



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Predicción de la relación especies-área para
distribuciones aleatorias

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
B I Ó L O G A
P R E S E N T A:
PAULINA TREJO BAROCIO

Director de Tesis:
Héctor Takeshi Arita Watanabe

2006





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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 mis abuelas

A Sofí, Gaby y Clemen

Agradeciendo

A la U.N.A.M.

Al Laboratorio de Macroecología, Instituto de Ecología, U.N.A.M.

A Héctor T. Arita Watanabe, de grandes ideas.

A todo el comité que reviso este trabajo, Dra. Ella G. Vázquez Domínguez, Dr. Enrique Martínez Meyer, Dr. Ernesto V. Vega Peña y Dr. David Salasde León.

Cada uno sabe el tiempo, cariño e interés que me dieron y le dieron a este trabajo, no es necesario mencionar el por qué les agradezco con muchísimo cariño, de la manera más sincera e infinita:

B, Coca, Fabricio, Familia, Gizeh, Gerardo Rodríguez, Green, Huevo (Rodrigo Márquez), Hurón, MaCri, Marianita, Natalia, Valenka, Yoko Bx, banda bióloga, futbolera, cafetlanera, madrileña y de facultad.

Y toda persona que ha pasado por mi vida y me ayudó a llegar a este instante.

“nadie se escapa del azar y su destino”

Anónimo

ÍNDICE

Resumen	1
Introducción	3
Modelos	12
Marco Conceptual General	12
Modelo unidimensional	15
Modelo 1.1	19
Modelo 1.2	24
Modelo bidimensional	29
Modelo 2.1	32
Modelo 2.2	37
Discusión y conclusiones	42
Apéndice	48
Referencias	49

RESUMEN

Los modelos nulos son una herramienta que se utiliza para encontrar evidencia indirecta sobre la existencia de diversos procesos ecológicos. Cuando las observaciones no concuerdan con el modelo nulo entonces se analiza la posibilidad de que exista algún proceso que este afectando el patrón en observación.

De esta manera los modelos nulos son utilizados para entender los patrones de distribución de las especies. Si los resultados de los modelos nulos se parecen al patrón de distribución observado, la lógica es que no hay un proceso que afecte a dicho patrón; de no ser así y presentar resultados diferentes a los observados, entonces se consideran los factores que puedan estar influyendo de alguna manera la distribución de las especies, bióticos u abióticos.

En este trabajo se desarrollaron cuatro modelos, con el propósito de observar el comportamiento del número de especies, en la relación especies área (la cual establece que hay una disminución del número de especies al reducirse el área), utilizando modelos nulos (los cuales excluyen todo factor biológico) como el modelo del dominio medio (que predice un pico de la distribución de las especies en el centro del dominio) y trabajando con la distribución de las especies en una y dos dimensiones.

Es importante entender los mecanismos generadores de los patrones observados, por esto se utilizó la relación especies-área que es uno de los pilares del estudio de los patrones en la diversidad de especies y se generó trabajo teórico al respecto que es parte esencial para entender esos mecanismos generadores.

Con la utilización de los modelos nulos se obtuvo un modelo conceptual que sirve de comparación con los datos reales, en este caso se emplea uno de los modelos nulos más utilizados en el análisis de patrones sobre la diversidad y distribución de las especies, el modelo del dominio medio.

Se desarrollaron cuatro modelos, dos variantes unidimensionales y dos bidimensionales, analizando así el cambio en la probabilidad de encontrar especies dentro del dominio al cambiar el número de dimensiones. La distribución

de las especies en el mundo real se da en más de una dimensión y por lo tanto esta es una variable importante de estudio.

Se utilizaron dos propuestas metodológicas que trabajaron de diferente forma el cambio de escala, observando el efecto que esto tiene en el número de especies, y como determina esto la relación especies-área.

En los cuatro modelos los resultados concuerdan con la teoría: hay una disminución del número de especies al reducirse el área. Los datos no se ajustan en algunos casos a las ecuaciones mas utilizadas para la relación especies-área. Al disminuir el área o extensión hacia el centro de dominio de una manera constante la disminución en la probabilidad de encontrar especies también lo es. Al acercarse la reducción del área o extensión a un punto de área cero, la diversidad regional de punto promedio es igual a el promedio del tamaño de las áreas de distribución aleatorias, $1/3$ para el modelo unidimensional y $1/9$ para el modelo bidimensional.

Este trabajo tiene implicaciones para la biología de la conservación para predecir cambios en la diversidad de especies bajo escenarios donde hay una pérdida de hábitat, para el diseño estrategias para la conservación de la diversidad biológica dentro de reservas geográficamente limitadas y ecosistemas fragmentados, y para ampliar el conocimiento en la ecología de comunidades.

INTRODUCCIÓN

En las dos décadas anteriores se realizaron una serie de estudios que documentan patrones espaciales a grandes escalas de la biodiversidad, buscando su explicación y explorando sus implicaciones. Esto es reflejo de la preocupación que existe por el futuro de la biodiversidad, de la necesidad que existe de determinar su estado actual para predecir su respuesta al cambio ambiental global y para identificar los esquemas más efectivos para su conservación *in situ* y su uso sustentable (Gaston, 2000).

Se han explorado una serie de patrones globales de la variación espacial de la diversidad. Esto incluye estudios en lugares que tienen diferente diversidad de especies (por ejemplo comparaciones entre regiones biogeográficas), la variación con la escala espacial (por ejemplo, la relación especies-área y la relación entre la riqueza local y regional) y la variación a lo largo de gradientes en el espacio o en condiciones ambientales (por ejemplo latitud, longitud, altitud, profundidad, penínsulas, costas, aislamiento, productividad/ energía y aridez) (Gaston, 2000).

El interés en la variación espacial a grandes escalas de la biodiversidad se ha enfocado en cuatro áreas particulares: gradientes latitudinales en la riqueza de especies, relaciones especies-energía, relaciones entre la riqueza local y regional, y la relación taxonómica en la riqueza de especies.

No hay un único mecanismo que explique por completo un patrón dado. Los patrones observados pueden variar con la escala espacial (Gaston, 2000).

Relación especies-área

La relación especies-área es uno de los pilares del estudio de los patrones en la diversidad de especies (Connor & McCoy, 1979; Rosenzweig, 1995; Durrett & Levin, 1996; Ney-Nifle & Mangel, 1999; Lomolino, 2000). Esta relación indica que se puede encontrar un mayor número de especies si se tiene un área de mayor tamaño (Rosenzweig, 1995). La curva especies-área originalmente surgió para describir un incremento en el número de especies encontradas en relación al incremento del área muestreada (Tjorve, 2003). Cualquier relación entre el área y la riqueza de especies es, por definición, una curva especies-área (Scheiner, 2004).

Respecto a la relación especies-área han surgido diferentes ideas. En 1921, Arrhenius adaptó la ecuación alométrica, usada para el escalamiento del proceso metabólico y morfológico, para describir la relación especies-área. La ecuación mas comúnmente referida como función potencia se expresa como:

$$S = cA^z \quad (1)$$

Donde S es el número de especies, c es una constante de proporcionalidad, A es el área y z representa la pendiente (Brown & Lomolino, 1998). La pendiente es igual a la potencia a la que está elevada la variable independiente. La pendiente de la curva especies-área es una manera de medir el recambio de especies, usualmente llamado diversidad beta (Scheiner, 2004). Un mayor valor de z corresponde a una mayor acumulación de especies dado un incremento del área. Esto indica una mayor tasa de recambio de especies entre los sitios que componen el área de mayor tamaño (Arita & Rodríguez, 2002).

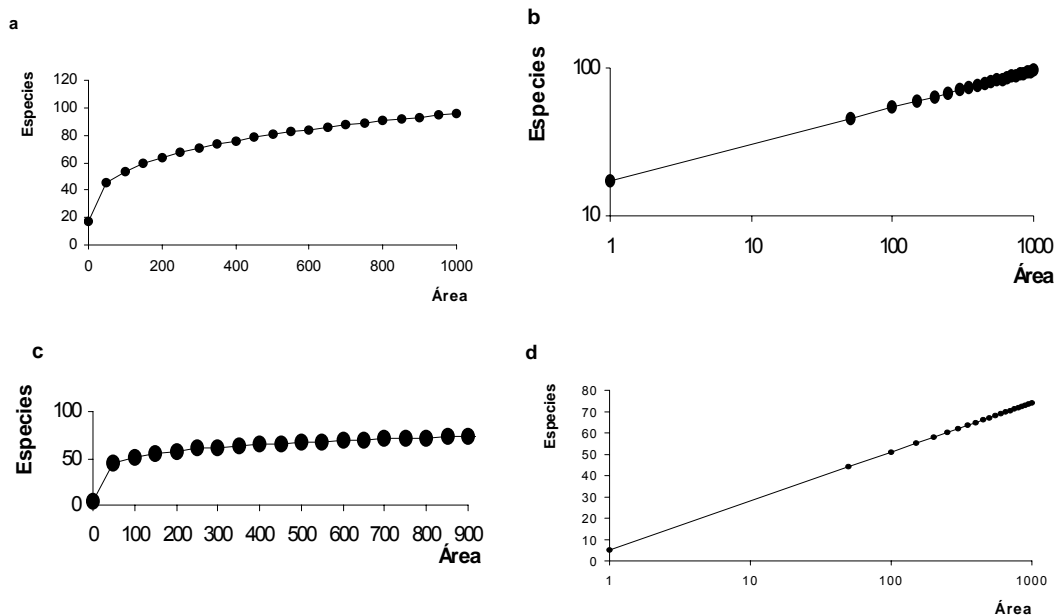


Figura 1. a) Función potencial especies vs. área de acuerdo a la ecuación (1). b) Transformación log-log de la ecuación (1). c) Distribución exponencial de especies vs. área de acuerdo a la ecuación (3). d) Distribución exponencial linealizada mediante una transformación semi-log.

La ecuación (1) muestra una relación especies- área potencial (Fig. 1a).

La transformación logarítmica de la ecuación (1) produce dependencia lineal de las especies con el área:

$$\log S = Z \log A + \log c \quad (2)$$

(Arita & Rodríguez, 2002), (Fig.1b).

En la función potencia, la pendiente (z) se mantiene constante, entonces la diversidad beta no cambia con la escala. El hecho de que exista una invarianza de escala quiere decir que hay un arreglo autosemejante a diferentes escalas de análisis. El cambio en escala no modifica el comportamiento estadístico básico (Solé *et al.*, 1999).

Una relación especies área potencia implica autosimilaridad de los patrones de escalamiento de la riqueza de especies.

Por otro lado, Gleason en 1922 modificó la ecuación de Arrhenius (1921) y propuso una función exponencial (Brown & Lomolino, 1998) en lugar de una

función potencial. Usó la siguiente fórmula para estudiar la relación especies-área en comunidades vegetales:

$$S = d + k \log(A) \quad (3)$$

donde d representa la intersección, k representa la pendiente, S es el número de especies y A es el área (Brown & Lomolino, 1998). Esta función es comúnmente referida como función exponencial (Fig.1c). Se convierte en una función lineal mediante una transformación semi-log (Fig. 1d)

Las funciones potencia y exponencial son los modelos mejor conocidos y más frecuentemente aplicados a datos de especies-área. Ambas curvas son convexas pero no asintóticas (Tjorve, 2003).

Estas funciones han dominado la literatura, pero también hay otras propuestas de modelos especies-área que explican datos empíricos. Tjorve (2003) expone varios modelos alternativos y Scheiner (2003) presenta una clasificación de las curvas especies-área en seis tipos basados en los patrones de muestreo y cómo se combinan los datos para formar las curvas (Scheiner, 2004).

En los trabajos sobre la relación especies-área que utilizan datos empíricos, los ecólogos han detectado, a lo largo de la historia y antes que cualquier otro patrón de diversidad, que se encuentran más especies si se muestrea una mayor área. Al respecto se han desarrollado varios trabajos, entre los cuales esta el de Williams (1943) quien detectó tres patrones; curvas especies-área entre pequeños fragmentos de biotas particulares, curvas especies-área entre grandes fragmentos de biotas particulares y curvas especies-área entre áreas que han tenido historias evolutivas separadas. Posteriormente se diferenció un patrón más; la curva especies-área entre islas de un archipiélago. Williams reconoció, al igual que otros investigadores, que las diversas curvas especies-área son producto de diferentes procesos (Rosenzweig, 1995). Los trabajos descritos representan un avance importante en el conocimiento sobre la relación especies-área.

Modelos Nulos

Para el estudio de la relación especies-área se han utilizado como base diversas ecuaciones y han surgido diferentes trabajos al respecto, de igual forma se han empleado diferentes herramientas. Entre éstas se encuentran los modelos nulos.

El término “modelos nulos” fue aparentemente acuñado por Robert K. Colwell y David W. Winkler en 1984. Los modelos nulos tienen una larga historia en la comunidad ecológica y biogeográfica (Gotelli & Graves, 1996) y son utilizados como una herramienta analítica (Gotelli, 2001). Gotelli y Graves (1996) proponen que un modelo nulo es un generador de patrones basado en la aleatorización de datos ecológicos de una muestra aleatoria de una distribución conocida o inventada. El modelo nulo es diseñado con respecto a algunos procesos ecológicos o evolutivos de interés. Algunos elementos de los datos se mantienen constantes, y a otros se les permite una variación estocástica para crear un nuevo conjunto de patrones. La aleatorización es diseñada para producir un patrón que pueda ser esperado en la ausencia de un mecanismo ecológico particular (Gotelli & Graves, 1996).

