



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOMEDICAS

Instituto de Ecología

ESCALAS, DIVERSIDAD BETA Y ÁREAS DE DISTRIBUCIÓN
DE LOS MAMÍFEROS DE AMÉRICA DEL NORTE.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

MERCEDES DEL PILAR RODRIGUEZ MORENO

DIRECTOR DE TESIS: DR. HÉCTOR T. ARITA W.

MÉXICO, D.F.

JULIO, 2006



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 mis hijos Carlos y Paula

A mis padres Mercedes y Arnaldo

Agradecimientos

Al Dr. Héctor Arita por todo el apoyo que me brindó durante el desarrollo de mis estudios de posgrado, por la confianza que depositó en mí y por su valiosa amistad. En estos años hemos desarrollado numerosos proyectos, además de este proyecto de tesis, lo cual ha sido una experiencia muy importante en mi desarrollo académico y profesional.

Al Comité Tutorial formado por Héctor Arita, Jorge Soberón y Andrés Christen, por su asesoría para el desarrollo de mi proyecto doctoral. Durante un buen tramo del doctorado, desarrollamos un proyecto paralelo a la tesis, las famosas Cuentas de Christen. Me siento privilegiada por haber tenido la oportunidad de trabajar en este equipo en el que tuvimos interesantes discusiones que retroalimentaron el desarrollo de la tesis.

A los miembros del jurado formado por Víctor Sánchez-Cordero, Patricia Koleff, Claudia Moreno, Enrique Martínez-Meyer, José Luis Villaseñor y Jorge Meave del Castillo, por su revisión y valiosos comentarios a esta tesis. El Dr. Héctor Hernández accedió amablemente a revisar mi trabajo. Agradezco sus interesantes comentarios y observaciones.

A la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) de la UNAM, por la beca otorgada durante el posgrado y por el apoyo económico que me brindaron para participar en distintos cursos, congresos y la estancia en Sheffield, Inglaterra.

Al personal académico y administrativo del Instituto de Ecología, en especial a Coca por su apoyo y a la Coordinación de Posgrado en Ciencias Biomédicas de la UNAM.

A mis compañeros de laboratorio, primero en Morelia, particularmente a mi amigo Luis Bernardo Vázquez y a Gabriela Guerrero, con quienes iniciamos la construcción de la base de datos de los mamíferos de América del Norte. A mis compañeros de laboratorio de Macroecología en el campus de la Ciudad de México, particularmente a Ella Vázquez y a Gerardo Rodríguez Tapia. A Gerardo le agradezco infinitamente su apoyo en la parte técnica para el manejo de la base de datos y en los análisis de datos.

También agradezco el apoyo y cariño que recibí de la familia Arita Noguez, Ana, Angela y Carolina, particularmente en la época en la que vivían en Morelia.

A la CONABIO, que financió la construcción de la base de datos de América del Norte, hoy disponible en la pagina web de la CONABIO.

A Raúl Jimenez, también de CONABIO, quien apoyó el desarrollo de un sistema de información semi-automatización de la construcción de la base de datos de América del Norte (SIGMA). En el desarrollo del sistema fue fundamental el trabajo y la dedicación de Lisbeth Franco, de la CONABIO.

Al grupo Betabiodiverso en pleno: Leticia Ochoa, Andrés Lira y Mariana Murguía. Ellos han sido una parte muy importante en la última fase del doctorado, ya que han aportado ideas nuevas que han enriquecido la discusión en torno a la diversidad beta, además de que han inyectado un entusiasmo renovador al trabajo.

A Kevin Gaston y al grupo Biome, por su apoyo durante mi estancia en la Universidad de Sheffield Inglaterra, en particular a Luis Bernardo Vazquez (de nuevo) y Barbara Goettsch. El trabajo que desarrolle ahí fue concebido como parte de este trabajo de tesis, sin embargo en la versión final de la tesis fue eliminado. De todas formas, mi paso por el laboratorio del Dr. Gaston fue muy importante en mi desarrollo académico.

Este trabajo de tesis no habría llegado a feliz término si no hubiera sido por la oportuna intervención de mis queridos amigos del Instituto de Biología Gerardo Herrera y Enrique Martínez-Meyer. Para ellos mi profundo agradecimiento.

A mis amigas Roxana Torres, Ella Vazquez, Meli Mandujano, Paty Koleff, Paty Balvanera, Claudia Moreno, Eli Whencke, Indira López-Bassols, Teresa Bosques, Mariana Rojas, Monserrat García, Angela Saldaña y Fernanda Figueroa. Todas ellas son muy importantes para mí.

También agradezco a Franz Mora y a CentroGeo por el apoyo que me han brindado en la última fase del desarrollo de este trabajo de tesis.

Finalmente quiero agradecer a mis hijos Carlos y Paula por su paciencia, apoyo y cariño y a mis padres Arnaldo y Mercedes por su apoyo incondicional de siempre.

Resumen

Se han reconocido al menos tres facetas distintas de la diversidad beta: como una medida del recambio de especies en gradientes ambientales, como una medida de la diferencia en la composición de especies entre distintos sitios o regiones y como una medida para identificar zona de transición entre distintas unidades ecológicas y geográficas. Existe una cuarta faceta, la de diversidad beta como factor de escalamiento de la diversidad, que ha sido incipientemente estudiada y que es en la que se centra este trabajo de tesis. El presente estudio tuvo como objetivos: 1) generar una metodología que permitiera analizar el escalamiento de la diversidad desde un enfoque de diversidad beta y 2) analizar los patrones de diversidad de los mamíferos de México y América del Norte utilizando este enfoque metodológico.

El primer objetivo quedó resuelto en el Modelo de Escalamiento (Capítulo 2), un conjunto de derivaciones matemáticas sencillas que retoma la fórmula multiplicativa propuesta por Whittaker (1960), donde la diversidad beta es el cociente entre la diversidad gamma y la diversidad alfa $\beta = S_\gamma / \bar{S}_\alpha$, y que relaciona esta fórmula con la relación especies-área (SAR). El modelo utiliza un procedimiento recursivo que incorpora escalas más pequeñas y utiliza como variable central el área de distribución de las especies. La metodología que se propone constituye una herramienta cualitativa poderosa, ya que permite analizar cualquier conjunto de datos de presencia – ausencia de especies, a cualquier rango de escalas, para cualquier grupo taxonómico, utilizando como parámetro la riqueza de especies. El modelo predice que si las pendientes que resultan al unir la diversidad de especies entre dos escalas son similares entre todos los cambios de escala, la diversidad beta sigue un patrón autosimilar.

El segundo objetivo se desarrolló en la segunda parte del Capítulo 2 y en el Capítulo 3. Los resultados obtenidos para los mamíferos de México en cuatro regiones de heterogeneidad ambiental contrastante no apoyan la hipótesis de la autosimilitud de la diversidad beta. Contrario a lo que predice el Modelo de Escalamiento, la diversidad beta fue menor a las escalas de análisis más pequeñas (cambio de escala de 10,000 km² a 2,500 km²). La diversidad beta varió dependiendo de la región analizada; fue mayor en el Eje Neovolcánico, la región más heterogénea de las cuatro regiones analizadas y fue menor en la Península de Yucatán, la región menos heterogénea.

Se analizó la diversidad beta de los mamíferos de México en un contexto continental (desde Canadá y Alaska hasta sur de México) utilizando la equivalencia matemática entre la riqueza promedio de especies de una región y el área de distribución promedio de las especies que se derivada del Modelo de Escalamiento. Se puso a prueba la hipótesis de covariación, la cual establece que la diversidad de especies debería seguir el mismo patrón latitudinal, independientemente de la escala de análisis. La hipótesis también predice la ausencia de gradientes en la diversidad beta, en el área de distribución regional y en la pendiente z de la relación especies-área. Se encontró un patrón contrastante entre los mamíferos no-voladores y los murciélagos de América del Norte. Para los mamíferos no-voladores se rechazó la hipótesis de covariación ya que, si bien el número de especies a ambas escalas aumentó hacia latitudes tropicales del continente, el aumento fue más acelerado a la escala regional. Para este grupo, la diversidad beta resultó mayor hacia las latitudes tropicales, al mismo tiempo que el promedio del área de distribución regional disminuyó y la z , la pendiente de la relación especies-área fue mayor en las latitudes tropicales. En contraste con los mamíferos no-voladores, los murciélagos no mostraron una desviación significativa de las predicciones

generadas a partir de la hipótesis de covariación. A las dos escalas, la diversidad de especies siguió una tendencia de aumento hacia las latitudes tropicales y no fue posible demostrar un gradiente latitudinal en la diversidad beta, en el área de distribución regional ni de la pendiente z de la relación especies-área. La elevada diversidad de mamíferos no-voladores de las zonas tropicales de América del Norte es resultado del aumento de beta, más que de la diversidad de especies a escalas locales. En los murciélagos, en cambio, el gradiente de diversidad es resultado del aumento de la diversidad a distintas escalas. Las diferencias en los patrones de ambos grupos sugieren que las causas que explican el gradiente de diversidad son distintas para ambos grupos y que estas causas están finalmente determinadas por diferencias en los patrones de distribución geográfica de las especies.

Abstract

At least three facets of beta diversity have been broadly recognized: as the species turnover along environmental gradients, as the difference in species composition between sites and as a way to detect zones of ecological or geographical transition. A fourth facet, beta diversity as a scaling factor of biodiversity has been poorly studied. This thesis work is focused in this aspect of the beta diversity and the mains were: 1) to generate a method to analyze the scaling of diversity and 2) to apply that method to analyze the patterns of diversity of mammals of Mexico and North America.

The first purpose was fulfilled by proposing the Scaling Model (Chapter 2), which is a set of simple analytical derivations based on the multiplicative formula of Whittaker (1960), where beta diversity is the ratio between gamma diversity and alpha diversity $\beta = S_\gamma / \bar{S}_\alpha$, and which relates this formula with the species-area relationship (SAR). The model uses a recursive procedure to incorporate increasingly smaller scales, and uses the average distribution range as the main variable. This method is a robust qualitative tool given that it can be apply to any set of presence-absence set of data, for any spatial scale and for any taxonomical group, using species richness as the unique parameter. The model predicts that if the slope of a straight line connecting two adjacent points is constant through all the scales, beta diversity is scale-invariant.

The second aim was developed in chapters 2 and chapter 3. The analyses for four Mexican regions with contrasting environmental conditions did not support the hypothesis of scale invariance of beta diversity. Contrarily to expectation, beta diversity was not scale-invariant within each region, being lower at the smaller scales (10,000 km² a 2,500 km²). Also, there was a geographic variation in beta diversity, being higher in central Mexico, the most heterogeneous region, and lower in the flat homogeneous Yucatan peninsula.

We analyzed the patterns of diversity of the North American mammals (from North Canada and Alaska to south of Mexico) by applying the mathematical equivalence between species richness and range size obtained in the Scaling Model. We tested the hypothesis of covariation, which states that the gradient of species diversity should show the same pattern regardless of the scale of analysis. The hypothesis implies that there should be no gradients of beta diversity, of regional range size within regions, and of the slope of the species-area curve. For the fauna of North American mammals, we found contrasting results for bats and non-volant species. We could reject the hypothesis of covariation for non-volant mammals, for which the number of species increased towards lower latitudes, but at different rates depending on the scale. Also, for this group, beta diversity was higher at lower latitudes, the regional range size within regions was smaller at lower latitudes, and z , the slope of the species-area relationship was higher at lower latitudes. Contrarily bats did not show significant deviations from the predictions of the hypothesis of covariation: at two different scales, species richness showed similar trends of increase at lower latitudes, and no gradient could be demonstrated for beta diversity, for regional range size, and for the slopes of the species-area curve. Our results show that the higher diversity of non-volant mammals in tropical areas of North America is a consequence of the increase in beta diversity and not of higher diversity at smaller scales. In contrast, the diversity of bats at both scales is higher at lower latitudes.

Capítulo 1
Introducción General

Indice

Agradecimientos	<i>i</i>
Resumen	<i>iii</i>
Capítulo 1. Introducción general.....	1
Capítulo 2. Modelo de escalamiento	17
Capítulo 3. La hipótesis de covariación... ..	29
Capítulo 4. Discusión general	40
Glosario de términos.....	55
Anexo: Lista de especies de mamíferos de América del Norte.....	59

Introducción general

El estudio de los patrones de distribución y de los patrones de diversidad de especies ha sido particularmente importante en ecología y biogeografía desde mediados del siglo pasado (Darlington 1957). Una diferencia respecto a la forma en que tales patrones se estudiaban hasta hace algunos años es que ahora es cada vez más común tomar en consideración el efecto de la escala en los análisis tanto de los patrones de distribución (Rahbek 2005) como de diversidad de especies (Whittaker *et al.* 2001).

El efecto de la escala es relevante al menos por tres razones. En primer lugar, los resultados que obtenemos al estudiar un patrón pueden ser sensibles a la escala de observación. El ejemplo clásico que ilustra este aspecto es el trabajo de Brown y Nicoletto (1991), en el que se analiza la forma de la distribución de frecuencias de las masas corporales de los mamíferos de América del Norte a tres escalas: continental, biomas y hábitats. Dicho estudio mostró que la forma de la distribución es distinta en cada escala: log-normal, uniforme y distribución intermedia, respectivamente. Otra razón por la que es relevante incorporar el efecto de la escala, es que las variables que explican los patrones que observamos pueden ser distintas, dependiendo de la escala de análisis. Un ejemplo es la relación positiva que existe entre la productividad y la diversidad de especies. El hecho de que algunos estudios hayan mostrado una relación lineal entre ambas variables, mientras que otros mostraban una relación sigmoideal, provocó una discusión en torno a cuál era la verdadera forma de la relación entre las dos variables. Esta discusión quedó resuelta al hacerse explícito que se trataba de un asunto de escalas, ya que mientras la relación lineal corresponde a datos tomados a escalas regionales, a escalas menores, la relación presenta un pico de máxima diversidad a niveles intermedios de productividad, a partir del cual disminuye hacia valores menores de diversidad (Wright *et al.* 1993). Una tercera razón por la cual se estudia el efecto de la escala en los patrones de diversidad, es porque el escalamiento (*scaling*) de la diversidad de especies es, en sí, un objeto de estudio en ecología (Levin 1992, Brown y West 2000). Este enfoque se inserta en una tendencia nueva que consiste en la búsqueda de regularidades en una amplia gama de escalas, con miras a encontrar principios fundamentales que expliquen en complejo fenómeno de la diversidad (Brown y West 2000, Allen *et al.* 2002, Brown *et al.* 2002).

