especies que aparecen con un asterisco fueron excluida por ser endémicas a las islas.

ORDER DIDELPHIMORPHIA

Caluromys derbianus
Chironectes minimus
Didelphis marsupialis
Didelphis virginiana
Marmosa canescens
Marmosa mexicana
Metachirus nudicaudatus
Philander opossum

ORDER XENARTHRA

Cabassous centralis
Dasypus novemcinctus
Cyclopes didactylus
Tamandua mexicana

ORDER INSECTIVORA

Cryptotis goldmani
Cryptotis goodwini
Cryptotis magna
Cryptotis mexicana
Cryptotis nigrescens
Cryptotis parva
Megasorex gigas
Notiosorex crawfordi
Sorex arizonae
Sorex emarginatus
Sorex macrodon
Sorex milleri
Sorex monticolus
Sorex oreopolus
Sorex ornatus
Sorex saussurei
Sorex sclateri
Sorex stizodon
Sorex ventralis
Sorex veraepacis
Scalopus aquaticus
Scapanus latimanus

ORDER CHIROPTERA

Balantiopteryx io
Balantiopteryx plicata
Centronycteris maximiliani
Diclidurus albus
Peropteryx kappleri
Peropteryx macrotis
Rhynchonycteris naso
Saccopteryx bilineata
Saccopteryx leptura
Eumops auripendulus
Eumops bonariensis

Eumops glaucinus
Eumops hansae
Eumops perotis
Eumops underwoodi
Molossops greenhalli
Molossus ater
Molossus aztecus
Molossus bondae
Molossus coibensis
Molossus molossus
Molossus sinaloae
Nyctinomops aurispinosus
Nyctinomops femorosaccus
Nyctinomops laticaudatus
Nyctinomops macrotis
Promops centralis
Tadarida brasiliensis
Mormoops megalophylla
Pteronotus davyi
Pteronotus gymnonotus
Pteronotus parnellii
Pteronotus personatus
Natalus stramineus
Noctilio albiventris
Noctilio leporinus
Desmodus rotundus
Diaemus youngi
Diphylla ecaudata
Macrotus californicus
Macrotus waterhousii
Micronycteris brachyotis
Micronycteris microtis
Micronycteris schmidtorum
Micronycteris sylvestris
Anoura geoffroyi
Artibeus hirsutus
Artibeus intermedius
Artibeus jamaicensis
Artibeus lituratus
Carollia brevicauda
Carollia perspicillata
Carollia subrufa
Centurio senex
Chiroderma salvini
Chiroderma villosum
Choeroniscus godmani
Choeronycteris mexicana
Dermanura azteca
Dermanura hartii

Dermanura phaeotis
Dermanura tolteca
Dermanura watsoni
Glossophaga commissarisi
Glossophaga leachii
Glossophaga morenoi
Glossophaga soricina
Hylonycteris underwoodi
Leptonycteris curasoae
Leptonycteris nivalis
Lichonycteris obscura
Lonchorhina aurita
Macrophyllum macrophyllum
Mimon bennettii
Mimon crenulatum
Musonycteris harrisoni
Phyllostomus discolor
Phyllostomus stenops
Platyrrhinus helleri
Sturnira liliium
Sturnira ludovici
Tonatia saurophila
Tonatia brasiliense
Tonatia evotis
Uroderma bilobatum
Uroderma magnirostrum
Vampyressa pusilla
Vampyrodes caraccioli
Chrotopterus auritus
Trachops cirrhosus
Vampyrum spectrum
Thyroptera tricolor
Antrozous pallidus
Bauerus dubiaquercus
Eptesicus brasiliensis
Eptesicus furinalis
Eptesicus fuscus
Euderma maculatum
Idionycteris phyllotis
Lasionycteris noctivagans
Lasiurus blossevillii
Lasiurus borealis
Lasiurus cinereus
Lasiurus ega
Lasiurus intermedius
Lasiurus xanthinus
Myotis albescens
Myotis auriculacea
Myotis californica
Myotis carteri
Myotis ciliolabrum
Myotis elegans
Myotis evotis
*Myotis findleyi**
Myotis fortidens
Myotis keaysi