En ecología un modelo nulo formaliza una hipótesis nula: “Una hipótesis nula contempla la posibilidad de que nada suceda, que el proceso no ocurra, o que un cambio no sea producido por la variable de interés. Las hipótesis nulas son puntos de referencia con los cuales deben ser contrastadas otras alternativas” (Strong, 1980). Los modelos nulos predicen un patrón en la ausencia de gradientes ambientales (Colwell *et al.*, 2004; Rahbek, 2005). Deliberadamente excluyen algún factor o mecanismo de interés, proveyendo una base para la comparación con los datos reales (Harvey *et al.*, 1983; Colwell & Winkler, 1984; Gotelli & Graves, 1996; Gotelli, 2001). En cambio, los modelos predictivos predicen efectos con la presencia de los mecanismos de interés; ambos modelos proveen predicciones en términos del número de especies encontradas para ser comparado con el número de especies observadas (Rahbek, 2005).

Modelo del dominio medio

Uno de los modelos nulos más utilizados en el análisis de patrones sobre la diversidad y distribución de las especies, es el modelo de dominio medio. Los modelos de dominio medio analizan patrones continentales de la riqueza de especies, donde las áreas de distribución de las especies se sobreponen aleatoriamente (Colwell & Hurtt, 1994; Colwell & Lees, 2000; Zapata *et al.*, 2003; Colwell *et al.*, 2004; Pimm & Brown, 2004).

La delimitación del dominio tiene efectos sobre la riqueza y distribución de las especies, uno de ellos es la formación de un efecto de borde, lo que significa que se encuentran menos especies cerca de los bordes o límites del dominio que en el centro o parte media (Ney-Nifle & Mangel, 1999; McCain, 2003). El arreglo al azar de las distribuciones geográficas de las especies en un mapa delimitado, libre de gradientes ambientales, produce un pico en la riqueza de las especies cerca del centro, conocido como “efecto de dominio medio”, por la sobreposición en mayor medida de las áreas de distribución en el centro del dominio (Colwell & Hurtt, 1994; Colwell & Lees, 2000; Colwell *et al.*, 2004; Jetz & Rahbek, 2001), en una o dos dimensiones. De esta manera, en dos dimensiones, si los polígonos que representan las áreas de distribución de las especies están colocadas al azar dentro de un área delimitada, se produce un máximo en la riqueza de especies en el centro del área (Ney-Nifle & Mangel, 1999; Bokma *et al.*, 2001; Jetz & Rahbek, 2001, 2002; Diniz-Filho *et al.*, 2002; Laurie & Silander, 2002). Estos modelos se ajustan a una curva parabólica de la riqueza de especies en función del área.

En la Fig. 2 se representa la probabilidad de ocurrencia ($p = 2x - 2x^2$) o proporción de especies. La riqueza de especies se obtiene multiplicando (p) por el número de especies en el continente (w); el modelo unidimensional presenta un máximo para x igual a 0.5, es decir la mitad del número de especies en el centro del dominio. El modelo bidimensional presenta un máximo similar en la riqueza de especies, con un valor de 0.25 (Bokma *et al.*, 2001; Arita, 2005).

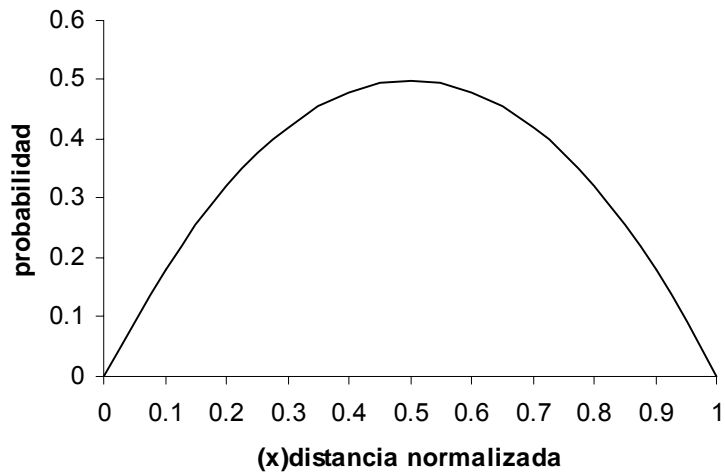


Figura 2. Distribución de probabilidad o proporción de especies en función de la distancia normalizada. Los límites del dominio (x) están dados por 0 y 1, el punto medio es 0.5.

A pesar de que el modelo del dominio medio para la riqueza de especies en escenarios geográficos restringidos ha sido controvertido (para una mayor descripción revisar Colwell *et al.*, 2004; Colwell *et al.*, 2005; Hawkins & Diniz-Filho, 2002; Hawkins *et al.*, 2005; Koleff & Gaston, 2001; Laurie & Silander, 2002; Pimm & Brown 2004; Zapata *et al.*, 2003), el modelo ha demostrado que la distribución aleatoria de las áreas de distribución de las especies dentro de límites geográficos establecidos pueden generar predicciones precisas de la riqueza de especies (Colwell & Lees, 2000). Diversos estudios han revelado su potencial para explicar los patrones de la riqueza de especies (Romdal *et al.*, 2005).

Diversidad regional de punto

En el modelo del dominio medio, al delimitarse la distribución espacial de las especies por una serie de puntos ocupados por éstas (Fjeldsa & Lovett, 1997; Webb & Gaston, 2000), la riqueza de especies en un punto está dada por el número de áreas de distribución que cruzan un punto dado dentro del dominio, este número se conoce como Diversidad regional de punto de las especies (RPSD, Regional Point Species Diversity), el cual representa el número teórico de especies que potencialmente se pueden encontrar en un punto hipotético de área cero en el continente (Leitner & Rosenzweig, 1997; Arita & Rodríguez, 2004; Ricklefs, 2004).

Con la diversidad de punto nos referimos a la medición de la diversidad en sitios de área cero y nos referimos con regional a que el valor de la diversidad es determinado completamente por patrones de la distribución de las especies a escalas mayores que las escalas locales (Arita & Rodríguez, 2004). Con este concepto se introduce la importancia de las áreas de distribución, su tamaño y las implicaciones en el modelo.

En ecología es importante entender los mecanismos generadores de los patrones observados; dentro de éstos se deben entender los patrones de diversidad y la distribución de las especies, a cualquier tipo de escala, de igual manera es importante realizar trabajo teórico que abarque estos aspectos.

En general, los patrones de distribución y abundancia de las especies son aspectos muy importantes para la ecología, proveen información de gran importancia sobre la riqueza de las especies y nos dan una mayor perspectiva sobre la probabilidad de extinción de las especies en un escenario de pérdida de hábitat, ayudándonos en el diseño de reservas y en el entendimiento de los procesos que permiten a las especies coexistir y dividirse los recursos (Harte *et al.* 1999).

La relación especies-área se ha utilizado en la biología de la conservación para predecir cambios en la diversidad de especies bajo escenarios donde hay

una pérdida de hábitat; también se ha utilizado para diseñar estrategias para la conservación de la diversidad biológica dentro de reservas geográficamente limitadas y ecosistemas fragmentados, y para ampliar el conocimiento en la ecología de comunidades (Ney-Nifle & Mangel, 1999). Las curvas especies-área se utilizan para la estimación de la diversidad de especies en un área total o pequeños fragmentos al igual que para calcular tasas de extinción, la función potencia ha sido de las propuestas más utilizadas en este tipo de estudios, es importante considerar otras alternativas y generar más estudios al respecto (Losos & Schluter, 2000).

En este trabajo se utilizaron cuatro modelos nulos basados en el modelo del dominio medio. Estos modelos son una abstracción de la realidad, donde las condiciones no son exactamente las reales, se generaron con el propósito de obtener un modelo conceptual que sirva de comparación con los datos reales, empleando uno de los modelos nulos más utilizados en el análisis de patrones sobre la diversidad y distribución de las especies.

Dado que la relación especies-área es uno de los pilares del estudio de los patrones en la diversidad de especies, siguiendo el propósito de generar un modelo comparativo dentro de los cuatro modelos propuestos, este trabajo presenta la relación especies-área para distribuciones aleatorias, observando el cambio en la riqueza de especies, consecuencia de la distribución al azar de las especies en un dominio y la reducción del área o extensión de éste.

Dentro de los cuatro modelos, se utilizaron dos modelos unidimensionales y dos bidimensionales, para así analizar el cambio en la probabilidad de encontrar especies dentro del dominio al cambiar el número de dimensiones.

Se utilizan dos metodologías diferentes para reducir la extensión o el área, ambas se proponen para observar el efecto de la escala sobre la riqueza de especies.

Objetivo General

El trabajo tiene como objetivo predecir la relación especies-área para distribuciones aleatorias.

MODELOS

Marco Conceptual General

Los modelos son una abstracción conceptual que constituye una valiosa herramienta para la comprensión de la realidad. El incluir la estocasticidad en los modelos nulos no implica que los patrones en la naturaleza sean aleatorios (Connor & Simberloff, 1986). La riqueza y distribución de las especies puede ser resultado en parte de procesos ecológicos y evolutivos y en parte consecuencia de la combinación de la probabilidad y de las restricciones geométricas dadas en la naturaleza (Bokma *et al*, 2001), por restricción geométrica nos referimos a la limitación física de la distribución de las especies.

Como no existen las condiciones referidas en los modelos presentados en este trabajo, por ello son meras suposiciones que se utilizan para seguir una base y sobre ella hacer una comparación con los datos reales. Cuando la estocasticidad no concuerda con la realidad se abre paso a otro tipo de explicaciones, como lo son las explicaciones evolutivas o ecológicas.

En el siguiente apartado se da la definición, muy particular de una serie de conceptos, fundamentales en todo el desarrollo del trabajo.

Conceptos generales importantes:

- Área de distribución. En el caso particular de este trabajo, es la distribución espacial de las especies medida en dos dimensiones, considerando los extremos o límites de dicha distribución.
- Extent. En el caso particular de este trabajo, es la extensión unidimensional de la distribución de cada una de las especies, considerando los extremos.
- Intervalo. En el caso particular de este trabajo, es un espacio dentro del dominio unidimensional delimitado por dos puntos, para el cual se estima el número de especies.
- Punto medio. Se define como la media de dos extremos.

- Diversidad beta, o tasa de recambio de especies. Es la medida del cambio en la composición de especies en gradientes temporales o espaciales (Arita & Rodríguez, 2002)

La construcción de los modelos utilizados en este trabajo, parte de tres suposiciones generales.

Suposiciones generales de los modelos:

- Los extent son lineales y las áreas de distribución presentan formas rectangulares; ambos se asumen como distribuciones continuas o uniformes en el espacio.
- La localización y el tamaño de los extent y las áreas de distribución son aleatorios.
- Los extent y las áreas de distribución se encuentran en un dominio limitado.

Una de las suposiciones más simples que se puede hacer acerca del arreglo de las especies es que se encuentran uniforme e independientemente distribuidas en el espacio. Con la suposición de una distribución uniforme de las especies, no se encuentra más variación en el espacio que la variación estadística (Ney-Nifle & Mangel, 1999); esto hace referencia a que la distribución es un conjunto continuo de puntos en el espacio y no presenta discontinuidad alguna.

En los modelos presentados en este trabajo los extent y las áreas de distribución se arreglan al azar en el espacio; biológicamente esto implica que la distribución de las especies es independiente de los gradientes ambientales (Gleason, 1922). En estos modelos no hay gradientes climáticos, físicos o biológicos (Colwell & Hurtt, 1994). La distribución de una especie es independiente de la de las demás especies y se encuentran dentro de un dominio limitado, es decir, que hay una limitación geométrica (la distribución de las especies está restringida y no puede encontrarse fuera del dominio). Esto tiene ciertas implicaciones; al delimitar el dominio de la distribución de las especies, el modelo de dominio medio predice una curva parabólica de la riqueza de especies (Colwell

& Hurtt, 1994; Colwell & Lees, 2000; Willig & Lyons, 1998; Arita, 2005). Es decir, que las áreas de distribución se superponen en mayor medida en el centro del dominio, creando un pico en la riqueza de especies (Colwell *et al.*, 2004). Debido a la restricción geométrica en los patrones de distribución de las especies, se limita la ubicación del punto medio y su relación con el tamaño del área de distribución. Especies con puntos medios cercanos a los bordes necesariamente tendrán un tamaño de distribución pequeño; de igual forma, especies con un tamaño de distribución grande deben tener su punto medio cerca del centro del dominio (Colwell & Hurtt, 1994).

Modelo unidimensional

El primer modelo que consideramos en este trabajo es un modelo unidimensional lineal, similar al modelo de la vara partida de MacArthur (1957) y el modelo binomial de Willig & Lyons (1998). Para tener una imagen clara se podría decir que es una línea, que representa un continente con un dominio (0,1), es decir que va de 0 a 1, donde las especies se representan en este dominio como líneas más pequeñas (Fig.6) (Colwell & Hurtt, 1994; Willig & Lyons, 1998; Colwell & Lees, 2000; Arita, 2005).