Este trabajo de tesis se enmarca en el último enfoque, y tiene como objetivo principal desarrollar una propuesta conceptual y metodológica para el estudio de escalamiento de la diversidad. El segundo objetivo es aplicar la metodología generada para analizar los patrones de diversidad de los mamíferos de México y de América del Norte desde la perspectiva de la diversidad beta.

Diversidad beta como factor de escalamiento

De acuerdo con Koleff (2002) y otros autores (Pharo *et al.* 1999, Koleff *et al.* 2003), la diversidad beta puede ser definida de distintas formas, ya que existen distintas facetas en este componente de la diversidad. En su sentido original, la diversidad beta se definió como la tasa de recambio de especies en un gradiente ambiental (Whittaker 1960, 1972), haciendo clara referencia a un concepto que tiene que ver con cambios en la composición de especies en cualquier tipo de gradientes, altitudinales, latitudinales, o de otro tipo. Otra faceta ampliamente conocida es la que se refiere a la diversidad beta como una medida de la diferencia en la composición de especies entre comunidades, o sitios o cualquier unidad de muestreo seleccionada (Vellend 2001, Magurran 2004) (ver Glosario de términos). Una tercera faceta es la de diversidad beta como una medida para detectar zonas de transición en distintos hábitats o unidades geográficas mayores: aquellas zonas donde la diversidad beta es mayor corresponden a los lugares donde existe una mezcla de especies de uno y otro hábitat o región (Williams 1996, Gaston *et al.* 2002).

Una cuarta faceta menos reconocida es la de diversidad beta como factor de escalamiento de la diversidad. El primer antecedente relacionado con esta faceta lo constituye la formulación original de Whittaker (1960). Whittaker (1960) propuso que la diversidad beta es el cociente entre la diversidad gamma y la diversidad alfa promedio ($\beta = S_\gamma / \bar{S}_\alpha$) y define dos escalas espaciales distintas, la diversidad gamma (que es el número de especies a nivel regional) y la diversidad alfa (que es el promedio del número de especies a un nivel local). A pesar que en la formulación hace referencia a dos escalas espaciales, la propuesta no estuvo acompañada del concepto de escalamiento de la diversidad. Esta fórmula es una de las más utilizada en el contexto del estudio de la diversidad beta en sus otras tres facetas (Vellend 2001, Koleff 2002, Koleff *et al.* 2003) y en particular Whittaker la empleó para analizar el recambio de especies en gradientes altitudinales.

El segundo antecedente de la diversidad beta como factor de escalamiento corresponde al trabajo de Wilson y Shmida (1984) y de Shmida y Wilson (1985). Estos autores hicieron explícita la idea de que la forma en que la diversidad a una escala determinada se relaciona con la diversidad a una escala mayor, es la diversidad beta. Dos ‘inventarios’ de especies tomados a escalas distintas se parecerán entre sí o no, dependiendo de este factor de escalamiento. Los inventarios se parecerán menos si la diversidad beta es alta y, por el contrario, en el caso extremo de que no haya diferencia en las especies presentes a las dos escalas, la diversidad beta es nula (Shmida y Wilson 1985). Una idea similar es propuesta por Anderson y Marcus (1993), con la diferencia de que ellos no utilizan el concepto de diversidad beta.

La formalización de la diversidad beta como factor de escalamiento se encuentra en el enfoque regional – local (SRSL) de Cornell y Lawton (1992). Este enfoque es una propuesta conceptual y metodológica que surge de la ecología de comunidades como una forma de investigar los factores que explican la diversidad a escala local (hábitats, sitios), o a escala regional (provincias, biomas) (Ricklefs 1987, Cornell y Lawton 1992). El modelo propone que la diversidad beta es el factor que define la relación entre la diversidad local y la diversidad regional, ya que dependiendo de la diversidad beta de la región bajo estudio, cuando graficamos la diversidad local (promedio de especies que se encuentran en los sitios que forman la región) en función de la diversidad regional (número total de especies de una región), podemos obtener una relación lineal (Tipo I) o una función de saturación (Tipo II) (Srivastava 1999). En este sentido, el modelo de Cornell y Lawton (1992), es conceptualmente similar a la idea de Wilson y Shmida (1984), con la diferencia que estos últimos se refieren a inventarios de áreas de tamaños sucesivamente más grandes (en lugar de sólo las dos escalas a las que se refieren Cornell y Lawton (1992)). La diversidad de inventarios referida a escalas de muestreo pequeñas (parcelas de muestreo de $10^2 - 10^4 \text{ m}^2$ para vegetación, el grupo de estudio de Wilson y Shmida), en la terminología del estudio de diversidad beta es la diversidad alfa (Whittaker 1960), que, al mismo tiempo, puede ser equiparable a la diversidad local de Ricklefs (1987). Por otra parte, la misma diversidad de inventarios, pero referida a áreas de estudio extensas (escala espacial de $10^6 - 10^8 \text{ m}^2$ para Wilson y Shmida), es equivalente a la diversidad gamma de Whittaker (1960) y puede ser sinónimo de diversidad regional, en el sentido de Ricklefs (1987) (que lo refiere a hábitats o a

regiones). Dependiendo del contexto, es válido utilizar cualquiera de estas definiciones (ver Glosario de términos). Por otro lado, el tamaño de la unidad de análisis puede variar, ya que el muestreo que se realice a escala local o regional depende del grupo que se esté estudiando y de los objetivos del mismo (Whittaker *et al.* 2001).

Diversidad beta y área de distribución de las especies

Una manera de entender a la diversidad beta como factor de escalamiento es a través del área de distribución de las especies. El área de distribución de las especies, en su definición más general se refiere a la extensión geográfica que ocupa una especie (Brown *et al.* 1996, Gaston 1996, 2003) (ver otras definiciones en el Glosario de términos). Si imaginamos que un conjunto de especies se distribuye cada una en una región definida por nosotros, lo que se observaría es que algunas especies ocupan una gran parte de la región, que algunas ocupan proporciones pequeñas, que el área de distribución de ciertas especies se superponen en una gran parte de su distribución, o que no hay superposición en las distribuciones de las especies (Rapoport 1975) (Figura 1).

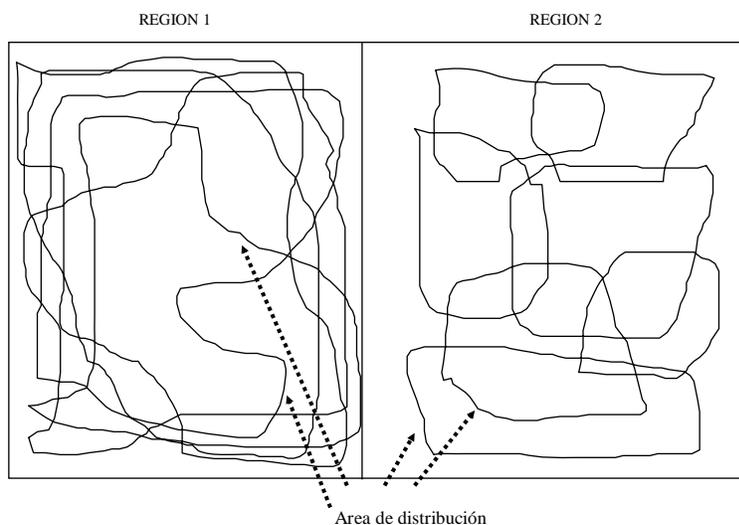


Figura 1. Representación gráfica de dos regiones hipotéticas donde las especies presentan patrones contrastantes de distribución. Mientras que en la Región 1 las especies tienden a ocupar áreas de distribución extensas (y por lo tanto hay un alto grado de superposición en las áreas de distribución), en la Región 2 las especies tienden a tener áreas de distribución reducidas (y la superposición de las áreas de distribución es baja).

Una forma de imaginarnos la diversidad beta a una escala determinada, sería colocando un par de ventanas imaginarias en esta región y medir la diversidad beta entre el conjunto de especies de estas ventanas, por ejemplo, con algún índice de similitud. Si las especies de ese conjunto tienen áreas de distribución extensas, es decir, que ocupan una alta proporción de la región, la diversidad beta entre esos conjuntos de especies sería baja, ya que las especies que encontramos en un sitio y otro serían prácticamente las mismas. Pero si comparamos la diversidad beta entre dos sitios en la región donde las especies ocupan áreas de distribución pequeñas, en este caso encontraríamos que la diversidad beta es alta, ya que se compartirían pocas especies entre los dos sitios (Figura 2).

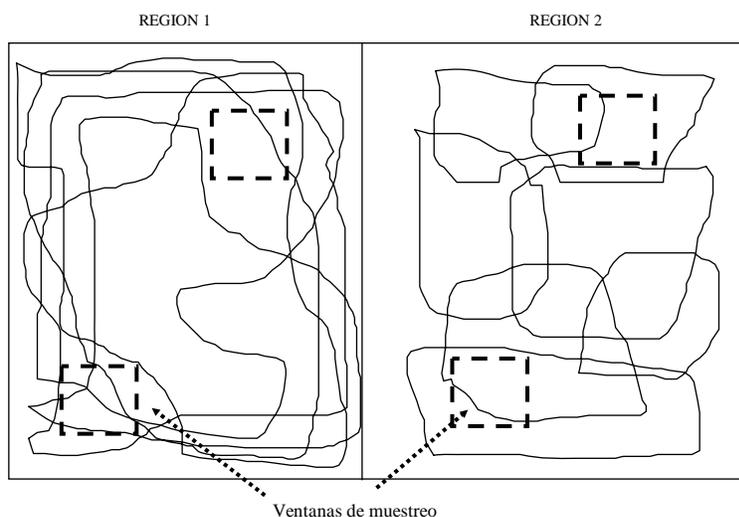


Figura 2. Si comparamos dos sitios dentro de cada región, encontramos patrones de diversidad beta contrastantes en cada región. Mientras que en la Región 1, que es donde el grado de superposición en la distribución de las especies es elevado, la diversidad beta es baja (las especies que encontramos en un sitio y otro son prácticamente las mismas), en la Región 2 la diversidad beta es alta (las especies que encontramos en un sitio son distintas a las del otro sitio).

Si este razonamiento queda claro para una escala espacial, entonces se puede hacer el ejercicio para dos o más escalas. En este caso, también nos imaginamos ambas regiones, sólo que en lugar de imaginarnos dos ventanas ubicadas en distintas partes de la región, nos centramos en una de las ventanas y nos imaginamos una ventana más grande colocada arriba de la ventana original, y nuevamente calculamos la diversidad beta. Si medimos la diversidad

beta entre dos ventanas de distinto tamaño en la región donde las especies tenían área de distribución extensas (y por lo tanto la superposición entre las áreas era grande), entonces la composición de especies a una escala u otra será muy parecida, y por lo tanto la diversidad beta sería baja. Si, por el contrario, medimos la diversidad beta en una región donde las áreas de distribución son pequeñas y hay poca superposición entre especies, en la medida que hacemos una ventana más grande, ‘aparecen’ especies que no estaban en la ventana más pequeña y, por lo tanto, la diversidad beta sería alta entre esas dos escalas (Figura 3).

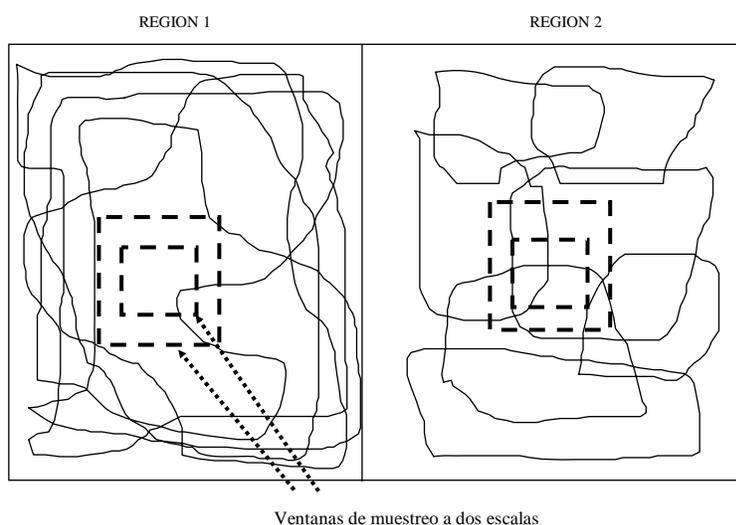


Figura 3. Representación gráfica de la diversidad beta como factor de escalamiento de la diversidad. En la Región 1, en la medida que hacemos más grande la ventana de muestreo, el número de especies ‘nuevas’ que aparecen en la muestra es reducido, es decir, la diversidad beta es baja. En la Región 2, en la medida que aumentamos el tamaño de la ventana de muestreo aparecen numerosas especies nuevas en la muestra y por lo tanto la diversidad beta es alta.