Myotis lucifuga
Myotis milleri
Myotis nigricans
Myotis peninsularis
Myotis planiceps
Myotis thysanodes
Myotis velifera
Myotis vivesi
Myotis volans
Myotis yumanensis
Nycticeius humeralis
Pipistrellus hesperus
Pipistrellus subflavus
Plecotus mexicanus
Plecotus townsendii
Rhogeessa aeneus
Rhogeessa alleni
Rhogeessa genowaysi
Rhogeessa gracilis
Rhogeessa mira
Rhogeessa parvula
Rhogeessa tumida
ORDER PRIMATES
Alouatta palliata
Alouatta pigra
Ateles geoffroyi
ORDER CARNIVORA
Canis latrans
Canis lupus
Urocyon cinereoargenteus
Vulpes velox
Herpailurus yagouaroundi
Leopardus pardalis
Leopardus wiedii
Lynx rufus
Puma concolor
Panthera onca
Enhydra lutris
Lontra canadensis
Lontra longicaudis
Conepatus leuconotus
Conepatus mesoleucus
Conepatus semistriatus
Eira barbara
Galictis vittata
Mephitis macroura
Mephitis mephitis
Spilogale putorius
Spilogale pygmaea
Mustela frenata
Taxidea taxus
Potos flavus
Bassariscus astutus
Bassariscus sumichrasti
Nasua narica
*Procyon insularis**

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

Procyon lotor
*Procyon pygmaeus**
Ursus arctos
Ursus americanus
ORDER PERISSODACTYLA
Tapirus bairdii
ORDER ARTIODACTYLA
Antilocapra americana
Bison bison
Ammotragus lervia
Ovis canadensis
Cervus elaphus
Mazama americana
Odocoileus hemionus
Odocoileus virginianus
Sus scrofa
Tayassu tajacu
Tayassu pecari
ORDER RODENTIA
Agouti paca
Dasyprocta mexicana
Dasyprocta punctata
Erethizon dorsatum
Sphiggurus mexicanus
Castor canadensis
Cratogeomys castanops
Cratogeomys fumosus
Cratogeomys goldmani
Cratogeomys gymnurus
Cratogeomys merriami
Cratogeomys neglectus
Cratogeomys tylosinus
Cratogeomys zinseri
Geomys arenarius
Geomys personatus
Geomys tropicalis
Orthogeomys cuniculus
Orthogeomys grandis
Orthogeomys hispidus
Orthogeomys lanus
Pappogeomys alcorni
Pappogeomys bulleri
Thomomys bottae
Thomomys umbrinus
Zygozomys trichopus
Dipodomys agilis
Dipodomys compactus
Dipodomys deserti
Dipodomys gravipes
*Dipodomys insularis**
*Dipodomys margaritae**
Dipodomys merriami
Dipodomys nelsoni
Dipodomys ordii
Dipodomys phillipsii

Dipodomys spectabilis
Heteromys desmarestianus
Heteromys gauderi
Heteromys goldmani
Heteromys nelsoni
Liomys irroratus
Liomys pictus
Liomys salvini
Liomys spectabilis
*Chaetodipus anthonyi**
Chaetodipus arenarius
Chaetodipus artus
Chaetodipus baileyi
Chaetodipus californicus
Chaetodipus dalquesti
Chaetodipus fallax
Chaetodipus formosus
Chaetodipus goldmani
Chaetodipus hispidus
Chaetodipus intermedius
Chaetodipus lineatus
Chaetodipus nelsoni
Chaetodipus penicillatus
Chaetodipus pernix
Chaetodipus spinatus
Perognathus amplus
Perognathus flavescens
Perognathus longimembris
Perognathus merriami
Microtus californicus
Microtus guatemalensis
Microtus mexicanus
Microtus oaxacensis
Microtus pennsylvanicus
Microtus quasiater
Microtus umbrosus
Ondatra zibethicus
Baiomys musculus
Baiomys taylori
Habromys chinanteco
Habromys lepturus
Habromys lophurus
Habromys simulatus
Hodomys allen
Megadontomys cryophilus
Megadontomys nelsoni
Megadontomys thomasi
Nelsonia goldmani
Nelsonia neotomodon
Neotoma albigula
Neotoma angustapalata
*Neotoma anthonyi**
*Neotoma bryanti**
*Neotoma bunkerii**