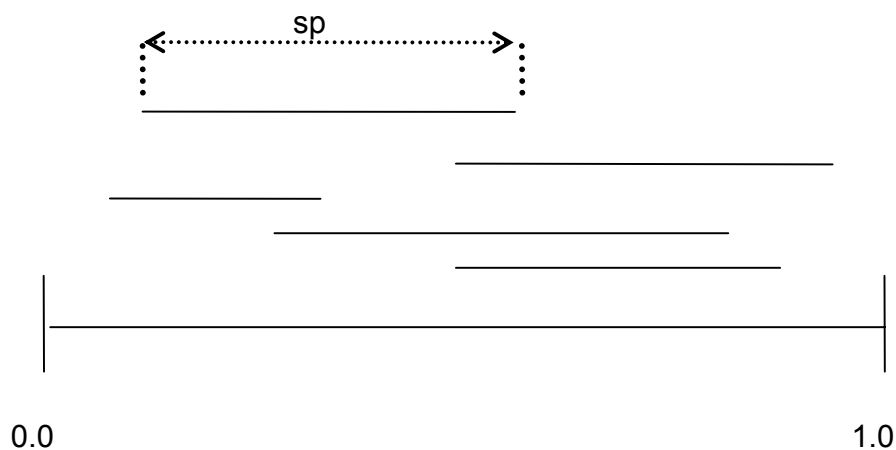


Figura 3. Distribución hipotética de las especies en un modelo unidimensional lineal. Cada línea representa una especie, dentro de un dominio (0, 1).

Las especies se encuentran dentro de los límites del dominio (0, 1) y los extents se distribuyen de manera aleatoria a lo largo del dominio (Colwell & Hurtt, 1994).

En el caso del modelo unidimensional para todo el dominio, que va de cero a uno, p es igual a 1 (Apéndice), debido a que la probabilidad de encontrar especies en todo el dominio es máxima (1). Si consideramos todo el dominio, encontraremos todas las especies, entonces $p=1$; entonces $(p)(w)=(1)(w)=w$ (Apéndice).

En el modelo binomial (suponiendo que dos puntos al azar definen los puntos extremos del extent de distribución de las especies y considerando un punto cualquiera x en el dominio) la proporción de extents para los cuales ambos puntos de sus extremos quedan antes de x , es x^2 , ya que la probabilidad de que un punto de los extremos de la distribución se encuentre antes de x es x y que el otro punto de los extremos cumpla con lo mismo también es x (Fig. 4a). Dado que son eventos independientes las probabilidades se multiplican, o sea $(x)(x)=x^2$; y la proporción de aquellos que quedan después de x es $(1-x)^2$, ya que la probabilidad de que un punto de los extremos de la distribución quede después de un punto x es el dominio completo menos x , es decir $1-x$. La probabilidad de dos puntos que cumplan esto dado que son eventos independientes es $(1-x)(1-x)=(1-x)^2$ (Fig.4b); por lo tanto la proporción que intersecta el punto x es $1-x^2-(1-x)^2=2x-2x^2$ (Fig.4c). Entonces para determinar el número de especies que intersectan un punto se utiliza la siguiente función $p = 2x - 2x^2$ (Willig & Lyons, 1998; Colwell & Lees, 2000; Arita *et al.*, 2005; Arita, 2005).

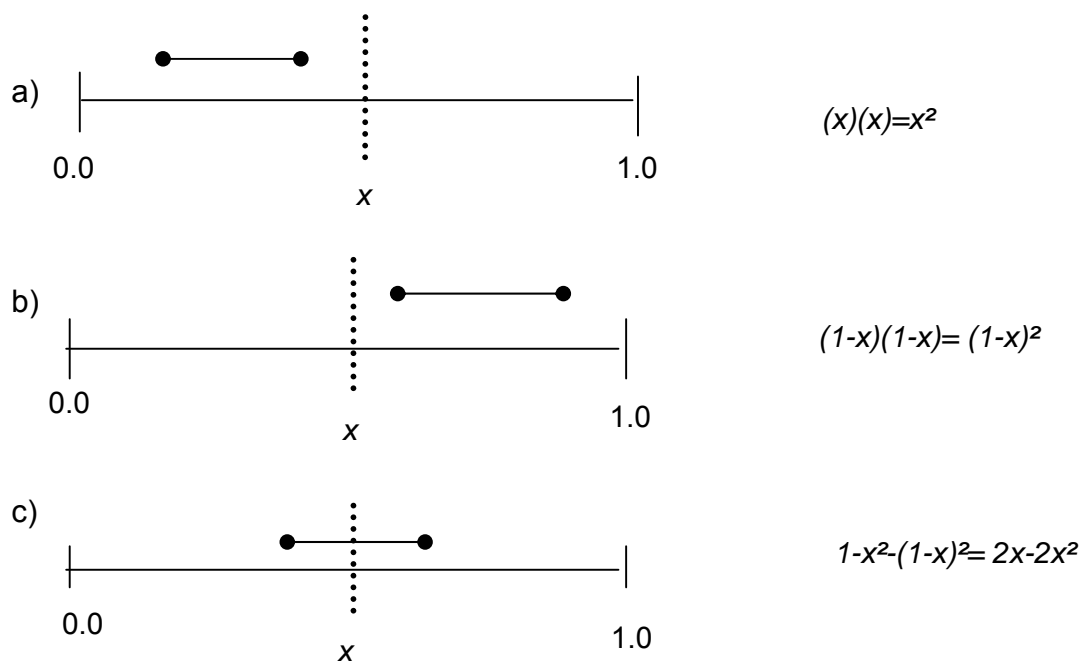


Figura 4. Distribución de una especie con relación a un punto (x) en el dominio.
a) especie cuyos puntos extremos de su extent quedan antes del punto (x) su probabilidad de ocurrencia es x^2 . b) especie cuyos puntos extremos de su extent quedan después de x , su probabilidad de ocurrencia es $(1-x)^2$ y c) especies que intersecta el punto (x), su probabilidad de ocurrencia es $p=1-x^2-(1-x)^2=2x-2x^2$.

Para conocer el número de especies que hay en un intervalo delimitado por x_1 y x_2 , al dominio se le resta el número de especies que quedan fuera de dicho intervalo (Ec.(4)); es decir, que los dos puntos que delimitan el extent de las especies que quedan fuera del intervalo son $\leq x_1$ o $\geq x_2$ (Fig.5).

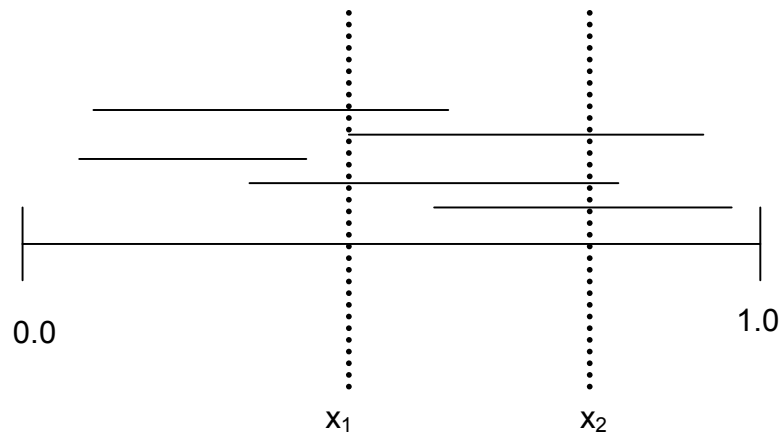


Figura 5. Intervalo delimitado por los puntos x_1 y x_2 , cada línea representa una especie en un dominio $(0, 1)$, las especies que quedan fuera del intervalo están delimitadas por dos puntos $\leq x_1$ o $\geq x_2$.

$(x_1)^2$ Probabilidad de encontrar una especie cuyos extremos de extent son menores o iguales a x_1 .

$(1-x_2)^2$ Probabilidad de encontrar una especie cuyos extremos de extent se encuentren entre x_2 y 1.

$$\begin{aligned}
 p &= 1 - (x_1)^2 - (1-x_2)^2 & (4) \\
 &= 1 - x_1^2 - (1 - 2x_2 + x_2^2) \\
 &= 1 - x_1^2 - 1 + 2x_2 - x_2^2
 \end{aligned}$$

$$\text{Entonces } p = 2x_2 - x_2^2 - x_1^2 \quad (5)$$

La ecuación (5) (Arita *et al.*, 2005) se utilizó para determinar el número de especies (p) (w) que se encuentran en un intervalo delimitado por dos puntos x_1 y x_2 dentro del dominio $(0,1)$. Esta ecuación se utiliza en los cuatro modelos para determinar la probabilidad de ocurrencia de las especies.

Basándose en el modelo unidimensional se realizaron dos procedimientos diferentes: Modelo 1.1 y 1.2; observando en cada uno la relación especies-extensión.

Modelo 1.1

Este es el primer modelo basado en el modelo unidimensional. El modelo es similar al procedimiento recursivo desarrollado por Harte *et al.* (1999) y Harte *et al.* (2001), para determinar el número de especies a diferentes escalas.

Es un proceso iterativo que parte de un dominio con extensión L_0 ($L_0=1$), el cual se divide en 2 y los intervalos resultantes se dividen en dos a su vez, teniendo que $L_i = L_0/2^i$, donde i corresponde al número de la iteración (Fig.6).

El primer intervalo ($i=0$) es la extensión total del dominio (L_0), en este caso x_1 y x_2 son 0 y 1 respectivamente. De la ecuación (5) tenemos $p = 2x_2 - x_2^2 - x_1^2 = 2(1) - (1)^2 - (0)^2 = 1$, la probabilidad es máxima, por lo que en la extensión total del dominio se encuentra el total de las especies.

En $i=1$, $L_1 = L_0/2$, se obtienen dos intervalos L_1 con una extensión de 0.5 cada uno (Fig. 6), por lo que $p=0.75$ y tendremos tres cuartos del total de las especies $[(p) (w) = 0.75 w = (3/4) (w)]$.

En $i=2$, de los intervalos L_1 se obtienen cuatro intervalos $L_2 = L_0/2^2$ (Fig.6).

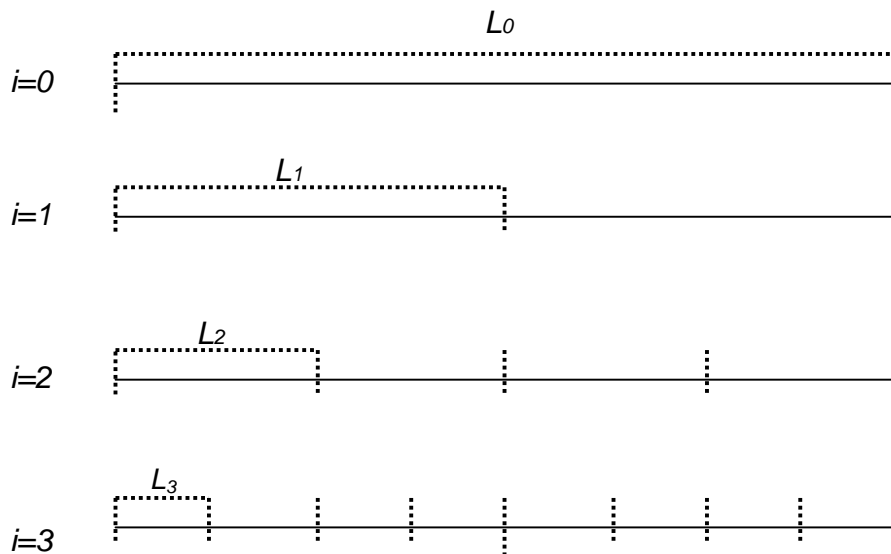


Figura 6. Subdivisión del dominio de acuerdo a Harte *et al.* (1999) y Harte *et al.* (2001). Proceso iterativo, de $L_i = L_0/2^i$. Dentro del proceso iterativo, para $i=1$ $L_1 = L_0/2^1$, de L_0 se obtienen dos intervalos L_1 , cada uno tiene una extensión de $0.5 L_0$, si $L_0=1$ entonces $L_1=0.5$. Siguiendo el proceso iterativo de dos intervalos L_1 se obtienen cuatro intervalos L_2 en $i = 2$.

Aplicando este proceso iterativo, la ecuación (5) y el promedio de los resultados de acuerdo con la ecuación (5). Se obtuvo el número promedio de especies \bar{p} a las diferentes escalas, es decir se obtuvo el número de especies (Ec.(5)), en cada intervalo dado, por iteración (Fig. 7 y Tabla 1).

En los resultados se observa que para $i=0$, tenemos $p=1=\bar{p}$, y en este caso encontramos el total de las especies (w). En cada iteración el número promedio de especies \bar{p} va decreciendo. Cuando $i \rightarrow \infty$, la extensión de los intervalos tiende a cero, por lo que $\bar{p} = \frac{1}{3}$, el valor mínimo de especies es $\frac{1}{3}w$, donde w es el numero total de especies dentro del dominio (Figs. 7 y 8).

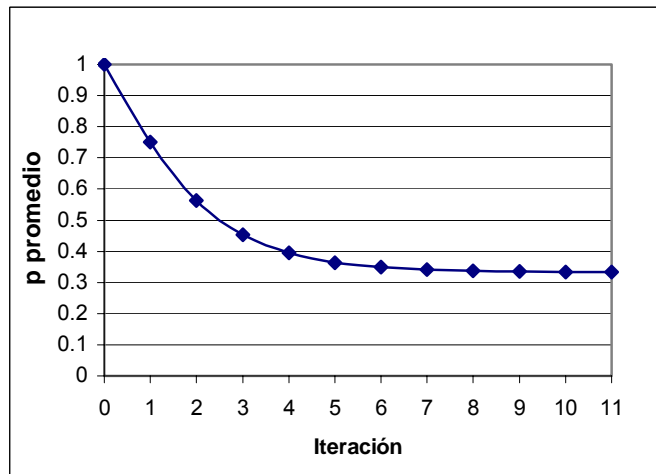


Figura 7. Relación especies-iteración. Se observa una disminución de \bar{p} , conforme va aumentando el número de los intervalos, donde los intervalos son cada vez más pequeños.