Este razonamiento deja claro que existe una relación directa entre el área de distribución de las especies y la diversidad beta. Si calculamos el promedio de las áreas de distribución de las especies de la región, veremos que la diversidad beta es el inverso de ese promedio, es decir, mientras más extensas son en promedio las áreas de distribución, menor es la diversidad beta y viceversa. Con el razonamiento de las ventanas es posible entender la idea de los inventarios de Wilson y Shmida (1984) en términos del área de distribución de las especies. Si medimos la diversidad de inventario a determinadas escalas de análisis; sitios,

hábitats, eco-regiones, biomas, etc., aparecerán más especies en los inventarios más grandes, dependiendo de cómo está operando el factor de escalamiento, que a final de cuentas dependerá de cómo estén distribuidas las especies en el espacio. En este trabajo de tesis se formaliza esta idea (Routledge 1977, Harrison *et al.* 1992, Soberón y Rodríguez inédito) y esta formalización es una de las piezas clave en la conceptualización de la diversidad beta como factor de escalamiento y para su aplicación en un modelo general para analizar la diversidad.

Diversidad beta y la relación especies-área

La relación especies-área (SAR por sus siglas en inglés) expresa que hay una relación positiva entre el número de especies y el área o tamaño de la región y que esta relación se ajusta a una función potencia $S(A) = kA^z$ donde S es el número de especies, A es el tamaño de la región, k es una constante y z la pendiente de la recta (Rosenzweig 1995). Varios antecedentes indicaban que la SAR podía ser integrada a una metodología para analizar el escalamiento de la diversidad. Algunos autores señalaban que la pendiente z de la SAR contenía información sobre la diversidad beta de las regiones incluidas en el análisis. Así, pendientes relativamente poco inclinadas de una SAR indican que a medida que se aumenta el tamaño del área de muestreo, se añaden relativamente pocas especies nuevas. Por el contrario, pendientes con mayor inclinación, indican que, a medida que se aumenta el área de muestreo, aparecen numerosas especies nuevas (Caswell y Cohen 1993, Westoby 1993, Rosenzweig 1995).

El área de distribución de las especies es una variable que está implícita en la SAR y se puede visualizar extendiendo la idea de las ventanas de análisis de distinto tamaño que se explicaban en párrafos anteriores: las pendientes poco inclinadas corresponderían a la región donde las especies ocupan una alta proporción de la región (diversidad beta baja); las pendientes de mayor inclinación corresponden al caso en el que las especies ocupan en promedio área de distribución restringidas. Bajo este razonamiento, la SAR se integró al modelo a través del área de distribución de las especies retomando elementos conceptuales y metodológicos de la SAR.

Modelo de escalamiento

La forma en que se integraron los tres elementos: diversidad beta, SAR y la variable central, área de distribución, fue a través del desarrollo de un modelo que se denominó

Modelo de Escalamiento (ME). En el Capítulo 2 se explican las bases conceptuales y se explica con detalle el desarrollo analítico del ME (Arita y Rodríguez 2002).

Un resultado intermedio del desarrollo analítico del modelo fue la obtención de la igualdad matemática existente entre el área de distribución de las especies y la riqueza de especies. La utilidad de esta igualdad radica en que el ME permite obtener el promedio del tamaño del área de distribución de las especies de manera indirecta, a través del conteo de la riqueza de especies. De esta forma, los parámetros que se utilizan en el modelo son relativamente más sencillos de obtener, ya que lo que se utiliza en la riqueza de especies promedio a cada escala de análisis.

El ME se constituye, de esta forma, como una herramienta compleja y sencilla al mismo tiempo. Compleja, porque es la síntesis de varios conceptos clave en macroecología y ecología de comunidades; simple, porque el escalamiento de la diversidad puede ser analizado visualmente en unas gráficas donde se resume información de la riqueza de especies promedio a distintas escalas, la diversidad beta a cada cambio de escalas (el valor de la pendiente que une dos puntos) y la diversidad gamma. El ME es también simple porque permite hacer una predicción directa: si la riqueza de especies, en función del tamaño del área se ajusta a una función potencia, entonces la diversidad beta no varía con la escala (se observan líneas rectas entre la escala mayor y la escala menor). Como en todo modelo, las desviaciones de los datos empíricos en relación con esta recta indican que la diversidad beta varía con la escala y, entonces, habrá escalas en las que la diversidad beta sea mayor o menor que en otras. El valor heurístico de este tipo de resultados radica en que, de encontrarse un patrón escala invariante en la diversidad beta, estaríamos encontrando regularidades que hablarían de fenómenos generalizables para explicar el escalamiento de la diversidad. Por el contrario, resultados donde el patrón varía con la escala, nos ayudarían a plantearnos nuevas preguntas y a generar hipótesis acerca de los factores que explican la diversidad en general y del escalamiento de la diversidad en particular.

Diversidad beta y el gradiente latitudinal de diversidad de especies

El gradiente latitudinal de riqueza de especies es el patrón más extensamente conocido y documentado en macroecología y en biogeografía (Willig *et al.* 2003, Hillebrand 2004). Esta regularidad en la que el número de especies aumenta conforme nos acercamos al ecuador

se ha observado en distintas regiones, en distintos grupos taxonómicos y a una gran variedad de escalas espaciales (Hillebrand 2004). Sin embargo no existe un consenso en las variables o factores que podrían estar explicando el patrón y aspectos fundamentales relacionados con la descripción del patrón, como son el efecto de la escala de análisis y el papel de la diversidad beta, no han sido suficientemente estudiados.

La equivalencia matemática entre la riqueza promedio de especies y el área de distribución promedio derivada del ME sirvió como base conceptual para generar lo que denominamos la hipótesis de covariación. Con esta hipótesis se exploró el gradiente de diversidad de especies a través de la diversidad beta y se integraron distintas variables macroecológicas: riqueza de especies, área de distribución, diversidad beta y relación especies-área.

Mamíferos de México y de América del Norte

El segundo objetivo de la tesis, fue aplicar el ME y elementos derivados del modelo para analizar los patrones de diversidad de los mamíferos de México y de América del Norte. América del Norte se definió como la región comprendida entre el norte de Canadá y Alaska, hasta Panamá y se le denomina como 'continente'.

Son varias las razones que motivaron a seleccionar a los mamíferos de México y de América del Norte como el objeto de estudio en este trabajo. La razón principal fue situar el estudio de los mamíferos de México en un contexto continental y de esta forma darle continuidad a un programa de trabajo que se ha centrado en el estudio de los patrones de diversidad y distribución de los mamíferos de México (Arita *et al.* 1997, Rodríguez *et al.* 2003, Arita y Rodríguez 2004). Por otra parte, los inventarios de las especies presentes en México y en el continente son completos, además de que las áreas de distribución histórica de los mamíferos (*i.e.*, sin considerar los cambios originados por la presencia del hombre en tiempos recientes) son bien conocidas (Wilson y Ruff 1999) (ver anexo Listado de especies de mamíferos de América del Norte). Esta característica reduce las posibilidades de cometer errores debido a un muestreo parcial o sesgado. Por otro lado, desde el estudio clásico de Simpson (1964) hasta trabajos más recientemente (Lyons y Willig 2002), los mamíferos de América del Norte han sido un grupo modelo para el análisis de los patrones espaciales de diversidad de especies.

Los mamíferos de México son particularmente diversos ya que se encuentra el 10% de la mastofauna mundial, es decir, alrededor de 450 especies sin incluir a los mamíferos marinos (Ramírez-Pulido *et al.* 2005). Los patrones de riqueza de especies dentro del país han sido ampliamente estudiado desde diferentes enfoques (Ceballos y Navarro 1991, Fa y Morales 1993, Ramírez-Pulido y Castro-Campillo 1994, Arita *et al.* 1997, Ceballos *et al.* 1998) y este grupo taxonómico es uno de los escasos grupos para los que se cuenta con estudios desde una perspectiva de diversidad beta (Moreno y Halffter 2001, Rodríguez 1999, Rodríguez *et al.* 2003). Se conoce, por ejemplo, que a nivel de regiones mastofaunísticas, aquellas que sobresalen por su elevada riqueza de especies, como son la Región de Oaxaca y la Región de Chiapas, no corresponden a aquellas en las que la diversidad beta es mayor; por el contrario, regiones de grandes extensiones y relativamente baja riqueza de especies como es la región Tamaulipeca, presentan los mayores niveles de diversidad beta (Rodríguez *et al.* 2003).

Sin embargo, estos análisis no fueron diseñados para analizar el efecto del área y efecto de la heterogeneidad ambiental en la diversidad beta. En otras palabras, el tamaño de las regiones mastofaunísticas varía considerablemente entre una región y otra, de manera que no es posible discernir, por ejemplo, en qué grado la elevada diversidad beta de la región Tamaulipeca es resultado del gran tamaño de la región. Tampoco es posible distinguir el efecto de la heterogeneidad espacial en los patrones de diversidad beta intra e inter-regiones mastofaunísticas. En la segunda parte del Capítulo 2 se utiliza el modelo de escalamiento para analizar la diversidad de mamíferos de México considerando estos dos aspectos, tamaño de la unidad de análisis, a través de la hipótesis de autosimilitud, y heterogeneidad espacial.

Otro patrón bien estudiado en los mamíferos de México es el gradiente latitudinal de diversidad beta. Se conoce que, si bien existe un claro aumento en el número de especies de mamíferos conforme avanzamos hacia el sur del país, la diversidad beta es mayor en las latitudes intermedias del país, correspondiente al Eje Neovolcánico Transversal (Rodríguez *et al.* 2003). Sin embargo, debido a la escala geográfica a la que se realizaron los análisis, no es posible conocer qué tan elevada es la diversidad beta de los mamíferos de México si se compara con el resto del continente. Más aún, los análisis de diversidad beta que consideran a todo el continente no reportan información correspondiente a México (Kaufman 1998).

En el tercer capítulo se estudia el gradiente latitudinal de diversidad de los mamíferos de América del Norte desde la perspectiva de la diversidad beta (Rodríguez y Arita 2004). La hipótesis de covariación que se explora en este capítulo dio lugar a seis predicciones que fueron probadas con datos empíricos de los mamíferos de América del Norte (Rodríguez y Arita 2004). Los resultados obtenidos en este estudio constituyen una demostración del efecto de la escala en el gradiente latitudinal de riqueza de especies y del claro papel de la diversidad beta en estos resultados. En este capítulo también se muestra que variables fundamentales como la diversidad beta y la pendiente z de la SAR están determinadas en última instancia por el patrón de distribución espacial de las especies y, más específicamente, por el promedio del área de distribución. El factor último que determina los patrones de distribución y el escalamiento de la diversidad a grandes escalas es el arreglo de las especies en el espacio continental. En otras palabras, en el centro de la discusión de los patrones de diversidad a gran escala está la pregunta básica postulada por la macroecología, es decir, cómo las especies comparten sus recursos a las escalas regional y continental (Rapoport 1975, Brown 1995).

Referencias

- Allen, A. P., J. H. Brown & J. F. Gillooly. 2002. Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science* 97: 378-386.
- Anderson, S. & L. F. Marcus. 1993. Effect of quadrat size on measurement of species density. *Journal of Biogeography* 20: 421-428
- Arita, H. T., & P. Rodríguez. 2002. Geographic range, turnover rate and the scaling of species diversity. *Ecography* 25: 541-553.
- Arita, H. T. y G. Rodríguez, 2004. *Patrones geográficos de diversidad de los mamíferos terrestres de América del Norte*. Instituto de Ecología, UNAM. Base de datos SNIB-Conabio proyecto Q068. México, D. F.
- Arita, H.T., F. Figueroa, A. Frisch, P. Rodríguez & K. Santos del Prado. 1997. Geographical range size and the conservation of Mexican mammals. *Conservation Biology* 11:92-100.
- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, J. H. & P. F. Nicoletto. 1991. Spatial scaling of species composition: body masses of North American land mammals. *American Naturalist* 138: 1478-1512.
- Brown, J. H. & G. B. West. 2000. *Scaling in biology*. Oxford University Press, Oxford, USA.
- Brown, J. H., G. C. Stevens & D. M. Kaufman. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 597-623.
- Brown, J. H., V. J. Gupta, B. Li., B. T. Milne, C. Restrepo & G. B. West. 2002. The fractal nature of nature: power laws, ecological complexity and biodiversity. *Philosophical Transaction of the Royal Society Biological Sciences London B* 357: 619-626.
- Caswell, H. & J. E. Cohen. 1993. Local and regional regulation of species-area relations: a patch-occupancy model. In: Ricklefs, R. E. and Schluter, D. (eds.), *Species diversity in*

ecological communities: historical and geographical perspectives. University of Chicago Press, Chicago, pp. 99-107.

Ceballos, G & D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals. In: M. Mares, M. and Schmidly, D. J. (eds). *Latin American mammalogy: History, diversity and conservation*. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma, pp. 167-198

Ceballos, G., R.A. Medellín & P. Rodríguez. 1998. Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: mammalian diversity, endemism and endangerment. *Ecological Applications* 8: 8-17.

Cornell, H. V. & 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.

Darlington, P. J., Jr. 1957. *Zoogeography: the geographical distribution of animals*. John Wiley & Sons, New York.

Fa, J. E. & L. M. Morales. 1993. Patterns of mammalian diversity in Mexico. In: Ramamoorthy, T.P., Bye, A., Lot, A. and Fa, J. E. (eds). *The biological diversity in Mexico, origins and distribution*. Oxford University Press, Oxford, pp. 319-361.

Gaston, K. J. 1996. Species-range-size distributions: patterns, mechanisms and implications. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 197-201.

Gaston, K. J. 2003. *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford University Press, Oxford.

Gaston, K. J., A. S. L. Rodrigues, V. J. van Rensburg, P. Koleff & S. L. Chown. 2002. Complementary representation and zones of ecological transition. *Ecology Letters* 4: 4-9.

Harrison, S., S. Ross y J. H. Lawton. 1992. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology* 67: 151-158.