Neotoma devia
Neotoma fuscipes
Neotoma goldmani
Neotoma lepida
*Neotoma martinensis**
Neotoma mexicana
Neotoma micropus
Neotoma nelsoni
Neotoma palatina
Neotoma phenax
*Neotoma varia**
Neotomodon alstoni
Nyctomys sumichrasti
Oligoryzomys fulvescens
Onychomys arenicola
Onychomys leucogaster
Onychomys torridus
Oryzomys alfaroi
Oryzomys couesi
Oryzomys chapmani
Oryzomys melanotis
*Oryzomys nelsoni**
Oryzomys palustris
Osgoodomys banderanus
Otonyctomys hatti
Ototylomys phyllotis
Peromyscus aztecus
Peromyscus beatae
Peromyscus boylii
Peromyscus bullatus
Peromyscus californicus
*Peromyscus caniceps**
Peromyscus crinitus
*Peromyscus dickeyi**
Peromyscus difficilis
Peromyscus eremicus
Peromyscus eva
Peromyscus furvus
Peromyscus gratus
*Peromyscus guardia**
Peromyscus guatemalensis
Peromyscus gymnotis
Peromyscus hooperi
*Peromyscus interparietalis**
Peromyscus levipes
Peromyscus leucopus
*Peromyscus madrensis**
Peromyscus maniculatus
Peromyscus megalops
Peromyscus mekisturus
Peromyscus melanocarpus
Peromyscus melanophrys
Peromyscus melanotis
Peromyscus melanurus

Peromyscus merriami
Peromyscus mexicanus
Peromyscus nasutus
Peromyscus ochraventer
Peromyscus pectoralis
*Peromyscus pembertoni**
Peromyscus perfulvus
Peromyscus polius
*Peromyscus pseudocrinitus**
*Peromyscus sejugis**
Peromyscus simulus
*Peromyscus slevini**
Peromyscus spicilegus
*Peromyscus stephani**
Peromyscus truei
Peromyscus winkelmanni
Peromyscus yucatanicus
Peromyscus zarhynchus
Reithrodontomys burti
Reithrodontomys chrysopsis
Reithrodontomys fulvescens
Reithrodontomys gracilis
Reithrodontomys hirsutus
Reithrodontomys megalotis
Reithrodontomys mexicanus
Reithrodontomys microdon
Reithrodontomys montanus
*Reithrodontomys spectabilis**
Reithrodontomys sumichrasti
Reithrodontomys tenuirostris
Reithrodontomys zacatecae
Rheomys mexicanus
Rheomys thomasi
Scotinomys teguina
Sigmodon alleni
Sigmodon arizonae
Sigmodon fulviventor
Sigmodon hispidus
Sigmodon leucotis
Sigmodon mascotensis
Sigmodon ochrognathus
Tylomys bullaris
Tylomys nudicaudus
Tylomys tumbalensis
Xenomys nelsoni
Myocastor coypus
Glaucomys volans
Ammospermophilus harrisii
*Ammospermophilus insularis**
Ammospermophilus interpres
Ammospermophilus leucurus
Cynomys ludovicianus
Cynomys mexicanus
Sciurus aberti
Sciurus alleni