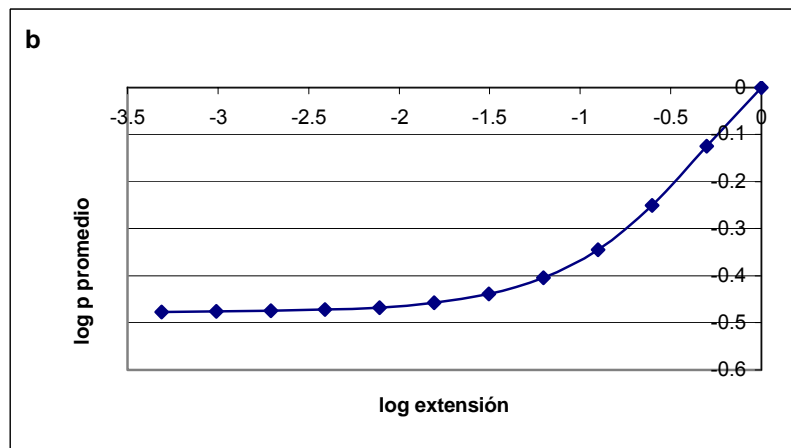
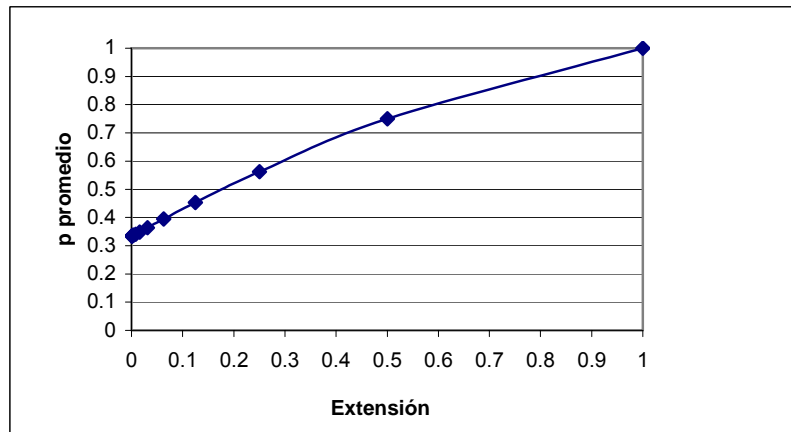


Figura 8. a) Relación especies-extensión se observa un mayor número de especies \bar{p} cuando la extensión es mayor. b) Representación Log-Log de la relación especies-extensión correspondiente a los datos de la Tabla 1.

Tabla 1

Iteración	Extensión	p
0	1.000	1.000
1	0.500	0.750
2	0.250	0.563
3	0.125	0.453
4	0.063	0.395
5	0.031	0.364
6	0.016	0.349
7	0.008	0.341
8	0.004	0.337
9	0.002	0.336
10	0.001	0.334
11	0.000	0.334

Entre más pequeños se van haciendo los intervalos, menor es la reducción en el número promedio de especies (Tabla 1) y la relación intervalo-número de especies se vuelve lineal.

El límite inferior de \bar{p} es $\frac{1}{3}$, \bar{p} es la suma de un número infinito de valores de p, dividido entre el número de éstos dentro de un intervalo delimitado por b y a, entonces $\bar{p} = \int_a^b (2x-2x^2)dx / b-a$, para el dominio completo donde $a=0$ y $b=1$, $\bar{p} = \frac{1}{3}$, es decir el promedio de diversidades de punto para todo el dominio (Apéndice). Esto quiere decir, que en promedio el mínimo de especies que pueden llegar a encontrarse en el dominio unidimensional, es un tercio del total de las especies en todo el dominio, esto concuerda con lo que se observa en la relación especies extensión (Fig. 8).

La distribución de frecuencias del tamaño de las áreas de distribución es una función lineal decreciente con un valor promedio de 0.33, o $\frac{1}{3}$ en el caso de un modelo unidimensional estocástico (Arita, 2005). Esto indica que las especies con extents de distribución más pequeñas serán más frecuentes que aquellas con extents más grandes. El valor de la diversidad regional de punto promedio en este

modelo es igual a $\frac{1}{3}$, dado que la diversidad está determinada por el tamaño promedio de los extents de distribución; en otras palabras, el promedio de la diversidad de las especies es igual a la suma de los extents de distribución de las especies medido como proporciones del área total (Arita & Rodríguez, 2002).

Los datos no se ajustan a una recta en escala logarítmica como puede observarse de la Fig. 8; con la reducción de la extensión no hay una reducción del número de especies que sea proporcional a la reducción en la extensión.

Modelo 1.2

Este es el segundo modelo basado en el modelo unidimensional. En este modelo hay una reducción iterativa, es decir, que en cada iteración se consideran intervalos del dominio cada vez más pequeños y se obtiene la probabilidad de encontrar especies en cada uno, esto con el propósito de ver el efecto del cambio de escala en la riqueza de especies.

El punto medio del dominio es $M = (x_1 + x_2) / 2$ (Arita *et al.*, 2005) para el dominio $(0, 1)$, $M = 0.5$ (Fig. 9).

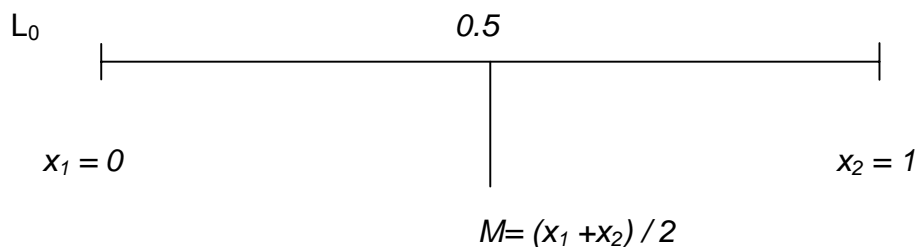


Figura 9. El punto medio del dominio $L_0 (0, 1)$.

$$M = (x_1 + x_2) / 2 = 0.5.$$

Para este caso se obtuvo el número de especies en diferentes intervalos dentro del dominio. Todos los intervalos mantienen el punto medio en 0.5 ; es decir, que los dos puntos que delimitan cada intervalo (x_1, x_2) se encuentran a la misma distancia del punto medio del dominio, los intervalos mantienen la misma proporción entre cada uno. Por ello sólo hay un valor de p (Ec. (5)) para cada intervalo, dado que sólo hay un intervalo con la extensión determinada por x_1 y x_2 , y su punto medio sea justo el centro del dominio.

En este ejemplo en cada iteración el intervalo es 0.2 más chico que en la iteración anterior (Figs. 10, 11 y 12).

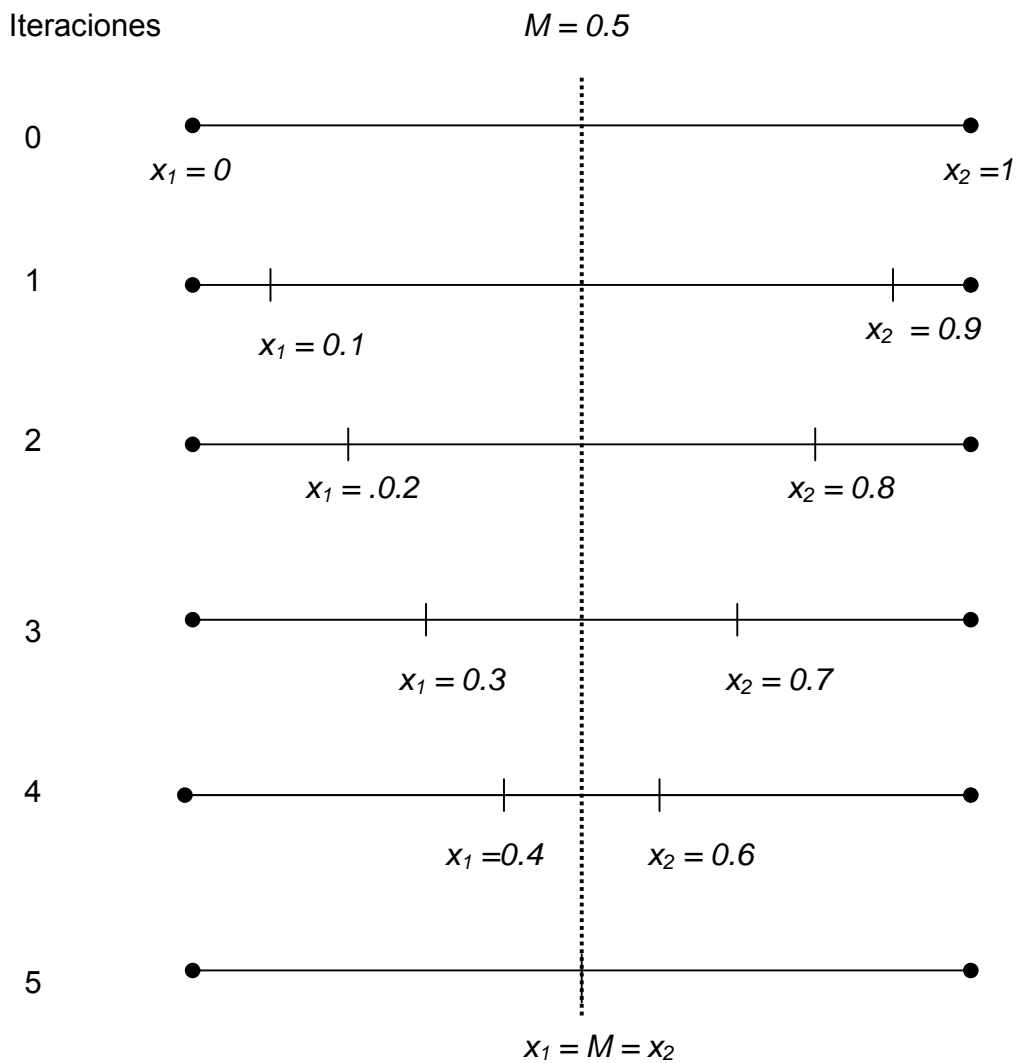


Figura 10. Caso en el cual en cada iteración los intervalos son 0.2 más chicos que el anterior y el punto medio M se mantiene constante en todos los intervalos.

En los resultados se observa que p empieza a decrecer desde 1 (Figs. 11 y 12, Tabla 2), la iteración $i=0$ corresponde a la extensión total del dominio.

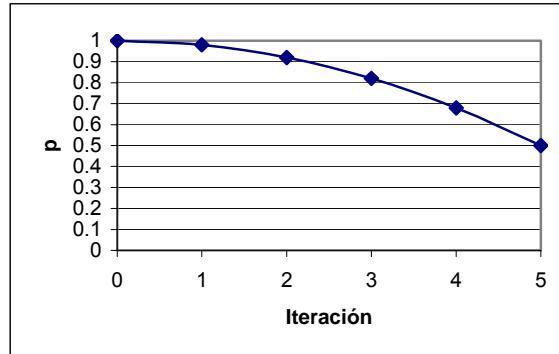


Figura 11. Relación especies-iteración. Se observa una disminución en el número de especies p conforme va cambiando el tamaño de los intervalos.

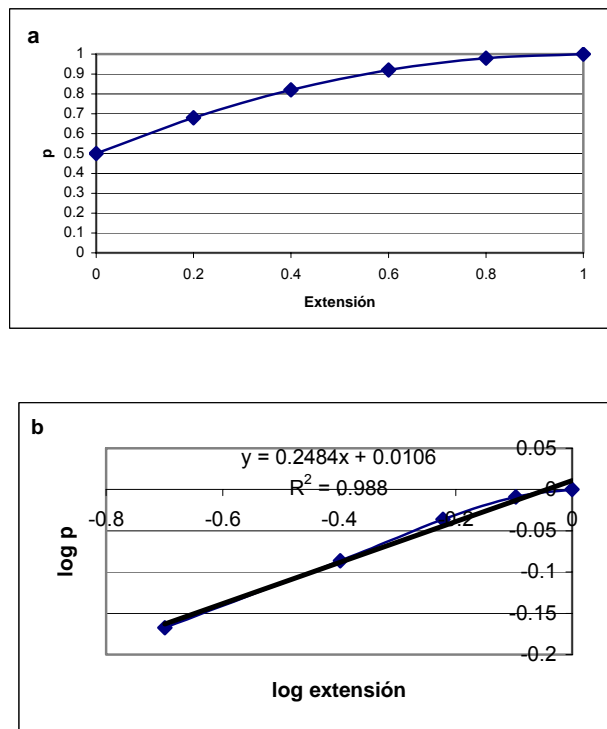


Figura 12. a) Relación especies-extensión. Se observa un mayor número de especies p conforme va aumentando la extensión de los intervalos. b) Relación log-log especies-extensión correspondiente a los datos de la Tabla 2, con la línea de tendencia y la ecuación de la recta.

Tabla 2

Iteración	Extensión	p
0	1	1
1	0.8	0.98
2	0.6	0.92
3	0.4	0.82
4	0.2	0.68
5	0	0.5

El número de especies se va reduciendo conforme se reduce la extensión de los intervalos (Tabla 2). El valor más pequeño para p , es decir la probabilidad de encontrar especies, es $p = 0.5$, dado que si se mantiene 0.5 como punto medio el valor mínimo que pueden tomar x_1 y x_2 es 0.5. p es igual a la p de un punto ya que x_1 y x_2 son iguales, en este caso 0.5, y este es el valor más pequeño en las Figs. 11 y 12a.

Los datos se ajustan a una curva pseudo sigmoide muy cercana a una recta en escala logarítmica como puede observarse en la Fig.12b. La pendiente de la recta en un espacio log-log corresponde a la diversidad beta; es decir, a la tasa de recambio de especies entre las diferentes escalas. El hecho de que se ajuste a una recta implica que no varía con la escala.