- Hillebrand, H. 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist* 163: 192-211.
- Kaufman DM. 1998. The structure of mammalian faunas in the New World: from continents to communities. PhD thesis. Univ. New Mexico, Albuquerque. 130 pp.
- Koleff, P. 2002. *Species turnover: patterns and distribution*. Thesis. Departement of Animal Ecology, University of Sheffield. Sheffield UK.
- Koleff, P., K. J. Gaston & J. J. Lennon. 2003. Measuring beta-diversity for presence absence data. *Journal of Animal Ecology* 72: 367-382.
- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale ecology. *Ecology* 73: 1659-1673.
- Lyons, K. S. & M. R. Willig. 2002. Species richness, latitude and scale-sensitivity. *Ecology* 8: 47-58.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Oxford: Blackwell Science, Oxford.
- Moreno, C.E. & G. Halffter. 2001. Spatial and temporal analysis of alpha, beta, and gamma diversities of bats in a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation* 10:367-382.
- Pharo, E. J., Beattie, A. J. & D. Binns. 1999. Vascular plant diversity as a surrogate for bryophyte and lichen diversity. *Conservation Biology* 13: 282-292.
- Ramírez-Pulido, J. & A. Castro-Campillo. 1993. Diversidad mastozoológica de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. Volumen Especial (XLIV):413-427.
- Ramírez-Pulido, J., J. Arroyo-Cabrales, A. Castro-Campillo. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana* 21: 21-82.
- Rapoport, E. H. 1975. *Areografía: Estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica, México, D. F.

- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8: 224-239.
- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-171.
- Rodríguez, P. 1999. Patrones geográficos de diversidad alfa y beta en los mamíferos de México. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Rodríguez, P. & H. T. Arita. 2004. Beta diversity and latitude in North American mammals: testing the hypothesis of covariation. *Ecography* 27: 547-556.
- Rodríguez, P., J. Soberón & H. T. Arita. 2003. El componente beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zoológica, Nueva Serie* 89: 241-259.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press.
- Routledge R. D. 1977. On Whittaker's components of diversity. *Ecology*, 58: 1120-1127.
- Shmida, A. & M. V. Wilson. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12: 1-20.
- Simpson, G. G. 1964. Species density of North American Recent mammals. *Systematic Zoology* 13: 57-73.
- Soberón, J. & P. Rodríguez (inédito). Environmental correlates of alpha and beta diversity for Mexican mammals.
- Vellend, M. 2001. Do commonly used indices of b-diversity measure species turnover? *Journal of Vegetatio Science* 12: 545-547.
- Westoby, M. 1993. Biodiversity in Australia compared with other continents. In: Ricklefs, R. E. and Schluter, D. (eds.), *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. Univ. of Chicago Press, Chicago, pp. 170-177.

- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monograph* 30: 279-338.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- Whittaker, R. J., K. J. Willis & R. Field. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28: 453-470.
- Williams, P. H. 1996. Mapping variations in the strength and breadth of biogeographic transition zones using species turnover. *Proceed. Roy. Soc. Lond. B* 263: 579-588.
- Willig, M. R., D. M. Kaufman & R. D. Stevens. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 273-309.
- Wilson, M. B. & A. Shmida. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology* 72: 1055-1064.
- Wilson, D. E. & S. Ruff. 1999. *The Smithsonian book of North American mammals*. Smithsonian Institution, Washington.
- Wright, D. H., D. J. Currie & B. A. Maurer. 1993. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. In: Ricklefs, R. E. and Schluter, D. (eds.), *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 66-74.

Capítulo 4
Discusión General

Discusión general

Para finales del siglo XX el estudio de la diversidad beta sin duda alguna había tomado un auge importante (Cornell y Lawton 1992, Ricklefs y Shluter 1993, Srivastava 1999, Gaston y Blackburn 2000 y la exhaustiva revisión de Koleff 2002). Sin embargo aún no se reconocía cabalmente que este concepto permitiría integrar varias de las ideas clave en el entendimiento del escalamiento de la diversidad. En la literatura existía una serie de conceptos y herramientas semi-dispersos que aún necesitaban unos pasos más para ser integrados en un solo cuerpo de ideas y que sirviera como una herramienta para analizar el escalamiento de la diversidad. Es en el año 2001 cuando finalmente aparecen dos trabajos clave en el tema: Crawley y Harral (2001) y Lennon *et al.* (2001). Estos trabajos dejaron claro que la diversidad beta es una variable fundamental en el estudio de los patrones de diversidad, particularmente en el entendimiento del escalamiento de la diversidad (Willis y Whittaker 2002).

El modelo de escalamiento (Capítulo 2) (Arita y Rodríguez 2002) se publicó algunos meses después de la aparición de los dos trabajos mencionados y constituye una herramienta conceptual y metodológica que también ha contribuido al avance en el entendimiento de la diversidad beta como factor de escalamiento de la biodiversidad (Mouquet *et al.* 2003, Noguez *et al.* 2005, Chávez Peón Hoffmann- Pinther 2006). Sin embargo, a cuatro años de su publicación, quedaron temas por desarrollar y explicar un poco más. En esta discusión general, se tratará con mayor profundidad algunos de los temas centrales que aparecen en el Capítulo 2 y en el Capítulo 3, a la luz de las nuevas ideas que se han generado en los últimos años, a la luz de nuevas metodologías y de nueva evidencia empírica.

La diversidad regional-local y el estudio de la diversidad beta

Un primer tema es el enfoque diversidad regional-local (SRSL). Desde la aparición de este enfoque (Ricklefs 1987), hasta el día de hoy, éste sigue siendo un contexto teórico válido para el estudio del escalamiento de la diversidad. Sin embargo, su validez como método para entender los factores que explican la diversidad a distintas escalas es cada vez más cuestionado (Loreau 2000).

Como se señaló en el Capítulo 1, este enfoque conceptual y metodológico surgió en el contexto del estudio de la ecología de comunidades como una forma de estudiar el efecto de los factores locales y regionales en los patrones de diversidad de especies (Ricklefs 1987). Lo

que el enfoque SRSLS plantea, en esencia, es que el número de especies que se encuentran en un sitio es resultado de factores locales (interacciones bióticas, factores climáticos locales), y de factores que operan a escalas regionales (inmigración, procesos de especiación, factores históricos). En el otro sentido, la composición de especies a una escala regional es el resultado de factores que operan a escalas biogeográficas, pero también de procesos que ocurren a escalas locales como, por ejemplo, los procesos de exclusión competitiva entre especies (Ricklefs 1987). Esta propuesta modificó la división que existía entre la ecología de comunidades y la biogeografía (factores locales y factores regionales, respectivamente) y, con esta nueva visión, comenzó a considerarse el efecto de la escala en el estudio de diversidad (Ricklefs y Schluter 1993).

La aproximación metodológica para su estudio consiste en graficar la riqueza local promedio de especies, en función de la riqueza regional. De esta forma, de acuerdo con la forma de la relación que se obtiene, las comunidades pueden clasificarse en dos categorías: 1) si la función que relaciona este conjunto de pares de puntos es lineal, se trata de un conjunto de comunidades con una curva Tipo I. 2) Si en lugar de esa relación lineal lo que resulta es una función de saturación, se trata entonces de un conjunto de comunidades con una curva Tipo II. En este escenario, la diversidad beta es el factor que liga a estos dos extremos de diversidad ya que el que un conjunto de comunidades se clasifique como Tipo I o Tipo II depende del patrón de diversidad beta (Cornell y Lawton 1992, Srivastava 1999). En el caso de las curvas Tipo I, la diversidad beta es un factor que aumenta de manera proporcional conforme aumenta el *pool* de especies regional. En otras palabras, para que el resultado sea una función lineal, la relación entre las diversidades regional y local es siempre la misma. De manera distinta, para que el resultado sea una función de saturación, conforme la diversidad de especies a nivel regional es mayor, la diversidad beta debe ser mayor (Srivastava 1999).

El método de Cornell y Lawton (1992) ha recibido severas críticas, particularmente en lo que se refiere al análisis estadístico para distinguir entre un tipo de curva y otro (Srivastava 1999, Loreau 2000). Es delicado intentar hacer una clasificación de las comunidades cuando el resultado puede ser, por ejemplo, un efecto de la pseudoreplicación de las unidades de muestreo a nivel local (Srivastava 1999). Pero más relevante para la discusión de este trabajo, es la crítica que se le hace por pretender dar explicaciones biológicas generalizadas a las formas de las curvas; explicaciones que sobresimplifican los procesos que están detrás de uno

y otro patrón. Por ejemplo, se ha propuesto que cuando la relación SRSI se ajusta al Tipo II (saturación), se debe al resultado de un intenso proceso de competencia interespecífica que promueve que sólo algunas especies del conjunto regional de especies formen parte de la comunidad local. Al respecto, hay evidencia de que un patrón de saturación puede lograrse simplemente con un muestreo aleatorio (Arita y Rodríguez 2004, He *et al.* 2005), es decir, que puede resultar sin que opere ninguna interacción entre especies.

Es probable que las críticas a la propuesta SRSI continúen en este sentido. Sin embargo, el enfoque continúa teniendo un valor heurístico para el entendimiento del papel de la diversidad beta. Algunos de los aspectos que se derivan de la discusión de la utilidad del enfoque SRSI es que hoy la ecología de comunidades no se limita a las escalas de estudio tradicionales (por ejemplo, medir diversidad alfa en distintos tipos de habitats), sino que los ensamblajes locales también pueden visualizarse como el conjunto de especies cuya área de distribución geográfica coinciden en un punto (Ricklefs 2004) (es la diversidad puntual, es decir, el espacio geográfico donde confluyen las áreas de distribución de las especies). Entonces, si bien Cornell y Lawton (1992) conceptualizaron el papel de la diversidad beta como el factor que define la forma de la relación entre la diversidad local y la diversidad regional, el concepto ayuda al entendimiento del escalamiento de la diversidad a cualquier escala de análisis (Whittaker *et al.* 2001, Willis y Whittaker 2002).

Metodologías para el estudio de la diversidad beta

Un segundo tema se relaciona con las metodologías de análisis de la diversidad beta. Una constante que se hizo evidente desde la primera revisión de las formas de medir la diversidad beta realizado por Magurran (1988), hasta su publicación más reciente (Magurran 2004) y en el análisis realizado por Koleff *et al.* (2003a), fue la gran cantidad de formas de medir la diversidad beta que existen y que continúan apareciendo. Esta proliferación de medidas tiene relación con el hecho de que hay distintos factores que son medidos por la diversidad beta y de acuerdo con el énfasis del estudio, se selecciona alguna o algunas de esas medidas; así, por ejemplo, un trabajo reciente se enfoca a revisar las medidas que surgen cuando el objetivo es comparar la diversidad beta entre distintas unidades geográficas, sitios, habitats, regiones (Novotny y Weiblen 2005). Otro estudio reciente analiza un conjunto de medidas basadas en la varianza de la tabla de composición de la comunidad (Legendre *et al.*

2005), también para comparar la diversidad beta entre unidades de análisis. Otros enfoques nuevos se basan en la teoría neutral de biodiversidad de Hubbel (2001) (Chave y Leight 2002). En cuanto a la diversidad beta como factor de escalamiento, las medidas para analizar este aspecto continúan basándose en la relación multiplicativa que liga a las diversidades gamma y alfa de Whittaker (1960), en la relación aditiva de Lande (1996) y en la relación especies-área (Rosenzweig 1995). En este sentido, la discusión se ha centrado en el entendimiento del significado biológico de las distintas medidas y en la interpretación de los resultados en miras a la búsqueda de explicaciones generalizables de los patrones de diversidad y de distribución de especies.

La relación multiplicativa y la relación aditiva de la diversidad beta

En el Capítulo 2, se deja establecido que el modelo de escalamiento retoma la fórmula multiplicativa propuesta originalmente por Whittaker (1960), relación donde la diversidad beta es el cociente entre la diversidad gamma y la diversidad alfa promedio $\beta = S_\gamma / \bar{S}_\alpha$. En el año 2000, Loreau (2000) retoma otra forma de relacionar la diversidad local y regional, la forma aditiva, donde la diversidad beta se obtiene de la diferencia entre la diversidad gamma y la diversidad alfa promedio $\beta = S_\gamma - \bar{S}_\alpha$ (Lande 1996). El trabajo de Loreau (2000) no sólo puso en boga el uso de una relación aditiva entre la diversidad gamma y la diversidad alfa, sino que además motivó la aparición de una serie de trabajos en los que se utiliza esta relación para el estudio del escalamiento de la diversidad (Wagner *et al.* 2000, Gering y Crist 2002, Veech *et al.* 2002, Crist *et al.* 2003, Gering *et al.* 2003, Ricotta 2005a, Stendera y Johnson 2005, Veech 2005). Algunos de estos trabajos han señalado la superioridad de este enfoque en comparación con la relación multiplicativa (Veech *et al.* 2002). Sin embargo, la literatura más reciente reconoce que no se trata de decidirse por una u otra fórmula, sino que más bien son enfoques complementarios y que hay una conexión directa entre ambas funciones (Ricotta 2005b).

Las ventajas de utilizar la relación multiplicativa en el modelo de escalamiento son varias. En primer término, la relación multiplicativa permite visualizar a la diversidad beta en función del tamaño de las áreas de distribución de manera directa ya que es el inverso del tamaño promedio de las áreas de distribución (Routledge 1977, Arita y Rodríguez 2002). Imaginar el significado biológico de la diversidad beta en términos del tamaño del área de

distribución de las especies es relativamente sencillo (ver sección Diversidad beta y área de distribución de las especies, en el Capítulo 1). Por otro lado, la visualización de la diversidad beta en términos del tamaño de las áreas de distribución permite la conexión analítica con la relación especies-área (SAR) (Capítulo 2). En este caso, la ventaja consiste en que es posible trasladar la teoría de la SAR en la interpretación de los resultados al aplicar el modelo de escalamiento. Así, por ejemplo, la evidencia empírica acerca del valor de la pendiente z de la SAR y los posibles factores asociados a cada valor de pendiente (Rosenzweig 1995) pueden ser aplicados para interpretar las distintas pendientes que se obtienen en el modelo de escalamiento.