Sciurus arizonensis
Sciurus aureogaster
Sciurus colliaei
Sciurus deppei
Sciurus griseus
Sciurus nayaritensis
Sciurus niger
Sciurus oculatus Peters
Sciurus variegatoides
Sciurus yucatanensis
Spermophilus adocetus
Spermophilus annulatus
Spermophilus atricapillus
Spermophilus beecheyi
Spermophilus madrensis
Spermophilus mexicanus
Spermophilus perotensis
Spermophilus pilosoma
Spermophilus tereticaudus
Spermophilus variegatus
Tamias bulleri
Tamias dorsalis
Tamias durangae
Tamias merriami
Tamias obscurus
Tamiasciurus mearnsi

ORDER LAGOMORPHA

Lepus alleni
Lepus californicus
Lepus callotis
Lepus flavigularis
*Lepus insularis**
Romerolagus diazi
Sylvilagus audubonii
Sylvilagus bachmani
Sylvilagus brasiliensis
Sylvilagus cunicularius
Sylvilagus floridanus
*Sylvilagus graysoni**
Sylvilagus insonus
*Sylvilagus mansuetus**

AGRADECIMIENTOS

A Gerardo Ceballos, director de la tesis, por el apoyo y asesoría para la realización de este trabajo. También le agradezco la oportunidad de integrarme al laboratorio de Ecología de Mamíferos, donde colaboré en interesantes proyectos.

A Héctor Arita, en la práctica co-director de la tesis. Como parte del proyecto Escalas y Biodiversidad bajo su dirección, se elaboró la base de datos. Las discusiones con sus estudiantes en los seminarios de los viernes también fueron muy útiles para el desarrollo de este trabajo.

A Cristina Mourelle y Patricia Balvanera por las largas conversaciones y discusiones sobre diversidad beta y de muchos otros temas no tan académicos.

A Jorge Soberón, también por las innumerables y enriquecedoras conversaciones y discusiones, antiguas y recientes acerca de la diversidad beta.

A los integrantes del comité tutorial: Gerardo Ceballos, Oscar Sánchez, Oscar Flores y Héctor Arita, por las revisiones, sugerencias y contribuciones que ayudaron a dar forma a este trabajo.

A los integrantes del comité de sinodales: Rodolfo Dirzo, Exequiel Ezcurra, Jorge Soberón, Oscar Flores, Patricia Balvanera y Héctor Arita, quienes criticaron constructivamente varias versiones de la tesis.

A Astrid Frish, Fernanda Figueroa, Karina Santos del Prado. Con ellas realizamos el enorme trabajo de revisión de la literatura y la elaboración de la base de datos.

Los programas para analizar los datos fueron elaborados por Andrés Silberman. El apoyo logístico de Andrés y Nora fue muy valiosos en etapas críticas del proceso de elaboración de mi tesis.

A mis compañeros del laboratorio, por su amistad y camaradería: David Valenzuela, Cuauhtemoc, Chucho, Angeles, Iván Castro, Lupita Tellez, Ella Vázquez, Gisele, Jorge Uribe y Jorge Ortega.

A mis amigas las doctoras, Roxana Torres, Cristina Mourelle, Ella Vazquez, Liz Izquierdo y Meli. Todas han sido un ejemplo para mí. También a Tere Bosques, amiga y compañera de trabajo en la CONABIO.

A Magdalena Rangel (Male) por su valiosa ayuda en el cuidado de mis hijos.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, en particular al Instituto de Ecología. El Laboratorio de Ecología de Mamíferos (hoy Laboratorio de Manejo y Conservación de Vertebrados) me brindó innumerables facilidades durante gran parte del trabajo.

A la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Financió la elaboración de la base de datos a través del Proyecto Escalas y Diversidad.

Muy especialmente quiero agradecer a la Fundación Carlos Tarriba Unger: sin su cariño y apoyo incondicional de todo tipo durante estos años, la realización de este trabajo habría sido absolutamente imposible.