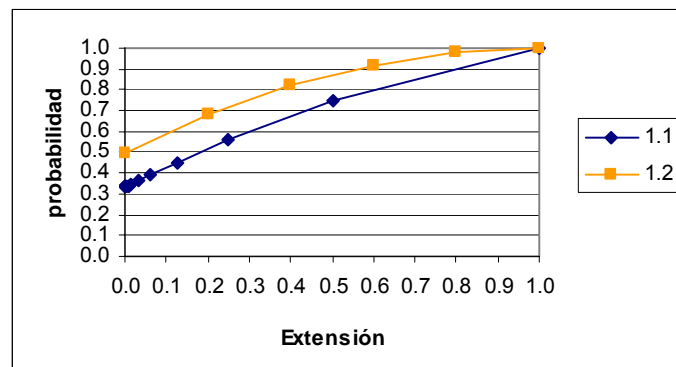


Figura 13. Relación especies-extensión de los modelos 1.1 y 1.2. En ambas se ve un mayor número de especies conforme va aumentando la extensión de los intervalos.

El modelo 1.1 y 1.2 parten del mismo modelo unidimensional, conceptualmente son muy similares, sin embargo, hay diferencias importantes (Fig. 13). Una diferencia fundamental es que el modelo 1.1 siempre toma en cuenta la totalidad del dominio, mientras que el modelo 1.2 en cada iteración toma en cuenta una menor parte del dominio.

Por otro lado, en el modelo 1.1 se considera un promedio de los intervalos del mismo tamaño dentro del dominio y se grafican los diferentes resultados para cada iteración. En el caso del modelo 1.2 no se obtiene un promedio de la probabilidad de encontrar especies; se toma en cuenta el único resultado para ese tamaño de intervalo, la probabilidad de encontrar especies de cada intervalo es la probabilidad máxima que puede tener un intervalo de ese tamaño dentro del dominio, esto se debe a que no hay otro intervalo de esa extensión que tenga como punto medio 0.5, por eso presenta valores mayores en la probabilidad de encontrar especies que el modelo 1.1 para el mismo tamaño de intervalo. En este caso la restricción geométrica más importante es el punto medio del dominio que corresponde también al punto medio de cada uno de los intervalos y por esto los resultados difieren.

El modelo 1.2 se ajusta significativamente a una recta en un espacio Log-Log, dada una disminución constante del área hay una disminución constante en el número de especies. En modelos del dominio medio, el número de especies tiene un máximo en el centro del dominio, el modelo presenta una curva parabólica para la riqueza de especies. Al ir reduciendo la extensión del dominio de una forma constante, también se reduce de una forma constante la probabilidad de encontrar especies en dicho dominio. En los dos modelos se observa que hay un mayor número de especies en una mayor extensión.

Modelo bidimensional

El uso de dos dimensiones nos ayuda a estimar el cambio en la probabilidad de encontrar especies producido por una diferencia en el número de dimensiones en comparación con el modelo bidimensional y ver el efecto del cambio de escala.

El modelo bidimensional se basa en una superficie o continente representado por un cuadrado con un dominio $(0,1)$, la distribución de las especies se representan en este dominio como rectángulos de diferentes tamaños (Fig.14) (Arita, 2005).

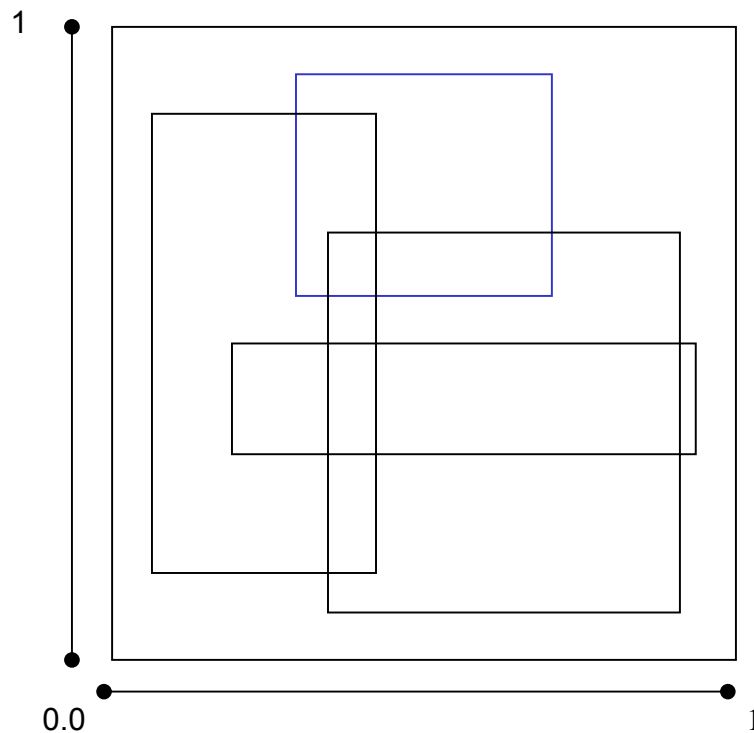


Figura 14. El cuadrado más grande representa un dominio $(0,1)$ en las dos dimensiones, cada uno de los rectángulos que se encuentra en el interior representa la distribución de una especie, cada una con una forma diferente.

Las especies se encuentran dentro de los límites del dominio (0,1), ninguno de los puntos del área sale del dominio y las áreas de distribución de las especies se acomodan de manera aleatoria en el dominio. Cada área rectangular está delimitada por cuatro puntos (x_1, x_2, y_1, y_2) (Arita, 2005) con los cuales se dan los valores que conforman los vértices del rectángulo (x_1, y_1) (x_1, y_2) (x_2, y_1) (x_2, y_2) . (Fig.24).

Para determinar el número de especies que se encuentran en un área delimitada por cuatro puntos correspondientes a los ejes x, y (Fig.24) se utiliza la siguiente ecuación:

$$p = (2x_2 - x_2^2 - x_1^2) (2y_2 - y_2^2 - y_1^2). \quad (6)$$

Para una dimensión la ecuación que se utiliza es:

$$p = 2x_2 - x_2^2 - x_1^2$$

(Esta ecuación se explica en el modelo unidimensional)

Para obtener el número total de especies en la región, dado que los ejes son independientes, se multiplica la probabilidad de encontrar especies dentro de un intervalo, (p) de cada uno de los ejes (Ec.(5)), [en el eje de las x es $p_x = 2x_2 - x_2^2 - x_1^2$] por la probabilidad de encontrar especies dentro de un intervalo en su proyección sobre el eje de las y, [en el eje de las y es $p_y = 2y_2 - y_2^2 - y_1^2$].

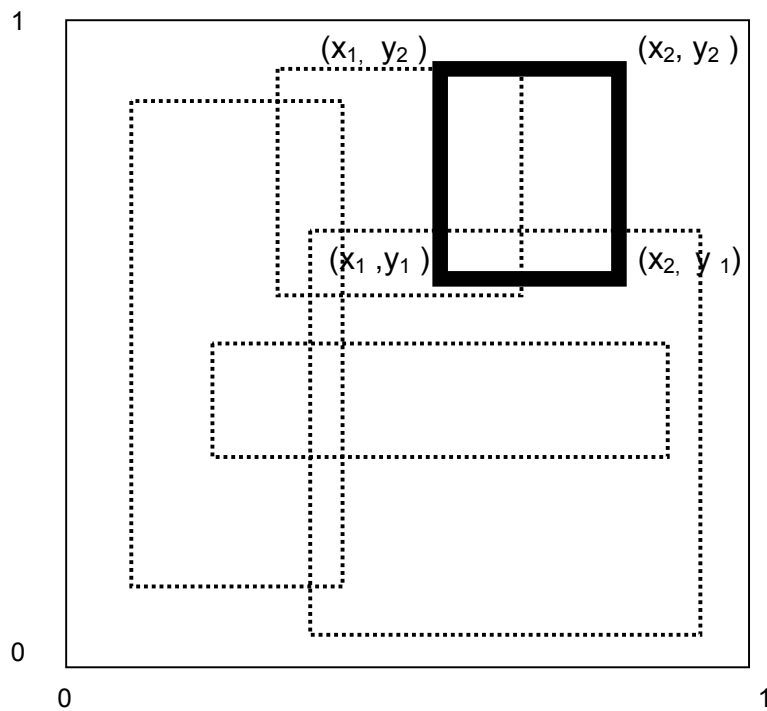


Figura 15. Representación de la distribución de especies en un modelo bidimensional. En el dominio cuadrado $(0,1)$ se encuentran las especies. Los rectángulos marcados en líneas punteadas muestran la distribución de las especies. Se utiliza la ecuación (6) para determinar el número de especies en un área delimitada, como se ejemplifica en la región de línea gruesa, se usa la ecuación (6).

Con base en el modelo bidimensional se realizaron dos procedimientos diferentes, modelo 2.1 y 2.2; observando en cada uno la relación especies- área.

Modelo 2.1

Este es el primer modelo basado en el modelo bidimensional. En este modelo se parte de un área (A_0) que tiene la extensión total del dominio. Para A_0 x_1 y x_2 son 0 y 1 respectivamente, al igual que y_1 y y_2 . Entonces $p = (2x_2 - x_2^2 - x_1^2) (2y_2 - y_2^2 - y_1^2) = (2(1) - (1)^2 - (0)^2)(2(1) - (1)^2 - (0)^2) = 1$, en el área total del dominio se encuentra el total de las especies.

Partiendo de un cuadrado A_0 se realizó una división iterativa donde $A_i = A_0/2^{(2i)}$, iterando la división i veces, se obtienen una serie de cuadros más pequeños de lados $L_i = L_0/2^i$ y área $A_i = L_i^2 = A_0/2^{2i}$ y se obtuvo el promedio del número de especies de cada serie (\bar{p}) (Harte *et al.*, 1999; Arita & Rodríguez, 2002), con la siguiente ecuación:

$$\bar{p} = \frac{1}{4i} \sum_{w=1}^{4i} p^w \quad (7)$$

Donde i es la iteración, p es la probabilidad en cada una de las áreas dada por la ecuación (6) y w se utiliza para representar el número de especies, en este caso es igual a 1.

En $i=1$, el dominio tiene área $A_0 = L_0^2$, con lados L_0 , se dividió en cuatro, obteniendo así cuatro cuadros (A_1) (Figs. 16 y 17) (Arita & Rodríguez, 2002). Los cuadros resultantes tienen un área $A_1 = L_1^2 = A_0/2^2$, con lados $L_1 = L_0/2$.

En $i=2$ los cuadros A_1 se dividieron en cuatro cuadros cada uno con área

$A_2 = L_2^2 = A_0/2^4$, con lados $L_2 = L_0/2^2$, obteniendo dieciséis cuadros (Fig. 16) se tiene $A_i = A_0/2^{(2i)}$.

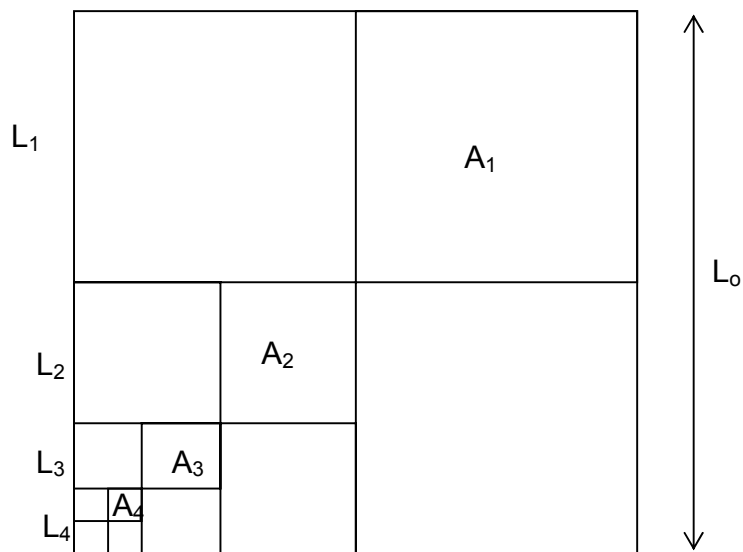


Figura 16. División iterativa de un cuadro de área A_0 , iterando la división i veces, se obtienen una serie de cuadros más pequeños de lados $L_i = L_0/2^i$ y área $A_i = L_i^2 = A_0/2^{2i}$.

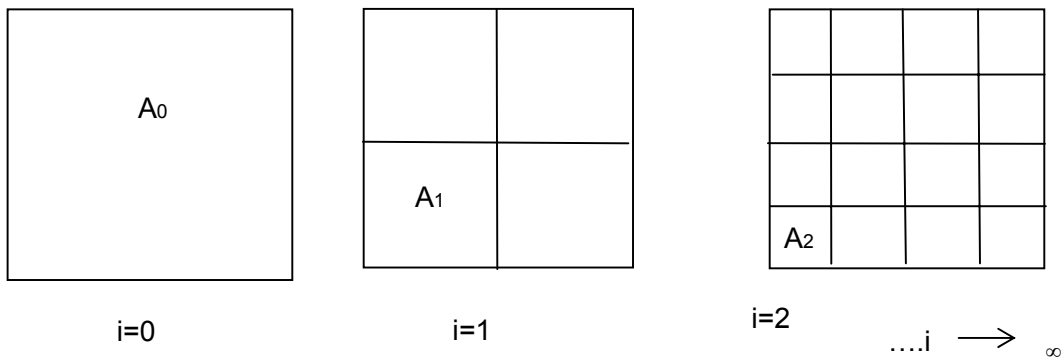


Figura 17. Divisiones del dominio. En cada iteración se van teniendo cuadros de diferente tamaño, cada vez mas pequeños.