Una ventaja adicional de la relación multiplicativa es que ésta logra capturar la heterogeneidad espacial de las regiones bajo estudio (Vellend 2001, Koleff *et al.* 2003a). Se trata de una medida sensible a los cambios en gradientes ambientales, aspecto que está ligado al estudio de la diversidad beta, particularmente por la posibilidad de entender las variables y procesos que están asociadas a este componente de la biodiversidad.

La relación especies-área en el estudio de la diversidad beta

El cuarto aspecto a discutir es la consolidación de la SAR como herramienta para analizar el escalamiento de la diversidad y, más allá de eso, como herramienta para derivar teorías unificadoras de la diversidad (Harte *et al.* 2005). La SAR predice que la relación entre el número de especies y el tamaño del área muestreada es una función potencia. Empíricamente, esta relación describe bien la distribución de las especies a lo largo de un intervalo de escalas que tienen relevancia en ecología y biogeografía (Rosenzweig 1995), aunque hay casos en que esta relación tiene un mejor ajuste con otros modelos (Rosenzweig 1995, Scheiner 2003). Derivados de la SAR, han surgido al menos diez modelos distintos para evaluar el escalamiento de la diversidad, incluyendo el que se desarrolla en este trabajo de tesis (Harte y Kinzig 1997, Harte *et al.* 1999, Ritchie y Olf 1999, Whittaker y Field 2000, Crawley y Harral 2001, Lennon *et al.* 2001, Azovsky 2000, Lyons y Willig 2002, Green *et al.* 2003, Brose *et al.* 2004, Zillio *et al.* 2005). Este aspecto es de particular interés, ya que el uso de la SAR ha sido un motor que ha impulsado la discusión y ha motivado que otras disciplinas, que tradicionalmente no estudian el fenómeno de la diversidad, hoy lo hagan de una forma activa. Es cada vez más común encontrar en revistas que no son tradicionales en

ecología artículos sobre el tema (Ney-Nifle y Mangel 1999, Chave y Leight 2002, Ricotta 2005a, Zillio *et al.* 2005).

En relación con el segundo aspecto, la SAR como herramienta para derivar teorías unificadores de diversidad, ha sido resultado de una intensa investigación en torno a la posibilidad de que la SAR obedezca o no a leyes fractales (Harte y Kinzig 1997, Harte *et al.* 1999, Lennon *et al.* 2002, Sizling y Storck 2004). Esto ha motivado el desarrollo teórico para describir y ligar distintos patrones macroecológicos, con miras al desarrollo de una teoría más general de diversidad. La propuesta más reciente es la de Harte *et al.* (2005) y destaca en ese trabajo que los elementos que se manejan en su modelo son fundamentalmente los mismos que se plantean en el Modelo de Escalamiento, por un lado, y por otro, que la diversidad beta es un tema central en la teoría unificadora que ellos proponen. Una diferencia sustancial, sin embargo, es que ellos incluyen la abundancia de especies, parámetro que no es incluido en nuestro modelo. Han surgido respuestas y reacciones a esta propuesta (Maddux 2004, Ostlin *et al.* 2004, Pueyo 2006) y lo interesante de la discusión es que, al igual que otras que se han suscitado a lo largo de la historia del estudio de la diversidad, seguramente alentará el desarrollo de nuevas ideas.

Un tema que está pendiente por tratar, también relacionado con la SAR, es el uso de la función potencia en el estudio del escalamiento de la diversidad. Se ha encontrado que en la mayoría de los estudios en los que se relaciona la riqueza de especies y el tamaño del área la función que tiene un mejor ajuste a esa relación es la función potencia (Rosenzweig 1995). Sin embargo, hay otras funciones como la semi-log que a escalas regionales y para comunidades vegetales se ajuste mejor (Scheiner 2003). El único estudio que explora el uso de distintas funciones para analizar el escalamiento de la diversidad es el de Lennon y colaboradores (Lennon *et al.* 2001) y sería de sumo interés retomar este asunto en el contexto de otros modelos, tanto para el estudio del escalamiento de la diversidad, como para el desarrollo de teorías unificadoras de diversidad.

Patrones generales en el escalamiento de la diversidad

El quinto punto se refiere a la búsqueda de patrones generales en el escalamiento de la diversidad. Si suponemos que el primer trabajo donde se analiza el escalamiento de la diversidad a través de la diversidad beta data de 1997 (Harte y Kinzig 1997), a nueve años de

haberse iniciado el tema se puede hacer un primer recuento general. Los resultados obtenidos en distintos estudios muestran que el patrón de escalamiento de la diversidad beta puede ser autosimilar o puede variar con la escala de análisis. En el análisis de escalamiento de los mamíferos de México que se presentó en este trabajo de tesis no se encontró un patrón autosimilar de diversidad beta en ninguna de las cuatro regiones analizadas (Arita & Rodríguez 2002). Estos resultados apoyan los resultados encontrados en otros estudios (Crawley y Harral 2001, Mouquet *et al.* 2003, Bossuyt y Hermy 2004). Los estudios que apoyan la idea de que la diversidad beta varía con la escala de estudio corresponden a escalas de análisis geográficamente extensas. Por ejemplo, el estudio que se realiza en este trabajo de tesis comprende desde los 2,500 a los 180,000 km²; por su parte, Crawley y Harral (2001) utilizan datos de plantas de Gran Bretaña a 11 escalas espaciales diferentes, de 0.01 a 10⁸ m².

Sin embargo otros estudios reportan un patrón autosimilar de diversidad beta (Noguez *et al.* 2005, Chávez Peón Hoffmann- Pinther, 2006). Los estudios que apoyan la idea de un patrón de diversidad beta autosimilar parecen corresponder a escalas de muestreo menores que los estudios que no apoyan la hipótesis de autosimilitud. Por ejemplo, Noguez *et al.* (2005) aplicaron el modelo de escalamiento propuesto en este trabajo de tesis para analizar la diversidad beta de procariontes del suelo a cuatro escalas espaciales, desde cuadros de 1 m² hasta cuadros de 64 m². Con la misma metodología y mismas escalas de trabajo, Chávez Peón Hoffmann- Pinther (2006) analizó la diversidad beta de los escarabajos de hojarasca. La disparidad en los resultados indica que se necesitan más estudios que permitan continuar con la búsqueda de patrones generalizables en este componente de la diversidad.

Gradiente latitudinal de diversidad de especies y diversidad beta

El tema del gradiente latitudinal es en sí mismo objeto de numerosos trabajos, pero es hasta hace pocos años que se reconoció la importancia de relacionar distintos patrones macroecológicos, como es el gradiente latitudinal y la diversidad beta y (Willig *et al.* 2003, Koleff *et al.* 2003b, Rahbek 2005).

Los resultados obtenidos en el Capítulo 3 permitieron esclarecer algunas ideas que se tenían en torno al gradiente latitudinal de riqueza, en particular el efecto de la escala en dicho patrón (Kaufman y Willig 1998, Lyons y Willig 2002, Rodríguez y Arita 2004). La aproximación metodológica entre nuestro trabajo y los estudios mencionados fue distinta ya

que en el análisis se incluyó a la diversidad beta como una pieza clave para entender los patrones de diversidad (Willig *et al.* 2003).

El análisis de los patrones de diversidad de los mamíferos en todo el continente (desde Canadá hasta Panamá) permitió dos alcances más: por un lado, visualizar la diversidad beta de México en un contexto continental y, por otro, entender mejor el papel de este componente de la diversidad en la conformación de la megadiversidad de mamíferos de México. En el Capítulo 3 quedó demostrado que, tal como se ha venido hipotetizando desde hace algunos años (Arita y León-Paniagua 1993, Sarukhán *et al.* 1996, Arita 1997), la diversidad beta de México es elevada, incluso cuando se compara con el resto del continente (Rodríguez y Arita 2004).

Un enfoque novedoso para abordar la relación entre la diversidad beta y el gradiente latitudinal distinto al empleado en este trabajo de tesis es el empleo de modelos nulos, en particular el denominado efecto del dominio medio (Colwell y Lees 2000). Un ejemplo es el trabajo que desarrollan Arita y colaboradores (2005). En este ejercicio se analiza, de manera analítica, los patrones de riqueza de especies (gradiente latitudinal), de área de distribución, y diversidad beta que emergerían si el único factor que afectara a las áreas de distribución fuera la forma del continente, es decir, los límites geográficos, que pueden ser los límites del continente americano o de cualquier otro continente. Una vez más, los resultados de las simulaciones y los patrones obtenidos con datos empíricos muestran lo sensible que son a la escala de análisis los patrones mencionados. Herramientas como el efecto del dominio medio y otros modelos nulos (Crist *et al.* 2003, Veech 2005) son de suma utilidad para abordar preguntas como las que se desarrollan en esta tesis, es decir, entender la forma en que las áreas de distribución de las especies se arreglan en el espacio para determinar los patrones de diversidad beta y de riqueza de especies.

El conocimiento acerca de los patrones de diversidad beta de México, para este grupo taxonómico como para otros es aún incipiente. Sin embargo, se observa un interés creciente en el tema, resultado del desarrollo teórico y metodológico que ha habido en los últimos años (Halffter *et al.* 2005). Aunque este estudio se centró en el análisis de los patrones de diversidad de los mamíferos de México y de América del Norte, los avances conceptuales y metodológicos de este estudio pueden ser aplicados a otros taxa, a otras regiones y a otras

escalas de análisis. Sería ampliamente deseable poder hacer estudios comparativos y avanzar en la búsqueda de patrones generalizados de diversidad beta, y en el entendimiento del escalamiento de la diversidad en general.

Referencias

- 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. & L. León-Paniagua. 1993. Diversidad de mamíferos terrestres. *Ciencias*, número especial 7: 13-22.
- Arita, H. T., & P. Rodríguez. 2002. Geographic range, turnover rate and the scaling of species diversity. *Ecography* 25: 541-553.
- Arita, H. T. & P. Rodríguez. 2004. Local-regional relationships and the geographic distribution of species. *Global Ecology and Biogeography* 13: 15-21.
- Arita, H. T., P. Rodríguez & E. Vázquez-Domínguez. 2005. Continental and regional ranges of North American mammals: Rapoport's rule in real and null worlds. *Journal of Biogeography* 32: 961-971.
- Azovsky, A. I. 2000. Concept of scale in marine ecology: linking the words or the worlds? *Web Ecology* 1: 28-34.
- Bossuyt, B. y Hermy, M. 2004. Species turnover at small scales in dune slack plant communities. *Basic and Applied Ecology* 5:321-329.
- Brose, U., A. Ostling, K. Harrison & N. D. Martínez. 2004. Unified spatial scaling of species and their trophic interactions. *Nature* 428: 167-271.
- Chave, J. & E. G. Leight. 2002. A spatial explicit neutral model of b-Diversity in tropical forests. *Theoretical Population Biology* 62: 153-168.
- Chávez Peón Hoffmann- Pinther, M. C. 2006. Escalamiento de la diversidad de invertebrados de un bosque de pino-encino. Tesis que para obtener el grado de maestra en recursos bióticos. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

- 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.
- Cornell, H. V. & 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.
- Crawley, M. J. & J. E. Hurrell. 2001. Scale dependence in plant biodiversity. *Science* 291: 864-868.
- Crist, T. O. , J. A. Veech, J. C. Gering & K. S. Summerville. 2003. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β , and γ diversity. *The American Naturalist* 162: 734-743.
- Gaston, K.J. & T.M. Blackburn. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Gering, J. C. & T. O. Crist. 2002. The alpha-beta-regional relationship: providing new insights into local-regional patterns of species richness and scale dependence of diversity components. *Ecology Letters* 5: 433-444.
- Gering, J. L., T. O. Crist & J. A. Veech. 2003. Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: implications for regional conservation diversity. *Conservation Biology* 17: 488-499.
- Green, J. L., J. Harte & A. Ostling. 2003. Species richness, endemism and abundance patterns: test of two fractal models in serpentine grassland. *Ecology Letters* 6: 919-928.
- Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff & A. Melic. 2005. Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma. Sociedad Entomológica Aragonesa, Conabio, Diversitas, Conacyt. Zaragoza.
- 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., A. P. Kinzig & J. Green. 1999. Self-similarity in the distribution and abundance of species. *Science* 284: 334-336.

- Harte, J., E. Conlisk, A. Ostling, J. Green & A. B. Smith. 2005. A theory of spatial structure in ecological communities at multiple scales. *Ecological Monographs* 75: 179-197.
- He, F. K. J. Gaston, E. F. Connor & D. S. Srivastava. 2005. The local-regional relationship immigration, extinction, and scale. *Ecology* 86: 360-365.
- Hubbel, S. P. 2001. *A unified theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Kaufman, D. M. & M. R. Willig. 1998. Latitudinal patterns of mammalian species richness in the New World: the effects of sampling method and faunal group. *Journal of Biogeography* 25: 795-805.
- Koleff, P. 2002. *Species turnover: patterns and distribution*. Thesis. Department of Animal Ecology, University of Sheffield. Sheffield UK.
- Koleff, P., K. J. Gaston & J. J. Lennon. 2003a. Measuring beta-diversity for presence absence data. *Journal of Animal Ecology* 72: 367-382.
- Koleff, P., J. J. Lennon & K. J. Gaston. 2003b. Are there latitudinal gradients in species turnover? *Global Ecology & Biogeography* 12, 483-498.
- Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76: 5-13.
- Legendre, P., D. Bocard y P. R Peres-Neto. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75: 435-450.
- 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.
- Lennon, J. J., W. E. Kunin & S. Hartley. 2002. Fractal species distributions do not produce power- law species area distribution. *Oikos* 97: 378-386.
- Loreau, M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity. *Ecology Letters* 3: 73-76.

- Lyons, K. S. & M. R. Willig. 2002. Species richness, latitude and scale-sensitivity. *Ecology* 8: 47-58.
- Maddux, R. D. 2004. Self-similarity and the species-area relationship. *American Naturalist* 163: 616-626.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurements*. Princeton University Press, Princeton.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Oxford: Blackwell Science, Oxford.
- Mouquet, N., P. Munguia & J. M. Kneitel. 2003. Community assembly time and the relationship between local and regional richness. *Oikos* 103: 618-626.
- Ney-Nifle, M. & M. Mangel. 1999. Species-area curves based on geographic range and occupancy. *Journal of Theoretical Biology* 196: 327-342.
- Noguez, A. M., H. T. Arita, A. E. Escalante, L. J. Forney & F. García-Oliva & Souza, V. 2005. Microbial macroecology: highly structured prokaryotic soil assemblages in a tropic deciduous forest. *Global Ecology & Biogeography* 14: 241-248.
- Novotny, V & G. D. Weiblen. 2005. From communities to continents: beta diversity of herbivorous insects. *Annales Zoologici Fennici* 42: 463-475
- Ostling, A. J. Harte, J. L. Green & A. P. Kinzig. 2004. Self-similarity, the power law form of the species-area relationship, and the probability rule: a replay to Maddux *American Naturalist* 163: 627-633.
- Pueyo, S. 2006. Self-similarity in species-area relationship and the species abundance distribution. *Oikos* 112: 156-162.
- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8: 224-239.
- Ricotta, C. 2005 a. Additive partitioning of Rao's quadratic diversity: a hierarchical approach. *Ecological Modelling* 183: 365-371.
- Ricotta, C. 2005 b. On hierarchical diversity decomposition. *Journal of Vegetation Science* 16: 223-226.

- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-171.
- Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7: 1-15.
- Ricklefs, R. E. & D. Schluter. 1993. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.
- Ritchie, M. E. & H. Olff. 1999. Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. *Nature* 400: 557-560.
- Rodríguez, P. & H. T. Arita. 2004. Beta diversity and latitude in North American mammals: testing the hypothesis of covariation. *Ecography* 27: 547-556.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press.
- Routledge R. D. 1977. On Whittaker's components of diversity. *Ecology*, 58: 1120-1127.
- Sarukhán, J., J. Soberón & J. Larson-Guerra. 1996. Biological conservation in a high beta diversity country. In: di Castri, E and Younes, T. (eds), *Biodiversity, science and development: toward a new partnership*, UBS/CAB International, pp. 246-263.
- Scheiner, S. M. 2003. Six types of species-area curves. *Global Ecology and Biogeography* 12: 441-447.
- Sizling, A. L. & D. Storch. 2004. Power-law species-area relationships and self-similar species distributions within finite areas. *Ecology Letters* 7: 60-68
- Soberón, J. & P. Rodríguez (inédito). Environmental correlates of alpha and beta diversity for mexican mammals.
- Srivastava, D. S. 1999. Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials. *Journal of Animal Ecology* 68: 1-16.
- Stendera, S. E. S. & R. K. Johnson. 2005. Additive partitioning of aquatic invertebrate species diversity across multiple spatial scales. *Freshwater Biology* 50: 1360 – 1375.
- Veech, J. A. 2005. Analyzing patterns of species diversity as departures from random expectations. *Oikos* 108: 149-155.

- Veech, J. A., K. S. Summerville, T. O. Crist & J. C. Gering. 2002. The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos* 99: 2-9.
- Vellend, M. 2001. Do commonly used indices of β -diversity measure species turnover? *Journal of Vegetatio Science* 12: 545-547.
- Wagner, H. H., Wildi O. & K. C. Ewald. 2000. Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape. *Landscape Ecology* 15: 219-227.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monograph* 30: 279-338.
- Whittaker, R. J. & R. Field. 2000. Tree species richness modelling: an approach of global applicability? *Oikos* 89: 399-402.
- Whittaker, R. J., K. J. Willis & R. Field. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28: 453-470.
- Willig, M. R., D. M. Kaufman & R. D. Stevens. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 273-309.
- Willis, J. & R. J. Whittaker. 2002. Species diversity- Scale matters. *Science*, 295: 1245-1248.
- Zillio, T. I. Volkov, J. R. Banavar, S. P. Hubbel & A. Maritan. 2005. Spatial scaling in model plan communities. *Physical Review Letters* 95: 098101-1-4.

Glosario de términos

Glosario de términos

Area de distribución: área o extensión geográfica que ocupa una especie. El área de distribución de una especie puede abarcar desde algunos km² hasta un continente completo o incluso más de un continente.

Area de distribución regional: área o extensión geográfica que ocupa una especie dentro de una unidad de muestreo definida de manera arbitraria (cuadro, región, polígono). En este caso el área de distribución regional es sólo una parte de su área de distribución. En ciertos contextos es equivalente al área de ocupación.

Area de ocupación: área de distribución regional

Diversidad de especies: número de especies, riqueza de especies.

Diversidad alfa: número de especies en una localidad o sitio o habitat. Originalmente (Whittaker 1960) hacía referencia a parcelas de muestreo de 0.1 ha, pero el concepto puede aplicarse a unidades de cualquier tamaño.

Diversidad beta: existen múltiples definiciones, y las que se encuentran en la literatura más comúnmente son las siguientes:

‘es la extensión del cambio en la composición, o grado de diferenciación de la comunidad, en relación con complejos gradientes ambientales’ (Whittaker 1960).

‘es la extensión del reemplazamiento de especies o cambio biótico a lo largo de gradientes ambientales’ (Whittaker 1972).

‘la tasa a la cual las especies son reemplazadas en censos a cada punto del gradiente de hábitat (Cody 1975).

‘es esencialmente una medida de qué tan diferentes (o similares) es un rango de hábitat en términos de su variedad (y a veces abundancia) de especies (Magurran 1988).

‘el grado de traslape en la composición de especies de parches de hábitat a varias distancias de unas a otras’ (Harte y Kinzig 1997)

‘intenta cuantificar la extensión a la cual las faunas que ocupan distintos sitios son diferentes entre sí, y debería aumentar conforma aumenta la distancia entre ellas’ (Blackburn y Gaston 2000).

Diversidad gamma: número de especies en una región o alguna unidad de estudio que haga referencia a una escala grande de análisis: cuadros, eco-regiones, biomas, continente.

Diversidad de inventario: número de especies en una unidad de muestreo.

Diversidad de diferenciación: diversidad beta

Diversidad local: número de especies en un tipo de hábitat.

Diversidad regional: número de especies en una región. La región es definida arbitrariamente.

Diversidad regional de punto (RPD): número de especies en un área de tamaño hipotético cero.

Distribución geográfica: área de distribución

Pool de especies: número de especies en la región que potencialmente podrían colonizar cualquier sitio o hábitat. La definición del pool es arbitraria.

Recambio de especies: diversidad beta.

Riqueza de especies: diversidad de especies.

Referencias

- Cody, M.L., 1986. Diversity, rarity and conservation in Mediterranean-climate regions. Pages 123-152 *in* Cody, M.L., & J. M. Diamond (eds.). Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Gaston, K. J., and T. M. Blackburn. 2000. Pattern and process in macroecology. Blackwell Science, Oxford.

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.

Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurements*. Princeton University Press, Princeton.

Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monograph* 30: 279-338.

Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.

Anexo

Listado de especies de mamíferos de América del Norte

ORDEN	FAMILIA	GENERO	ESPECIE	
Artiodactyla	Antilocapridae	Antilocapra	americana	
	Bovidae	Bison	bison	
	Bovidae	Oreamnos	americanus	
	Bovidae	Ovibos	moschatus	
	Bovidae	Ovis	canadensis	
	Bovidae	Ovis	dalli	
	Cervidae	Alces	alces	
	Cervidae	Cervus	elaphus	
	Cervidae	Mazama	americana	
	Cervidae	Mazama	gouazoubira	
	Cervidae	Mazama	pandora	
	Cervidae	Odocoileus	hemionus	
	Cervidae	Odocoileus	virginianus	
	Cervidae	Rangifer	tarandus	
	Tayassuidae	Tayassu	pecari	
	Tayassuidae	Tayassu	tajacu	
	Carnivora	Canidae	Alopex	lagopus
		Canidae	Canis	latrans
		Canidae	Canis	lupus
		Canidae	Canis	rufus
Canidae		Speothos	venaticus	
Canidae		Urocyon	cinereoargenteus	
Canidae		Vulpes	velox	
Canidae		Vulpes	vulpes	
Felidae		Herpailurus	yagouarondi	
Felidae		Leopardus	pardalis	
Felidae		Leopardus	tigrinus	
Felidae		Leopardus	wiedii	
Felidae		Lynx	canadensis	
Felidae		Lynx	rufus	
Felidae		Panthera	onca	
Felidae		Puma	concolor	
Mustelidae		Conepatus	leuconotus	
Mustelidae		Conepatus	mesoleucus	
Mustelidae		Conepatus	semistriatus	
Mustelidae		Eira	barbara	
Mustelidae		Galicitis	vittata	
Mustelidae		Gulo	gulo	
Mustelidae		Lontra	canadensis	
Mustelidae		Lontra	longicaudis	
Mustelidae		Martes	americana	
Mustelidae		Martes	pennanti	
Mustelidae		Mephitis	macroura	
Mustelidae		Mephitis	mephitis	
Mustelidae		Mustela	erminea	
Mustelidae		Mustela	frenata	
Mustelidae		Mustela	nigripes	
Mustelidae		Mustela	nivalis	
Mustelidae		Mustela	vison	
Mustelidae		Spilogale	pygmaea	
Mustelidae		Taxidea	taxus	
Procyonidae		Bassaricyon	gabbii	

ORDEN	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
	Procyonidae	Bassariscus	astutus
	Procyonidae	Bassariscus	sumichrasti
	Procyonidae	Nasua	narica
	Procyonidae	Potos	flavus
	Procyonidae	Procyon	cancrivorus
	Procyonidae	Procyon	Lotor
	Ursidae	Ursus	americanus
	Ursidae	Ursus	arctos
Chiroptera	Antrozoidae	Antrozous	pallidus
	Antrozoidae	Bauerus	dubiaquercus
	Emballonuridae	Balantiopteryx	io
	Emballonuridae	Balantiopteryx	plicata
	Emballonuridae	Centronycteris	maximiliani
	Emballonuridae	Cormura	brevirostris
	Emballonuridae	Cyttarops	alecto
	Emballonuridae	Diclidurus	albus
	Emballonuridae	Peropteryx	kappleri
	Emballonuridae	Peropteryx	macrotis
	Emballonuridae	Rhynchonycteris	naso
	Emballonuridae	Saccopteryx	bilineata
	Emballonuridae	Saccopteryx	leptura
	Furipteridae	Furipterus	horrens
	Molossidae	Eumops	auripendulus
	Molossidae	Eumops	bonariensis
	Molossidae	Eumops	glauцинus
	Molossidae	Eumops	hansae
	Molossidae	Eumops	perotis
	Molossidae	Eumops	underwoodi
	Molossidae	Molossops	greenhalli
	Molossidae	Molossops	planirostris
	Molossidae	Molossus	aztecus
	Molossidae	Molossus	coibensis
	Molossidae	Molossus	molossus
	Molossidae	Molossus	pretiosus
	Molossidae	Molossus	sinaloae
	Molossidae	Molossus	ater
Molossidae	Nyctinomops	aurispinosus	
Molossidae	Nyctinomops	femorosaccus	
Molossidae	Nyctinomops	laticaudatus	
Molossidae	Nyctinomops	macrotis	
Molossidae	Promops	centralis	
Molossidae	Tadarida	brasilienis	
Mormoopidae	Mormoops	megalophylla	
Mormoopidae	Pteronotus	davyi	
Mormoopidae	Pteronotus	gymnonotus	
Mormoopidae	Pteronotus	parnellii	
Mormoopidae	Pteronotus	personatus	
Natalidae	Natalus	stramineus	
Noctilionidae	Noctilio	albiventris	
Noctilionidae	Noctilio	leporinus	
Phyllostomidae	Ametrida	centurio	
Phyllostomidae	Anoura	cultrata	

ORDEN	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
	Phyllostomidae	Anoura	geoffroyi
	Phyllostomidae	Artibeus	hirsutus
	Phyllostomidae	Artibeus	inopinatus
	Phyllostomidae	Artibeus	intermedius
	Phyllostomidae	Artibeus	jamaicensis
	Phyllostomidae	Artibeus	lituratus
	Phyllostomidae	Carollia	brevicauda
	Phyllostomidae	Carollia	castanea
	Phyllostomidae	Carollia	perspicillata
	Phyllostomidae	Carollia	subrufa
	Phyllostomidae	Centurio	senex
	Phyllostomidae	Chiroderma	salvini
	Phyllostomidae	Chiroderma	trinitatum
	Phyllostomidae	Chiroderma	villosum
	Phyllostomidae	Choeroniscus	godmani
	Phyllostomidae	Choeronycteris	mexicana
	Phyllostomidae	Chrotopterus	auritus
	Phyllostomidae	Dermanura	azteca
	Phyllostomidae	Dermanura	phaeotis
	Phyllostomidae	Dermanura	tolteca
	Phyllostomidae	Dermanura	watsoni
	Phyllostomidae	Desmodus	rotundus
	Phyllostomidae	Diaemus	youngi
	Phyllostomidae	Diphylla	ecaudata
	Phyllostomidae	Ectophylla	alba
	Phyllostomidae	Enchistenes	hartii
	Phyllostomidae	Glossophaga	commissarisi
	Phyllostomidae	Glossophaga	leachii
	Phyllostomidae	Glossophaga	morenoi
	Phyllostomidae	Glossophaga	soricina
	Phyllostomidae	Hylonycteris	underwoodi
	Phyllostomidae	Leptonycteris	curasoeae
	Phyllostomidae	Leptonycteris	nivalis
	Phyllostomidae	Lichonycteris	obscura
	Phyllostomidae	Lionycteris	spurrelli
	Phyllostomidae	Lonchophylla	mordax
	Phyllostomidae	Lonchophylla	robusta
	Phyllostomidae	Lonchophylla	thomasi
	Phyllostomidae	Lonchorhina	aurita
	Phyllostomidae	Macrophyllum	macrophyllum
	Phyllostomidae	Macrotus	californicus
	Phyllostomidae	Macrotus	waterhousii
	Phyllostomidae	Mesophylla	macconnelli
	Phyllostomidae	Micronycteris	brachyotis
	Phyllostomidae	Micronycteris	daviesi
	Phyllostomidae	Micronycteris	hirsuta
	Phyllostomidae	Micronycteris	microtis
	Phyllostomidae	Micronycteris	minuta
	Phyllostomidae	Micronycteris	nicefori
	Phyllostomidae	Micronycteris	schmidtorum
	Phyllostomidae	Micronycteris	sylvestris
	Phyllostomidae	Mimon	bennettii