De esta forma se obtuvo el número promedio de especies a diferentes escalas, es decir, se obtuvo el número de especies (Ec. (6)) en áreas de diferente tamaño dentro del dominio y se usó la ecuación (7).

En los resultados observamos que para $i=0$, tenemos $p=1$, es el dominio completo y ahí se encuentra el total de las especies. En cada iteración el número promedio de especies \bar{p} va decreciendo, cuando $i \rightarrow \infty$ donde $\bar{p} = \frac{1}{9}$, el área es 0, es un punto, es decir el valor mínimo de especies es $\frac{1}{9}w$, donde w es el número total de especies dentro del dominio, (Figs. 18 y 19).

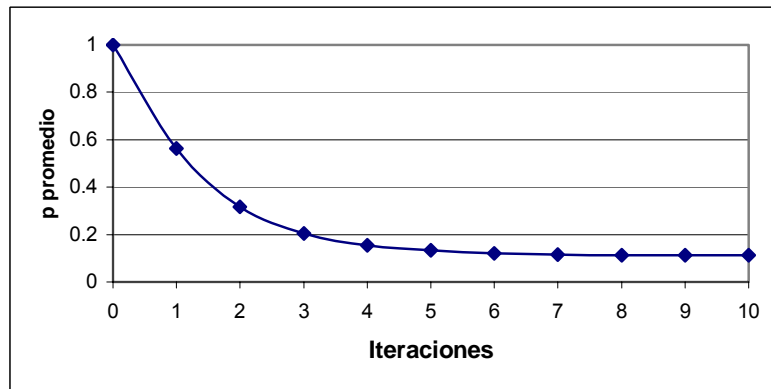


Figura 18..Relación especies-iteración. Se observa una disminución en el número de especies \bar{p} conforme va cambiando el área.

Según Scheiner (2003) esta es una curva tipo II A. En una curva de este tipo los cuadros pequeños son contiguos, están espacialmente definidos, se utiliza la media de la diversidad en el área y es una curva no decreciente (esto es con respecto a un aumento en el área y por lo tanto un aumento en el número de especies).

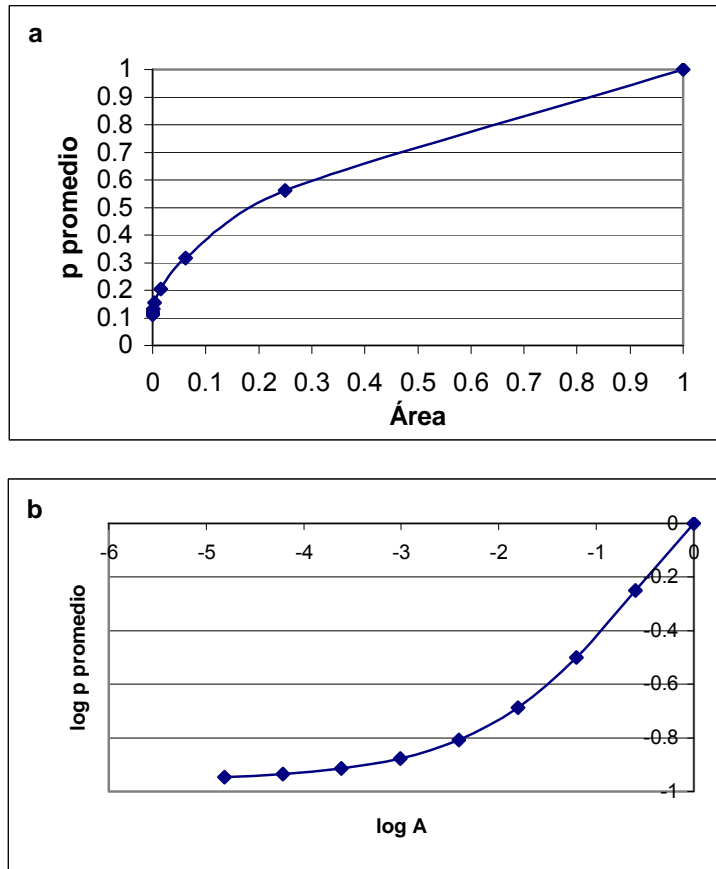


Figura 19. a) Relación especies-área. Se observa un mayor número de especies \bar{p} cuando el área es mayor. b) Representación Log-Log de la relación especies-área correspondiente a los datos de la Tabla 3.

Tabla 3

Iteración	Área	p
0	1.00000	1.0000
1	0.25000	0.5625
2	0.06250	0.3164
3	0.01563	0.2053
4	0.00391	0.1557
5	0.00098	0.1327
6	0.00024	0.1217
7	0.00006	0.1164
8	0.00002	0.1131
9	0.00000	0.1123
10	0.00000	0.1119

Entre más pequeño se va haciendo el tamaño de los cuadros, menor es la reducción en el número de especies promedio (\bar{p}) (Tabla 3).

La distribución de frecuencias del tamaño de las áreas de distribución tiene un valor promedio de 0.11 ó $\frac{1}{9}$ en el caso de un modelo bidimensional estocástico (Arita, 2005). Esto indica que las especies con áreas de distribución más pequeñas serán más frecuentes que aquellas con áreas más grandes. El valor de la diversidad regional de punto promedio también es igual a $\frac{1}{9}$, dado que la diversidad está determinada por el tamaño de las áreas de distribución. De manera similar al modelo unidimensional, esto indica que el promedio de la diversidad de las especies es igual a la suma de las áreas de distribución de las especies medido como proporciones del área total (Arita & Rodríguez, 2002).

Los datos no se ajustan a una recta en un espacio Log-Log como puede observarse en la Fig. 19; es decir, no hay una disminución constante del número de especies dada una disminución en el área.

Modelo 2.2

Este es el segundo modelo basado en el modelo bidimensional. El modelo 2.2 es aquel en el cual el centro del cuadrado A_0 ($x_1=y_1=x_2=y_2=0.5$) (Fig. 20) se mantiene constante y las iteraciones se efectuaron en torno a dicho centro.

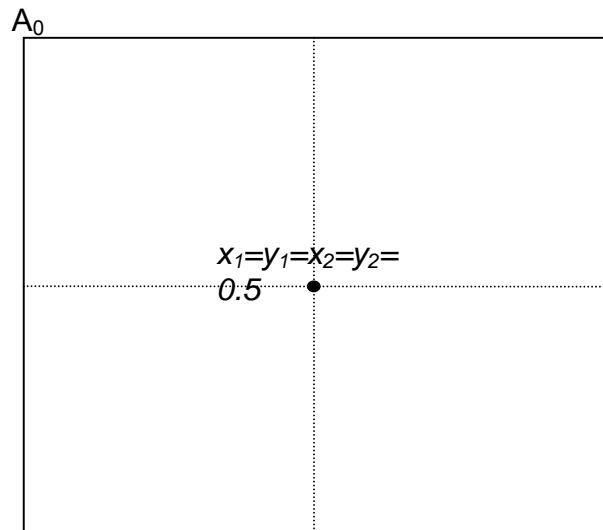


Figura 20. Representación del centro del dominio en un modelo 2.2. El cuadro A_0 es todo el dominio, el punto negro es el centro del cuadrado donde $x_1=y_1=x_2=y_2=0.5$.

En este proceso iterativo todos los cuadrados mantienen el mismo centro y mantienen una proporción en el tamaño, $x_1= y_1$ y $x_2= y_2$, y se encuentran a la misma distancia del centro (Fig. 21). A_0 es el área total, conforme se da el proceso iterativo de reducción de la longitud de los lados de los cuadrados, el área de los cuadrados va disminuyendo, con el objetivo de observar el cambio de escala en la riqueza de especies. Lennon *et al.* (2001) presentan un procedimiento similar.

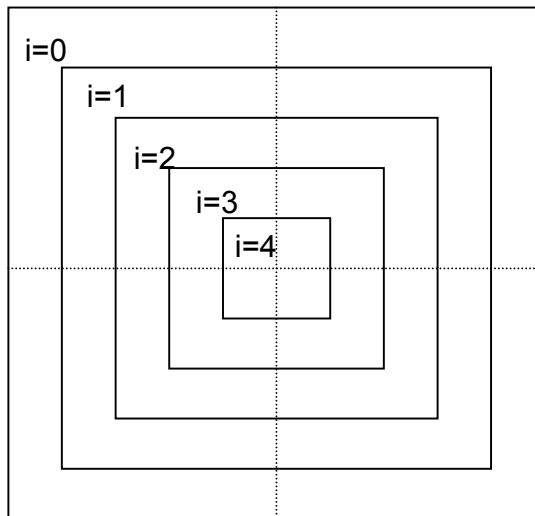


Figura 21. Disminución del área del cuadrado en un proceso iterativo. Los cuadrados mantienen el mismo centro, mantienen una proporción en el tamaño, $x_1=y_1$ y $x_2=y_2$ y se encuentran a la misma distancia del centro.

De cada cuadrado de diferente tamaño dentro del dominio se obtuvo el número de especies (Ec. (8)). En este caso no se obtuvo un promedio ya que sólo hay un cuadrado de cada tamaño que tenga como centro (0.5, 0.5).

En los resultados se observa que \bar{p} empieza a decrecer desde 1 (Fig. 22); la iteración $i=0$ corresponde a la extensión total del dominio.

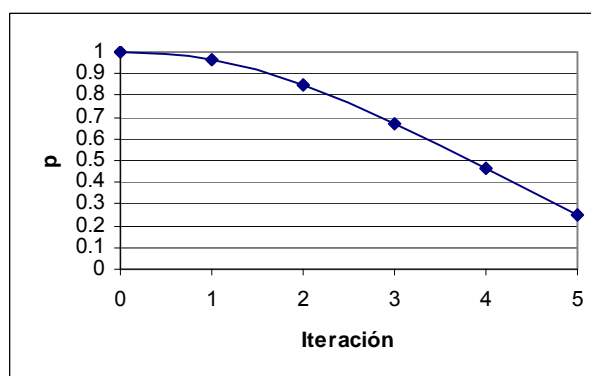


Figura 22. Relación especies-iteración. Se observa una disminución en el número de especies \bar{p} conforme va disminuyendo el área.

Según Scheiner (2003) esta es una curva de tipo I, la cual se construye con datos únicos, es decir, que no hay ninguna media del número de especies, cada dato es tomado de un tamaño único de área, por lo que es una curva no decreciente.

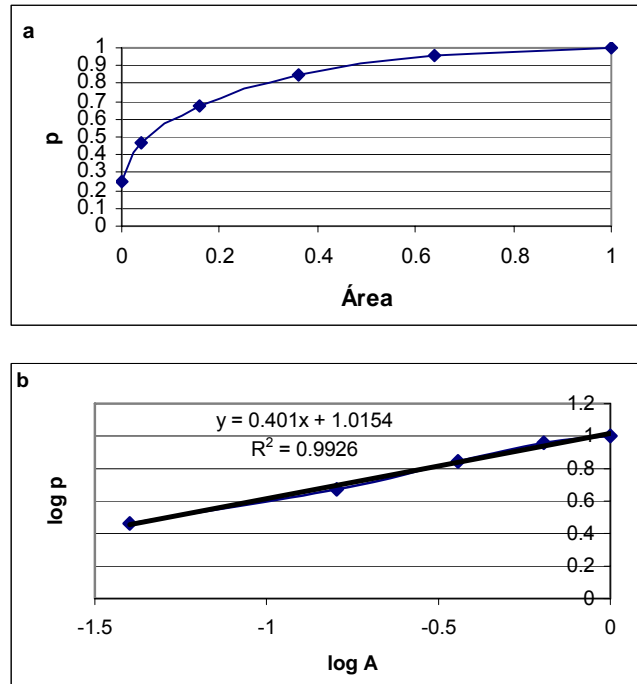


Figura 23. a) Relación especies-área. Se observa un mayor número de especies \bar{p} cuando el área es mayor. b) Relación Log-Log de la relación especies-área correspondiente a los datos de la Tabla 4, con la línea de tendencia y la ecuación de la recta.

Tabla 4

Iteración	Área	p
0	1	1
1	0.64	0.9604
2	0.36	0.8464
3	0.16	0.6724
4	0.04	0.4624
5	0	0.25

El número de especies se va reduciendo conforme se reduce el área de los cuadrados (Tabla 4).

El valor más pequeño para p es 0.25 dado que si se mantiene $x_1=x_2=y_1=y_2=0.5$ como el centro, el valor mínimo para x_1, x_2, y_1, y_2 es 0.5, y esto es obtener la probabilidad de encontrar especies ($p=0.25$) en un punto que en éste caso es 0.5, dado que se multiplica el valor en los dos ejes, ecuación (6) y este es el valor mínimo que se observa en la curva (Figs. 22 y 23a).

Los datos se ajustan a una recta en un espacio logarítmico, como puede observarse en la Fig.23b. La pendiente de la recta en el espacio Log-Log corresponde a la diversidad beta, es decir a la tasa de recambio de especies entre las diferentes escalas, el hecho de que se ajuste a una recta implica que no varía con la escala. Hay una disminución constante del número de especies al reducir el área, esto se debe a que son datos únicos de tamaños de área dentro del dominio. El tamaño del área de los cuadrados presenta una reducción constante, el dominio presenta una curva parabólica de la probabilidad de la riqueza de especies y hay una disminución constante de dicha probabilidad.