ORDEN	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
	Phyllostomidae	Mimon	crenulatum
	Phyllostomidae	Musonycteris	harrisoni
	Phyllostomidae	Phyllostomus	discolor
	Phyllostomidae	Phyllostomus	hasiatus
	Phyllostomidae	Phyllostomus	stenops
	Phyllostomidae	Platyrrhinus	dorsalis
	Phyllostomidae	Platyrrhinus	helleri
	Phyllostomidae	Platyrrhinus	vittatus
	Phyllostomidae	Sturnira	lilium
	Phyllostomidae	Sturnira	ludovici
	Phyllostomidae	Sturnira	luisi
	Phyllostomidae	Sturnira	mordax
	Phyllostomidae	Tonatia	bidens
	Phyllostomidae	Tonatia	brasiliense
	Phyllostomidae	Tonatia	evotis
	Phyllostomidae	Tonatia	silvicola
	Phyllostomidae	Trachops	cirrhosus
	Phyllostomidae	Uroderma	bilobatum
	Phyllostomidae	Uroderma	magirostrum
	Phyllostomidae	Vampyressa	nymphaea
	Phyllostomidae	Vampyressa	pusilla
	Phyllostomidae	Vampyprodes	caraccioli
	Phyllostomidae	Vampyrum	spectrum
	Thyropteridae	Thyroptera	discifera
	Thyropteridae	Thyroptera	tricolor
	Vespertilionidae	Corynorhinus	mexicanus
	Vespertilionidae	Corynorhinus	rafinesquii
	Vespertilionidae	Corynorhinus	townsendii
	Vespertilionidae	Eptesicus	brasiliensis
	Vespertilionidae	Eptesicus	furinalis
	Vespertilionidae	Eptesicus	fuscus
	Vespertilionidae	Euderma	maculatum
	Vespertilionidae	Euderma	phyllote
	Vespertilionidae	Lasiomyotis	noctivagans
	Vespertilionidae	Lasiurus	blossevillii
	Vespertilionidae	Lasiurus	borealis
	Vespertilionidae	Lasiurus	castaneus
	Vespertilionidae	Lasiurus	cinereus
	Vespertilionidae	Lasiurus	ega
	Vespertilionidae	Lasiurus	egregius
	Vespertilionidae	Lasiurus	intermedius
	Vespertilionidae	Lasiurus	seminolus
	Vespertilionidae	Lasiurus	xanthinus
	Vespertilionidae	Myotis	albescens
	Vespertilionidae	Myotis	auriculacea
	Vespertilionidae	Myotis	austroriparius
	Vespertilionidae	Myotis	californica
	Vespertilionidae	Myotis	carteri
	Vespertilionidae	Myotis	ciliolabrum
	Vespertilionidae	Myotis	cobanensis
	Vespertilionidae	Myotis	elegans
	Vespertilionidae	Myotis	evotis

ORDEN	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
	Vespertilionidae	Myotis	findleyi
	Vespertilionidae	Myotis	fortidens
	Vespertilionidae	Myotis	grisescens
	Vespertilionidae	Myotis	keaysi
	Vespertilionidae	Myotis	keenii
	Vespertilionidae	Myotis	leibii
	Vespertilionidae	Myotis	lucifuga
	Vespertilionidae	Myotis	nigricans
	Vespertilionidae	Myotis	oxyotus
	Vespertilionidae	Myotis	peninsularis
	Vespertilionidae	Myotis	planiceps
	Vespertilionidae	Myotis	riparius
	Vespertilionidae	Myotis	septentrionalis
	Vespertilionidae	Myotis	sodalis
	Vespertilionidae	Myotis	thysanodes
	Vespertilionidae	Myotis	velifera
	Vespertilionidae	Myotis	vivesi
	Vespertilionidae	Myotis	volans
	Vespertilionidae	Myotis	yumanensis
	Vespertilionidae	Nycticeius	humeralis
	Vespertilionidae	Pipistrellus	hesperus
	Vespertilionidae	Pipistrellus	subflavus
	Vespertilionidae	Rhogeessa	aeneus
	Vespertilionidae	Rhogeessa	alleni
	Vespertilionidae	Rhogeessa	genowaysi
	Vespertilionidae	Rhogeessa	gracilis
	Vespertilionidae	Rhogeessa	mira
	Vespertilionidae	Rhogeessa	parvula
	Vespertilionidae	Rhogeessa	tumida
Didelphimorphia	Didelphidae	Caluromys	derbianus
	Didelphidae	Chironectes	minus
	Didelphidae	Didelphis	marsupialis
	Didelphidae	Didelphis	virginiana
	Didelphidae	Marmosa	canescens
	Didelphidae	Marmosa	mexicana
	Didelphidae	Marmosa	robinsoni
	Didelphidae	Marmosops	impavidus
	Didelphidae	Marmosops	invictus
	Didelphidae	Metachirus	nudicaudatus
	Didelphidae	Micoureus	alstoni
	Didelphidae	Monodelphis	adusta
	Didelphidae	Philander	opossum
Insectivora	Soricidae	Blarina	brevicauda
	Soricidae	Blarina	carolinensis
	Soricidae	Blarina	hylophaga
	Soricidae	Cryptotis	endersi
	Soricidae	Cryptotis	goldmani
	Soricidae	Cryptotis	goodwini
	Soricidae	Cryptotis	gracilis
	Soricidae	Cryptotis	hondurensis
	Soricidae	Cryptotis	magna
	Soricidae	Cryptotis	mayensis

ORDEN	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
	Soricidae	Cryptotis	mera
	Soricidae	Cryptotis	merriami
	Soricidae	Cryptotis	mexicana
	Soricidae	Cryptotis	nigrescens
	Soricidae	Cryptotis	parva
	Soricidae	Megasorex	gigas
	Soricidae	Notiosorex	crawfordi
	Soricidae	Sorex	arcticus
	Soricidae	Sorex	arizonae
	Soricidae	Sorex	bairdii
	Soricidae	Sorex	bendirii
	Soricidae	Sorex	cinereus
	Soricidae	Sorex	dispar
	Soricidae	Sorex	emarginatus
	Soricidae	Sorex	fumeus
	Soricidae	Sorex	gaspensis
	Soricidae	Sorex	haydeni
	Soricidae	Sorex	hoji
	Soricidae	Sorex	longirostris
	Soricidae	Sorex	lyelli
	Soricidae	Sorex	macrodon
	Soricidae	Sorex	merriami
	Soricidae	Sorex	milleri
	Soricidae	Sorex	nanus
	Soricidae	Sorex	oreopolus
	Soricidae	Sorex	ornatus
	Soricidae	Sorex	pacificus
	Soricidae	Sorex	palustris
	Soricidae	Sorex	preblei
	Soricidae	Sorex	saussurei
	Soricidae	Sorex	sclateri
	Soricidae	Sorex	sonomae
	Soricidae	Sorex	stizodon
	Soricidae	Sorex	tenellus
	Soricidae	Sorex	trowbridgii
	Soricidae	Sorex	tundrensis
	Soricidae	Sorex	ugyunak
	Soricidae	Sorex	ventralis
	Soricidae	Sorex	veraepacis
	Talpidae	Condylura	cristata
	Talpidae	Neurotrichus	gibbsii
	Talpidae	Parascalops	breweri
	Talpidae	Scalopus	aquaticus
	Talpidae	Scapanus	latimanus
	Talpidae	Scapanus	orarius
	Talpidae	Scapanus	townsendii
Lagomorpha	Leporidae	Brachylagus	idahoensis
	Leporidae	Lepus	alleni
	Leporidae	Lepus	americanus
	Leporidae	Lepus	arcticus
	Leporidae	Lepus	californicus
	Leporidae	Lepus	callotis

ORDEN	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
	Leporidae	Lepus	flavigularis
	Leporidae	Lepus	olthus
	Leporidae	Lepus	townsendii
	Leporidae	Romerolagus	diazi
	Leporidae	Sylvilagus	aquaticus
	Leporidae	Sylvilagus	audubonii
	Leporidae	Sylvilagus	bachmani
	Leporidae	Sylvilagus	brasiliensis
	Leporidae	Sylvilagus	cunicularius
	Leporidae	Sylvilagus	dicei
	Leporidae	Sylvilagus	floridanus
	Leporidae	Sylvilagus	insonus
	Leporidae	Sylvilagus	nuttallii
	Leporidae	Sylvilagus	obscurus
	Leporidae	Sylvilagus	palustris
	Leporidae	Sylvilagus	transitionalis
	Ochotonidae	Ochotona	collaris
	Ochotonidae	Ochotona	princeps
Perissodactyla	Tapiridae	Tapirus	bairdii
Primates	Callitrichidae	Saguinus	geoffroyi
	Cebidae	Alouatta	palliata
	Cebidae	Alouatta	pigra
	Cebidae	Aotus	lemurinus
	Cebidae	Ateles	fusciceps
	Cebidae	Ateles	geoffroyi
	Cebidae	Cebus	capucinus
	Cebidae	Saimiri	oerstedii
Rodentia	Agoutidae	Agouti	paca
	Aplodontidae	Aplodontia	rufa
	Castoridae	Castor	canadensis
	Dasyproctidae	Dasyprocta	coibae
	Dasyproctidae	Dasyprocta	mexicana
	Dasyproctidae	Dasyprocta	punctata
	Dasyproctidae	Dasyprocta	ruatanica
	Dipodidae	Napaeozapus	insignis
	Dipodidae	Zapus	hudsonius
	Dipodidae	Zapus	princeps
	Dipodidae	Zapus	trinotatus
	Echimyidae	Diplomys	labilis
	Echimyidae	Hoplomys	gymnurus
	Echimyidae	Proechimys	semispinosus
	Erethizontidae	Coendou	rothschildi
	Erethizontidae	Erethizon	dorsatum
	Erethizontidae	Sphiggurus	mexicanus
	Geomyidae	Cratogeomys	fumosus
	Geomyidae	Cratogeomys	gymnurus
	Geomyidae	Cratogeomys	merriami
	Geomyidae	Cratogeomys	neglectus
	Geomyidae	Cratogeomys	tylorhinus
	Geomyidae	Cratogeomys	zinseri
	Geomyidae	Geomys	arenarius
	Geomyidae	Geomys	attwateri

ORDEN	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
	Geomyidae	Geomys	breviceps
	Geomyidae	Geomys	bursarius
	Geomyidae	Geomys	knoxjonesi
	Geomyidae	Geomys	personatus
	Geomyidae	Geomys	pinetis
	Geomyidae	Geomys	texensis
	Geomyidae	Geomys	tropicalis
	Geomyidae	Orthogeomys	cavator
	Geomyidae	Orthogeomys	cuniculus
	Geomyidae	Orthogeomys	cherriei
	Geomyidae	Orthogeomys	dariensis
	Geomyidae	Orthogeomys	grandis
	Geomyidae	Orthogeomys	heterodus
	Geomyidae	Orthogeomys	hispidus
	Geomyidae	Orthogeomys	lanius
	Geomyidae	Orthogeomys	matagalpae
	Geomyidae	Orthogeomys	underwoodi
	Geomyidae	Pappogeomys	alcorni
	Geomyidae	Pappogeomys	bulleri
	Geomyidae	Thomomys	bottae
	Geomyidae	Thomomys	bulbivorus
	Geomyidae	Thomomys	clusius
	Geomyidae	Thomomys	idahoensis
	Geomyidae	Thomomys	mazama
	Geomyidae	Thomomys	monticola
	Geomyidae	Thomomys	talpoides
	Geomyidae	Thomomys	townsendii
	Geomyidae	Thomomys	umbrinus
	Geomyidae	Zygoeomys	trichopus
	Heteromyidae	Chaetodipus	arenarius
	Heteromyidae	Chaetodipus	artus
	Heteromyidae	Chaetodipus	baileyi
	Heteromyidae	Chaetodipus	californicus
	Heteromyidae	Chaetodipus	fallax
	Heteromyidae	Chaetodipus	formosus
	Heteromyidae	Chaetodipus	goldmani
	Heteromyidae	Chaetodipus	hispidus
	Heteromyidae	Chaetodipus	intermedius
	Heteromyidae	Chaetodipus	lineatus
	Heteromyidae	Chaetodipus	nelsoni
	Heteromyidae	Chaetodipus	penicillatus
	Heteromyidae	Chaetodipus	pernix
	Heteromyidae	Chaetodipus	spinatus
	Heteromyidae	Dipodomys	agilis
	Heteromyidae	Dipodomys	californicus
	Heteromyidae	Dipodomys	compactus
	Heteromyidae	Dipodomys	deserti
	Heteromyidae	Dipodomys	elator
	Heteromyidae	Dipodomys	elephantinus
	Heteromyidae	Dipodomys	gravipes
	Heteromyidae	Dipodomys	heermanni
	Heteromyidae	Dipodomys	ingens

ORDEN	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
	Heteromyidae	Dipodomys	merriami
	Heteromyidae	Dipodomys	microps
	Heteromyidae	Dipodomys	nelsoni
	Heteromyidae	Dipodomys	nitratoides
	Heteromyidae	Dipodomys	ordii
	Heteromyidae	Dipodomys	panamintinus
	Heteromyidae	Dipodomys	phillipsii
	Heteromyidae	Dipodomys	spectabilis
	Heteromyidae	Dipodomys	stephensi
	Heteromyidae	Dipodomys	venustus
	Heteromyidae	Heteromys	australis
	Heteromyidae	Heteromys	desmarestianus
	Heteromyidae	Heteromys	gaumeri
	Heteromyidae	Heteromys	goldmani
	Heteromyidae	Heteromys	nelsoni
	Heteromyidae	Heteromys	oresterus
	Heteromyidae	Liomys	adpersus
	Heteromyidae	Liomys	irroratus
	Heteromyidae	Liomys	pictus
	Heteromyidae	Liomys	salvini
	Heteromyidae	Liomys	spectabilis
	Heteromyidae	Microdipodops	megacephalus
	Heteromyidae	Microdipodops	pallidus
	Heteromyidae	Perognathus	alticola
	Heteromyidae	Perognathus	amplus
	Heteromyidae	Perognathus	fasciatus
	Heteromyidae	Perognathus	flavescens
	Heteromyidae	Perognathus	flavus
	Heteromyidae	Perognathus	inornatus
	Heteromyidae	Perognathus	longimembris
	Heteromyidae	Perognathus	merriami
	Heteromyidae	Perognathus	parvus
	Hydrochaeridae	Hydrochaeris	hydrochaeris
	Muridae	Arborimus	albipes
	Muridae	Arborimus	longicaudus
	Muridae	Arborimus	pomo
	Muridae	Baiomys	musculus
	Muridae	Baiomys	taylori
	Muridae	Clethrionomys	californicus
	Muridae	Clethrionomys	gapperi
	Muridae	Clethrionomys	rutilus
	Muridae	Dicrostonyx	groenlandicus
	Muridae	Dicrostonyx	hudsonius
	Muridae	Dicrostonyx	richardsoni
	Muridae	Habromys	chinanteco
	Muridae	Habromys	lepturus
	Muridae	Habromys	lophurus
	Muridae	Habromys	simulatus
	Muridae	Hodomys	alleni
	Muridae	Ichthyomys	tweedii
	Muridae	Isthmomyis	flavidus
	Muridae	Isthmomyis	pirrensis

ORDEN	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
	Muridae	Lemmiscus	curtatus
	Muridae	Lemmus	sibiricus
	Muridae	Megadontomys	cryophilus
	Muridae	Megadontomys	nelsoni
	Muridae	Megadontomys	thomasi
	Muridae	Melanomys	caliginosus
	Muridae	Microtus	californicus
	Muridae	Microtus	canicaudus
	Muridae	Microtus	chrotorrhinus
	Muridae	Microtus	guatemalensis
	Muridae	Microtus	longicaudus
	Muridae	Microtus	mexicanus
	Muridae	Microtus	miurus
	Muridae	Microtus	mogollonensis
	Muridae	Microtus	montanus
	Muridae	Microtus	oaxacensis
	Muridae	Microtus	ochrogaster
	Muridae	Microtus	oconomus
	Muridae	Microtus	oregoni
	Muridae	Microtus	pennsylvanicus
	Muridae	Microtus	pinetorum
	Muridae	Microtus	quasiater
	Muridae	Microtus	richardsoni
	Muridae	Microtus	townsendii
	Muridae	Microtus	umbrosus
	Muridae	Microtus	xanthognathus
	Muridae	Neacomys	pictus
	Muridae	Nelsonia	goldmani
	Muridae	Nelsonia	neotomodon
	Muridae	Neofiber	alleni
	Muridae	Neotoma	albigula
	Muridae	Neotoma	angustapalata
	Muridae	Neotoma	bryanti
	Muridae	Neotoma	bunkerii
	Muridae	Neotoma	cinerea
	Muridae	Neotoma	chrysomelas
	Muridae	Neotoma	devia
	Muridae	Neotoma	floridana
	Muridae	Neotoma	fuscipes
	Muridae	Neotoma	goldmani
	Muridae	Neotoma	lepida
	Muridae	Neotoma	magister
	Muridae	Neotoma	mexicana
	Muridae	Neotoma	micropus
	Muridae	Neotoma	nelsoni
	Muridae	Neotoma	palatina
	Muridae	Neotoma	phenax
	Muridae	Neotoma	stephensi
	Muridae	Neotoma	varia
	Muridae	Neotomodon	alstoni
	Muridae	Nyctomys	sumichrasti
	Muridae	Ochrotomys	nuttalli

ORDEN	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
	Muridae	Oecomys	bicolor
	Muridae	Oecomys	trinitatis
	Muridae	Oligoryzomys	fulvescens
	Muridae	Oligoryzomys	vegetus
	Muridae	Ondatra	zibethicus
	Muridae	Onychomys	arenicola
	Muridae	Onychomys	leucogaster
	Muridae	Onychomys	torridus
	Muridae	Oryzomys	albigularis
	Muridae	Oryzomys	alfari
	Muridae	Oryzomys	alfaroi
	Muridae	Oryzomys	aphrastus
	Muridae	Oryzomys	bolivaris
	Muridae	Oryzomys	couesi
	Muridae	Oryzomys	chapmani
	Muridae	Oryzomys	dimidiatus
	Muridae	Oryzomys	melanotis
	Muridae	Oryzomys	palustris
	Muridae	Oryzomys	rhabdops
	Muridae	Oryzomys	talamancae
	Muridae	Osgoodomys	banderanus
	Muridae	Otonyctomys	hatti
	Muridae	Otodylomys	phyllotis
	Muridae	Peromyscus	altwateri
	Muridae	Peromyscus	beatae
	Muridae	Peromyscus	boylli
	Muridae	Peromyscus	bullatus
	Muridae	Peromyscus	californicus
	Muridae	Peromyscus	crinitus
	Muridae	Peromyscus	difficilis
	Muridae	Peromyscus	eremicus
	Muridae	Peromyscus	eva
	Muridae	Peromyscus	furvus
	Muridae	Peromyscus	gossypinus
	Muridae	Peromyscus	grandis
	Muridae	Peromyscus	gratus
	Muridae	Peromyscus	guardia
	Muridae	Peromyscus	guatemalensis
	Muridae	Peromyscus	gymnotis
	Muridae	Peromyscus	hooperi
	Muridae	Peromyscus	keeni
	Muridae	Peromyscus	leucopus
	Muridae	Peromyscus	madrensis
	Muridae	Peromyscus	maniculatus
	Muridae	Peromyscus	mayensis
	Muridae	Peromyscus	megalops
	Muridae	Peromyscus	mekisturus
	Muridae	Peromyscus	melanocarpus
	Muridae	Peromyscus	melanophrys
	Muridae	Peromyscus	melanotis
	Muridae	Peromyscus	melanurus
	Muridae	Peromyscus	merriami

ORDEN	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
	Muridae	Peromyscus	mexicanus
	Muridae	Peromyscus	nasutus
	Muridae	Peromyscus	ochraventer
	Muridae	Peromyscus	pectoralis
	Muridae	Peromyscus	perfulvus
	Muridae	Peromyscus	polionotus
	Muridae	Peromyscus	polius
	Muridae	Peromyscus	simulus
	Muridae	Peromyscus	spicilegus
	Muridae	Peromyscus	stirtoni
	Muridae	Peromyscus	truei
	Muridae	Peromyscus	winkelmanni
	Muridae	Peromyscus	yucatanicus
	Muridae	Peromyscus	zahynchus
	Muridae	Phenacomys	intermedius
	Muridae	Phenacomys	ungava
	Muridae	Podomys	floridanus
	Muridae	Reithrodontomys	brevirostris
	Muridae	Reithrodontomys	burti
	Muridae	Reithrodontomys	creper
	Muridae	Reithrodontomys	chrysoptis
	Muridae	Reithrodontomys	darienensis
	Muridae	Reithrodontomys	fulvescens
	Muridae	Reithrodontomys	gracilis
	Muridae	Reithrodontomys	hirsutus
	Muridae	Reithrodontomys	humulis
	Muridae	Reithrodontomys	megalotis
	Muridae	Reithrodontomys	mexicanus
	Muridae	Reithrodontomys	microdon
	Muridae	Reithrodontomys	montanus
	Muridae	Reithrodontomys	paradoxus
	Muridae	Reithrodontomys	raviventris
	Muridae	Reithrodontomys	rodriguezi
	Muridae	Reithrodontomys	sumichrasti
	Muridae	Reithrodontomys	tenuirostris
	Muridae	Reithrodontomys	zacatecae
	Muridae	Rheomys	mexicanus
	Muridae	Rheomys	raptor
	Muridae	Rheomys	thomasi
	Muridae	Rheomys	underwoodi
	Muridae	Rhipidomys	scandens
	Muridae	Scotinomys	teguina
	Muridae	Scotinomys	xerampelinus
	Muridae	Sigmodon	alleni
	Muridae	Sigmodon	arizonae
	Muridae	Sigmodon	fulviventer
	Muridae	Sigmodon	hispidus
	Muridae	Sigmodon	leucotis
	Muridae	Sigmodon	mascotensis
	Muridae	Sigmodon	ochrogathus
	Muridae	Synaptomys	borealis
	Muridae	Synaptomys	cooperi

ORDEN	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
	Muridae	Tylomys	bullaris
	Muridae	Tylomys	nudicaudus
	Muridae	Tylomys	tumbalensis
	Muridae	Tylomys	watsoni
	Muridae	Xenomys	nelsoni
	Muridae	Zygodontomys	brevicauda
	Sciuridae	Ammospermophilus	harrisii
	Sciuridae	Ammospermophilus	insularis
	Sciuridae	Ammospermophilus	interpres
	Sciuridae	Ammospermophilus	leucurus
	Sciuridae	Ammospermophilus	nelsoni
	Sciuridae	Cynomys	gunnisoni
	Sciuridae	Cynomys	leucurus
	Sciuridae	Cynomys	ludovicianus
	Sciuridae	Cynomys	mexicanus
	Sciuridae	Cynomys	parvidens
	Sciuridae	Glaucomys	volans
	Sciuridae	Marmota	broweri
	Sciuridae	Marmota	caligata
	Sciuridae	Marmota	flaviventris
	Sciuridae	Marmota	monax
	Sciuridae	Marmota	olympus
	Sciuridae	Marmota	vancouverensis
	Sciuridae	Microsciurus	alfari
	Sciuridae	Microsciurus	mimulus
	Sciuridae	Sciurus	aberti
	Sciuridae	Sciurus	alleni
	Sciuridae	Sciurus	arizonensis
	Sciuridae	Sciurus	aureogaster
	Sciuridae	Sciurus	carolinensis
	Sciuridae	Sciurus	colliae
	Sciuridae	Sciurus	deppel
	Sciuridae	Sciurus	granatensis
	Sciuridae	Sciurus	griseus
	Sciuridae	Sciurus	nayaritensis
	Sciuridae	Sciurus	niger
	Sciuridae	Sciurus	oculatus
	Sciuridae	Sciurus	richmondi
	Sciuridae	Sciurus	variegatoides
	Sciuridae	Sciurus	yucatanensis
	Sciuridae	Spermophilus	adocetus
	Sciuridae	Spermophilus	annulatus
	Sciuridae	Spermophilus	armatus
	Sciuridae	Spermophilus	atricapillus
	Sciuridae	Spermophilus	beecheyi
	Sciuridae	Spermophilus	beldingi
	Sciuridae	Spermophilus	brunneus
	Sciuridae	Spermophilus	canus
	Sciuridae	Spermophilus	columbianus
	Sciuridae	Spermophilus	elegans
	Sciuridae	Spermophilus	franklinii
	Sciuridae	Spermophilus	lateralis

ORDEN	FAMILIA	GENERO	ESPECIE
	Sciuridae	Spermophilus	madrensis
	Sciuridae	Spermophilus	mexicanus
	Sciuridae	Spermophilus	mohavensis
	Sciuridae	Spermophilus	mollis
	Sciuridae	Spermophilus	parryi
	Sciuridae	Spermophilus	perotensis
	Sciuridae	Spermophilus	richardsonii
	Sciuridae	Spermophilus	saturatus
	Sciuridae	Spermophilus	spilosoma
	Sciuridae	Spermophilus	tereticaudus
	Sciuridae	Spermophilus	townsendii
	Sciuridae	Spermophilus	tridecemlineatus
	Sciuridae	Spermophilus	variegatus
	Sciuridae	Spermophilus	washingtoni
	Sciuridae	Syntheosciurus	brochus
	Sciuridae	Tamias	alpinus
	Sciuridae	Tamias	amoenus
	Sciuridae	Tamias	bulleri
	Sciuridae	Tamias	canipes
	Sciuridae	Tamias	cinereicollis
	Sciuridae	Tamias	dorsalis
	Sciuridae	Tamias	durangae
	Sciuridae	Tamias	merriami
	Sciuridae	Tamias	minimus
	Sciuridae	Tamias	obscurus
	Sciuridae	Tamias	ochrogenys
	Sciuridae	Tamias	palmeri
	Sciuridae	Tamias	panamintinus
	Sciuridae	Tamias	quadrimaculatus
	Sciuridae	Tamias	quadrivittatus
	Sciuridae	Tamias	ruficaudus
	Sciuridae	Tamias	rufus
	Sciuridae	Tamias	senex
	Sciuridae	Tamias	siskiyou
	Sciuridae	Tamias	sonomae
	Sciuridae	Tamias	speciosus
	Sciuridae	Tamias	striatus
	Sciuridae	Tamias	townsendii
	Sciuridae	Tamias	umbrinus
	Sciuridae	Tamiasciurus	douglasii
	Sciuridae	Tamiasciurus	hudsonicus
	Sciuridae	Tamiasciurus	mearnsi
Xenarthra	Bradypodidae	Bradypus	variegatus
	Dasypodidae	Cabassous	centralis
	Dasypodidae	Dasyopus	novemcinctus
	Megalonychidae	Choloepus	hoffmanni
	Myrmecophagidae	Cyclopes	didactylus
	Myrmecophagidae	Tamandua	mexicana