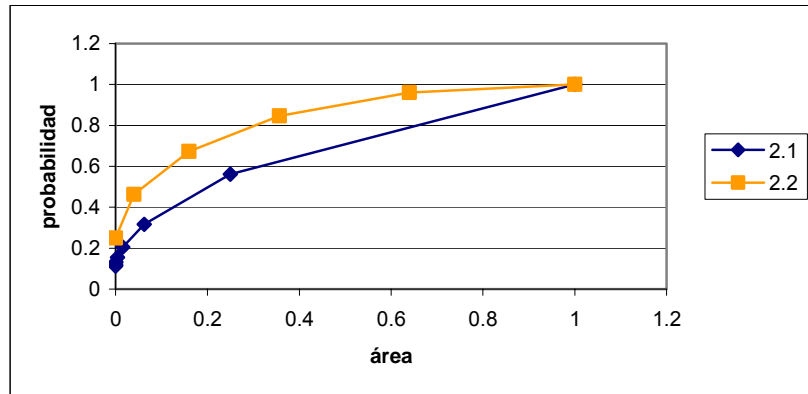


Figura 24. Relación especies-área de los modelos 2.1 y 2.2, en ambas se observa un mayor número de especies conforme va aumentando la extensión de los intervalos.

Entre el modelo 2.1 y el 2.2, de manera análoga a los modelos unidimensionales se observan diferencias básicas (Fig. 24). Los resultados del

modelo 2.1 son, en cada iteración, el promedio de las áreas de distribución del mismo tamaño dentro del dominio. En el caso del modelo 2.2 no hay un promedio, se toma en cuenta el único resultado para ese tamaño de área; la probabilidad de encontrar especies en cada cuadro es la probabilidad máxima que puede tener un área de ese tamaño dentro del dominio, por eso presenta valores mayores en la probabilidad de encontrar especies que el modelo 2.1 para el mismo tamaño de área. En este caso la restricción geométrica más importante es el centro del dominio, que corresponde al centro de cada uno de los cuadrados y por esto los resultados difieren. Sin embargo, en ambos casos se observa que hay un mayor número de especies en un área mayor.

Ambos modelos son análogos a los modelos unidimensionales, son la versión de dos dimensiones. El modelo 1.1 es análogo al modelo 2.1 y el modelo 1.2 al 2.2, por ello los resultados son muy similares. Las coordenadas en el modelo bidimensional son independientes entre ellas, se comportan como un modelo unidimensional; cuando se intersectan se produce una reducción de superficie $(L)(L)=A=L^2$, por eso las diferencias que se observan fundamentalmente son consecuencia del número de dimensiones. Las gráficas presentan un forma similar, pero una de las diferencias principales que se observa entre el modelo 1.2 y 2.2 es la diversidad regional de punto promedio, en el caso del modelo unidimensional es $1/3$ y en el caso del modelo bidimensional es $(1/3)^2 = 1/9$ (Fig.25).

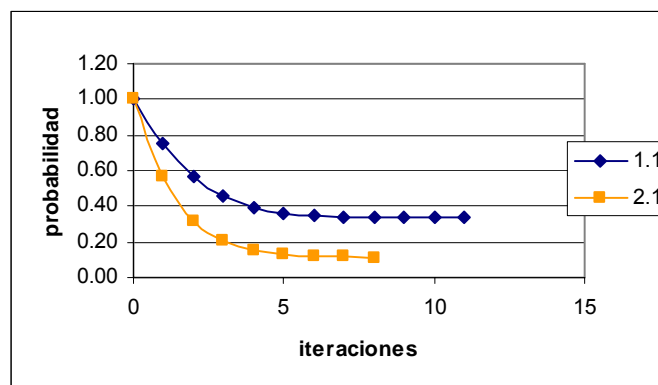


Figura 25. Probabilidad en cada iteración de los modelos 1.1 y 2.1. Se observa la diferencia en la diversidad regional de punto.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Para entender los patrones de diversidad y distribución de las especies es importante entender los mecanismos o procesos que los generan. Éstos son aspectos importantes para la ecología, dado que aportan información sobre la riqueza de especies, que es utilizada en la biología de la conservación y amplía el conocimiento en la ecología de comunidades (Ney-Nifle & Mangel, 1999; Losos & Schluter, 2000).

El análisis de dichos patrones a diferentes escalas es parte importante del trabajo teórico que se requiere para su entendimiento. Las curvas especies-área pueden ser utilizadas para poner a prueba hipótesis sobre los procesos responsables de los patrones de diversidad, facilitando comparaciones a diferentes escalas de medición (Scheiner *et al.*, 2000). Una mayor área permite un mayor número de especies y un mayor número de hábitats, lo cual permite que coexistan un mayor número de especies; los procesos poblacionales o metapoblacionales de las especies producen agregación espacial (Storch, 2003). Por esto las curvas especies-área generadas con datos empíricos se relacionan con la heterogeneidad ambiental, se ven afectadas por factores que determinan la distribución espacial de los individuos (He & Legendre, 1996, 2002); esto depende del área estudiada y por lo tanto de la escala utilizada. Por ello tiene gran relevancia el uso de las curvas especies-área, las implicaciones biológicas que cada una tiene y la interpretación que se le da a los resultados.

Los modelos nulos se utilizan en este trabajo como una herramienta teórica para trabajar con la relación especies-área. Un modelo nulo tiene como principio la exclusión de los factores biológicos, siendo así un modelo que sirve para la comparación con la realidad y por lo tanto los resultados observados siguen siendo una base de la cual pueden partir diferentes explicaciones (Gotelli & Graves, 1996).

Los modelos presentados en este trabajo están basados en el modelo del dominio medio. Como otros modelos de sistemas ecológicos, los modelos de dominio medio no son realistas. Por otro lado, como otros modelos nulos, no

pretenden reproducir a detalle los procesos y patrones que pueden observarse en la naturaleza, los modelos de dominio medio extraen los componentes principales de los patrones naturales, en ese sentido constituyen un modelo nulo adecuado y perfectamente válido para estudios ecológicos de la riqueza de especies (Arita, 2005; Collwell *et al.*, 2004).

En modelos con las restricciones geométricas establecidas en este trabajo, las distribuciones aleatorias presentan una reducción del área o extensión. Es importante mencionar que estos modelos generan una predicción para distribuciones aleatorias, esto no significa que sea una predicción para cualquier tipo de dato, por ello sirven como un modelo comparativo para los datos reales (Rahbek, 2005), el azar no es una explicación sino un elemento comparativo. Cuando se introducen en los modelos mecanismos como la especiación, extinción, migración, colonización o competencia, se tiene como resultado un modelo donde uno no puede estar seguro de cual es el mecanismo responsable de la variabilidad del comportamiento observado (Durrett & Levin 1996).

Como resultados de este trabajo se observa en los modelos presentados que hay una disminución en el número de especies al reducir el área, esto concuerda con la relación especies-área y con esta base se pueden hacer predicciones sobre la riqueza de las especies (Colwell & Winkler, 1984).

A lo largo del estudio de la relación especies-área se han generado diferentes curvas y hay diferentes funciones a las que se ajustan cada una de estas curvas (Rosenzweig, 1995; Tjorve, 2003; Scheiner, 2004). En otros estudios, los resultados presentan que con un aumento del área se tiene un aumento en el número de especies (Connor & McCoy, 1979; Rosenzweig, 1995; Durrett & Levin, 1996; Ney-Nifle & Mangel, 1999; Lomolino, 2000; Tjorve, 2003; Scheiner 2003, 2004). Los modelos presentados en este trabajo parten de un área finita y de un número finito de especies, el área y el número de especies van disminuyendo. El análisis se realiza con base en una reducción del número de especies, no en un aumento y en este caso la curva parte de un número fijo, que por la delimitación del dominio y las restricciones geométricas del modelo es 1, no se puede observar el comportamiento más allá de dicho límite. Al disminuir el área hasta un valor

próximo a cero se obtiene un número que equivale a la diversidad regional de punto.

La diversidad regional de punto de las especies puede predecirse con la suma de las áreas de distribución de las especies, medido como proporciones del área total. Los valores de la diversidad de punto esperada pueden ser utilizados en los modelos nulos como una comparación neutra para las comunidades reales, para probar el efecto de las interacciones locales de las especies (Arita & Rodríguez, 2002). Hay una relación matemática entre los parámetros regionales y la composición de las comunidades locales, dicha composición se puede predecir conociendo los valores de los parámetros regionales (Schluter & Ricklefs, 1993; Gaston, 2000; Arita & Rodríguez, 2002). El tamaño de las áreas de distribución es un parámetro regional que determina la diversidad regional de punto, que es un indicador de la composición de las comunidades locales.

En los modelos presentados se observa que el número promedio de especies presenta una disminución al irse reduciendo el tamaño del extent o el área, el número promedio de especies va haciéndose menor y tiende a la diversidad regional de punto promedio, es decir el número promedio de especies que se encuentra en un punto o área cero.

La distribución de frecuencias del tamaño de las áreas de distribución afecta la curva de la relación especies-área, debido al acomodo que tienen las especies en el dominio, si el promedio baja debido a la presencia de un mayor número de especies con tamaño pequeño de distribución en proporción al tamaño del dominio, el efecto de dominio medio será menos perceptible, ya que las especies pueden acomodarse a lo largo del dominio mas uniformemente y no forzosamente en el centro del dominio, a diferencia de áreas de distribución con un tamaño muy cercano al tamaño del dominio. En este trabajo la distribución de frecuencias del tamaño de las áreas de distribución es aleatoria y esto determina la diversidad regional de punto promedio en cada uno de los casos, $1/3$ para el modelo unidimensional y $1/9$ para el caso bidimensional. Los modelos unidimensionales presentan valores más altos de diversidad regional de punto promedio, dado un aumento en el número de dimensiones se va reduciendo el

número de especies que pueden encontrarse. Se han realizado pocos estudios con modelos bidimensionales (Lees *et al.*, 1999; Taylor & Gaines, 2000; Bokma *et al.*, 2001; Jetz & Rahbek, 2001, 2002; Diniz-Filho *et al.*, 2002; Hawkins & Diniz-Filho, 2002; Zapata *et al.*, 2003); en los resultados de estudios realizados hasta ahora con modelos bidimensionales no concuerdan las predicciones con los datos observados (Zapata *et al.*, 2003).

El cambio en el número de dimensiones ha sido muy poco estudiado dentro de este contexto y es importante ampliar su estudio, dado que las especies se distribuyen en el mundo real en más de una dimensión y los procesos biológicos actúan en al menos dos dimensiones (Zapata, Gaston & Chown, 2003), aunque los modelos no son una representación exacta de la realidad, si es importante considerar variables como esta, los modelos bidimensionales consideran la variación latitudinal y longitudinal de la riqueza de especies (Bokma *et al.*, 2001), ajustando el modelo a ciertas características de la distribución real de las especies y ayudan a observar cómo y cuánto afecta la geometría a los patrones de la riqueza de las especies.

En la relación especies-área la pendiente de la curva se relaciona con la diversidad beta, Rosenzweig (1995) la propone como medida de recambio, dado el aumento en el número de especies con el incremento del área. En la relación especies-área hay una relación entre el área, los endemismos y el recambio de especies (Harte & Kinzig, 1997), cuando se trabaja con este último es importante considerar el aumento y la pérdida de especies en el espacio (Cody, 1975; Wilson & Shmida, 1984), precisamente es la pendiente de la relación especies-área la que se relaciona con este aspecto. Para distribuciones aleatorias, en el caso de los modelos de este trabajo donde se saca un promedio del número de especies (modelos 1.1 y 2.1), no se observa una pendiente constante. El incremento de especies no se mantiene constante con el incremento en escala, o que, no se ajusta a una función potencia y esto significa que la diversidad beta no es autosimilar, es decir que no hay una disminución constante, por lo tanto, no es invariante con la escala. Los patrones espaciales de la tasa de recambio se modifican con la escala. Si la relación especies-área es una función potencia,

entonces la diversidad beta debe ser invariante con la escala, al medirse incrementos constantes en la escala (Arita & Rodríguez, 2002).

En el caso de los modelos 1.2 y 2.2 se observa un ajuste en espacio log-log y esto refleja una beta autosimilar; es decir, que es invariante con la escala, esto se debe a que la reducción de la extensión o área es constante y al mantener el punto medio fijo la reducción del número de especies también es constante en el espacio log-log. En los modelos de dominio medio el valor máximo del número de especies se encuentra en la mitad de dicho dominio. Si se va reduciendo la extensión manteniendo el punto medio fijo en la mitad del dominio, el número de especies se va reduciendo hasta llegar a un valor fijo, que es la mitad de las especies para el modelo unidimensional, en los modelos se observa que se mantiene un máximo en el centro del dominio.

Estos resultados se deben a las metodologías utilizadas en cada caso y al manejo de la diversidad que se da en consecuencia, las escalas en cada caso son manejadas de diferente forma.

Es importante trabajar con diferentes distribuciones de frecuencias de los tamaños de áreas de distribución para comparar con las distribuciones aleatorias y entender los diversos cambios que puedan observarse.

Un trabajo como este pretende proponer un sustento teórico a las observaciones empíricas y es importante realizar estudios con datos empíricos, utilizarlos en simulaciones, por ejemplo donde el tamaño de las distribuciones es empírico pero la distribución es al azar y donde se incluyan variables como la agregación u ocupación (Ney-Nifle & Mangel, 1999). Al comparar los resultados del trabajo teórico con el empírico puede haber cambios significativos y estos pueden tener diferentes explicaciones, que se pueden relacionar con las características muy particulares de la zona de estudio y el tamaño de la escala utilizada; un ejemplo de estas explicaciones son los procesos ecológicos a diferentes niveles y la historia evolutiva local y regional.

La forma de las curvas especies-área ha sido utilizada para determinar el área que se requiere para obtener una muestra adecuada de especies en una comunidad particular (Goodall, 1952; Hopkins, 1957; Cain & Castro, 1959;

Barkman, 1989), para caracterizar la estructura de una comunidad, para medir la riqueza de especies, para medir el efecto de disturbio dentro de las comunidades y para definir el tamaño apropiado de reservas naturales (Fisher *et al.*, 1943; Goodall, 1952; Preston, 1962). La ubicación de puntos de concentración de riqueza para un taxón o la coincidencia para múltiples taxa está íntimamente ligado a la escala de análisis; la ubicación de una reserva natural puede ser seleccionada con base en la máxima riqueza, y esto cambia el tamaño de la reserva o la escala de análisis (Lennon *et al.*, 2001). Por todo esto en biología de la conservación, este estudio sirve para predecir cambios en la diversidad de especies bajo escenarios donde hay una pérdida de hábitat. Sirve como una herramienta en el diseño de estrategias para la conservación de la diversidad biológica dentro de reservas geográficamente limitadas y ecosistemas fragmentados, ya que se estima la diversidad de especies en un área o en pequeños fragmentos (Brown & West, 2000; Lomolino, 2000).

Este trabajo se realizó con el fin de ampliar el conocimiento que se tiene de los patrones de diversidad y la distribución de las especies, y los mecanismos generadores de estos patrones.

APÉNDICE

p : la probabilidad de ocurrencia o proporción de especies, cuyo extent o área cruza el punto, intervalo o área, determinados por los valores dados en x dentro del dominio; para un punto $p = 2x - 2x^2$, para un intervalo $p = 2x_2 - x_2^2 - x_1^2$ y para un área $p = (2x_2 - x_2^2 - x_1^2)(2y_2 - y_2^2 - y_1^2)$.

$(p)(w)$: donde w es el total de especies en el dominio, es la diversidad esperada, para un punto, intervalo o área con probabilidad p .

\bar{p} : promedio de p de varios puntos; \bar{p} para una dimensión es la suma de un número infinito de valores de p , dividido entre el número de ellos dentro de un intervalo delimitado por b y a , como se ejemplifica en la gráfica.

$(\bar{p})(w)$: es el número de especies promedio que se pueden encontrar en el dominio, \bar{p} representa la proporción de especies promedio.

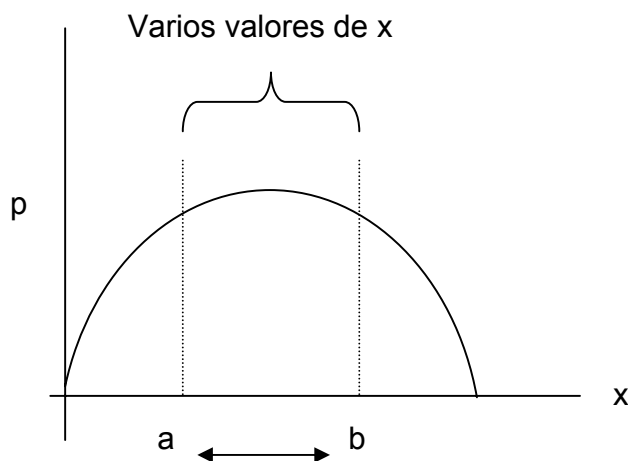


Figura 26. Distribución promedio (\bar{p}) de la probabilidad o proporción de especies en el intervalo (b,a) .

$$\text{Entonces } \bar{p} = \left[\int_a^b (2x - 2x^2) dx \right] / b - a = \frac{1}{b - a} \int_a^b (2x - 2x^2) dx$$

$$= \frac{1}{b - a} \int_a^b (2x - 2x^2) dx = \frac{2}{b - a} \int_a^b x(1 - x) dx$$

si $a=0$ y $b=1$

$$\bar{p} = \left\{ \frac{1}{3} (1)^2 [2 - 3] \right\} - \left\{ \frac{1}{3} (0)^2 [2(0) - 3] \right\} = \frac{1}{3}$$

REFERENCIAS

Arita, H.T. 2005. Range size in Mid-Domain models of species diversity. *Journal of Theoretical Biology*. 232: 119-126.

Arita, H.T., P. Rodríguez & E. Vázquez-Domínguez. 2005. Continental and regional ranges of North American. Rahbek & N.J. Gotelli mammals: Rapoport's rule in real and null worlds. *Journal of Biogeography*. 32: 961-971.

Arita, H.T. & P. Rodríguez. 2002. Geographic range, turnover and scaling of species diversity. *Ecography* 25: 541-550.

Arita, H.T. & P. Rodríguez. 2004. Local-regional relationships and the geographical distribution of species. *Global Ecology and Biogeography*. 13:15-21.

Arrhenius, O. 1921. Species and Area. *Journal of Ecology*. 4: 68-73.

Barkman, J.J. 1989. A critical evaluation of minimum area concepts. *Vegetatio*. 85: 89-104.

Bokma, F., J. Bokma & M. Mönkkönen. 2001. Random process and geographic species richness patterns: why so few species in the north?. *Ecography*. 24: 43-49.

Brown, J.H. & M.V. Lomolino. 1998. *Biogeography*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, MA.

Brown, J.H. & G.B. West. 2000. *Scaling in Biology*. Oxford University Press.

Cain, S.A. & G.M. de O. Castro. 1959. *Manual of vegetation analysis*. Harper, New York.

Cody, M.L. 1975. *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.

Colwell, R.K. & D.W. Winkler. 1984. A null model for null models in biogeography. Pages 344-359 in D.R. Strong, Jr., D. Simberloff, L.G. Abele, and A.B Thistle, eds. *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press, Princeton, N.J.

Colwell, R.K. & G.C. Hurtt. 1994. Nonbiological gradients in species richness and spurious Rapoport effect. *American Naturalist*. 144: 570-595.

Colwell, R.K. & D.C. Lees. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution*. 15: 70-76.

Colwell, R.K., C. Rahbek & N.J. Gotelli. 2004. The Mid-Domain Effect and Species Richness Patterns: What Have We Learned So Far?. *The American Naturalist*. 163 (3): E1-E23.

Colwell, R.K., C. Rahbek & N.J. Gotelli. 2005. The Mid-Domain Effect: There's a Baby in the Bathwater. *The American Naturalist*. 166 (5): E1249- E154.

Connor, E.F. & E.D. McCoy. 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist*. 113: 791-833.

Connor, E.F. & D. Simberloff. 1986. Competition, scientific method, and null models in ecology. *American Scientist*. 74: 155-162.

Diniz-Filho, J.A.F., C.E.R. de Sant' Ana, M.C. de Souza & T.F.L.V.B. Rangel. 2002. Null models and spatial patterns of species richness in South American Birds of prey. *Ecology Letters*. 5:47-55.

Durrett, R. & S. Levin. 1996. Spatial models for the species-area curve. *Journal of Theoretical Biology*. 179: 119-127.

Fisher, R.A., A.S. Corbet & C.B. Williams. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology*. 12: 42-58.

Fjeldsa, J. & J.C. Lovett. 1997. Geographical patterns of old and young species in African forest biota: the significance of specific montane areas as evolutionary centers. *Biodiversity and Conservation*. 6: 325-346.

Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*. 405: 220-227.

Gleason, H.A. 1922. On the relation between species and area. *Ecology*. 3: 158-162.

Goodall, D. W. 1952. Quantitative aspects of plant distribution. *Biological Review*. 27: 194-245.

Gotelli, N.J. & G.R. Graves. 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution, Washington, D.C.

Gotelli, N.J. 2001. Research frontiers in null model analysis. *Global Ecology and Biogeography*. 10: 337-347.

Harte, J. & A.P. Kinzig. 1997. On the implications of species-area relationships for endemism, spatial turnover and food-web patterns. *Oikos*. 80: 417-427.

Harte, J., Kinzig, A.P. & J. Green. 1999. Self-similarity in the distribution and abundance of species. *Science*. 284: 334-336.

Harte, J., Blackburn, T. & A. Ostling. 2001. Self-similarity and the relationship between abundance and range size. *The American Naturalist*. 157: 374-386.

Harvey, P.H., R.K. Colwell, J.W. Silvertown & R.M. May 1983. Null models in ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 14: 189-211.

Hawkins, B.A. & J.A.F. Diniz-Filho. 2002. The mid-domain effect cannot explain the diversity gradient of Nearctic birds. *Global Ecology and Biogeography*. 11: 419-426.

Hawkins, B. A., J. A. F. Diniz-Filho & A. E. Weis. 2005. The mid-domain effect and diversity gradients: is there anything to learn. *The American Naturalist*, 166: E140-E143.

He, F.L. & P. Legendre. 1996. On species-area relations. *American Naturalist*, 148: 719-737.

He, F.L. & P. Legendre. 2002. Species diversity patterns derived from species-area models. *Ecology*. 85: 1185-1198.

Hopkins, B. 1957. The concept of minimal area. *Journal of Ecology*. 45: 441-449.

Jetz, W., & C. Rahbek. 2001. Geometric constraints explain much of the species richness pattern in african birds. *Proceedings of National Academy of Sciences of the USA*. 98:5661-5666.

Jetz, W., & C. Rahbek. 2002. Geographic range size and determinants of avian species richness. *Science*. 297:1548-1551.

Koleff, P. & Gaston, K.J. 2001, Latitudinal gradients in diversity: real patterns and random models. *Ecography*, 24: 341-351.

Laurie, H. & J. A. Silander, Jr. 2002. Geometric constraints and spatial patterns of species richness: critique of range-based models. *Diversity and Distributions*. 8: 351-364.

Lees, D.C., C. Kremen & L. Andriamampiantina. 1999. A null model for species richness gradients: bounded range overlap of butterflies and other rainforest endemics in Madagascar. *Biological Journal of the Linnean Society*. 67: 529-584.

Leitner, W.A. & M.L. Rosenzweig. 1997. Nested species-area curves and stochastic sampling: a new theory. *Oikos*. 79: 503-512.

Lennon, J.J., P. Koleff, J.J.D. Greenwood & K.J. Gaston. 2001. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*. 70: 966-979.

Lomolino, M.V. 2000. Ecology's most general, yet protean pattern: the species-area relationship. *Journal of Biogeography*. 27: 17-26.

Losos, J.B. & D. Schluter. 2000. Analysis of an evolutionary species-area relationship. *Nature*. 408: 847-850

McArthur, R.H. 1957. On the relative abundance of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 43: 293-295.

McCain C. M. 2003. North American desert rodents: a test of the mid-domain effect in species richness. *Journal of Mammalogy*. 84 (3): 967-980.

Ney-Nifle, M. & M. Mangel. 1999. Species-area curves based on geographic range and occupancy. *Journal of Theoretical Biology*. 196: 327-342.

Pimm, S.L. & J.H. Brown. 2004. Domains of diversity. *Science*. 304: 831-833.

Preston, F.W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology*. 43: 185-215.

Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species richness patterns. *Ecology Letters*. 8: 224-339.

Ricklefs, R.E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*. 7: 1-15.

Romdal, T.S., R.K. Colwell & Rahbek C. 2005. The influence of band sum area, domain extent, and range sizes on the latitudinal mid-domain effect. *Ecology*. 86 (1): 235-244

Rosenzweig M.L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge, Cambridge University Press.

Scheiner, S.M., Cox, S.B., Willig, M.R., Mittelbach, G.G., Osenberg, C. & Kaspari, M. 2000. Species richness, species-area curves, and Simpson's paradox. *Evolutionary Ecology Research*. 2: 791-802.

Scheiner, S.M. 2003. Six types of species-area curves. *Global Ecology and Biogeography*. 12: 441-447.

Scheiner, S.M. 2004. A mélange of curves-further dialogue about species-area relationships. *Global Ecology and Biogeography*. 13: 479-484.

Schluter, D. & R.E. Ricklefs. 1993. Species diversity: an introduction to the problem. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*, University of Chicago Press.

Solé, R.V., S.C. Manrubia, M. Benton, S. Kauffman & P. Bak. 1999. Criticality and scaling in evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution*. 14: 156-160.

Storch D., A.L. Sizling & K.J. Gaston. 2003. Geometry of the species-area relationship in central European birds: testing the mechanism. *Journal of Animal Ecology*. 72: 509-519.

Strong Jr, D.R. 1980. Null hypotheses in ecology. *Synthese*. 43: 271-285.

Taylor, P.H. & S.D. Gaines. 1999. Can Rapoport's rule be rescued? Modeling causes of the latitudinal gradient in species richness. *Ecology*. 80: 2474-2482.

Tjorve, E. 2003. Shapes and functions of species-area curves: a review of possible models. *Journal of Biogeography*. 30: 827-835.

Webb, T.J & K.J. Gaston. 2000. Geographic range size and evolutionary age in birds. *Proceedings of the Royal Society of London B (Biological Sciences)*. 267: 1843-1850.

Williams, C.B. 1964. *Patterns in the balance of Nature and Related Problems in Quantitative Ecology*. New York: Academic Press.

Williams, C.B. 1943. Area and the number of species. *Nature*. 152: 264-267.

Willig, M.R. & Lyons S.K. 1998. An analytical model of latitudinal gradients of species richness with an empirical test for marsupials and bats in the New World. *Oikos*. 81: 93-98.

Wilson, M.V. & A. Shmida. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology*. 72: 1055-1064.

Zapata, F.A., K.J. Gaston & S.L. Chown. 2003. Mid-domain models of species richness gradients: assumptions, methods and evidence. *Journal of Animal Ecology*. 72: 77-690.d