



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS

ANÁLISIS DE PATRONES DE LA
HERPETOFAUNA DE MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
BIOLOGÍA AMBIENTAL**

P R E S E N T A :

LETICIA MARGARITA OCHOA OCHOA

DIRECTOR DE TESIS: DR. OSCAR ALBERTO FLORES VILLELA



MÉXICO, D.F.

NOVIEMBRE 2006

COORDINACIÓN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 6 de noviembre del 2006, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) de la alumna **Ochoa Ochoa Leticia Margarita** con número de cuenta **98536663** con la tesis titulada: "**Análisis de patrones de la Herpetofauna de México**" bajo la dirección del **Dr. Oscar Flores Villela**.

Presidente: Dr. Héctor Arita Watanabe
Vocal: Dra. Mercedes del Pilar Rodríguez Moreno
Secretario: Dr. Oscar Alberto Flores Villela
Suplente: Dr. Patricia Koleff Osorio
Suplente: Dr. Enrique Martínez Meyer

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., 17 de noviembre del 2006



D. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

Agradecimientos

Al CONACyT por la beca y a la DGEP por el complemento de beca recibidos durante la realización de esta tesis. Asimismo quiero agradecer a mi Comité Tutoral por todo el apoyo académico:

Dr. Oscar Alberto Flores Villela (Tutor principal)

Dr. Héctor Arita Watanabe

Dr. Enrique Martínez Meyer

Agradecimientos

A mis padres Leticia Ochoa y Manuel Ochoa por brindarme su cariño y todo el apoyo que he necesitado, por haberme dado confianza siempre y por ser tan fuera de lo común. A mis hermanos Luis Camilo y Manuel por supuesto con Dora y Yaretzi, porque siempre me he sentido acompañada aunque estén lejos, y por siempre aprendo estando con ellos.

A toda la familia Ochoa, especialmente a los Ochoa Miramontes, Silvia, Jesús, Ana Silvia, Jesús Fabio, Rodrigo y Fernando por ser mi segunda familia, gracias.

A mi asesor Oscar Flores por apoyarme siempre y dejarme desarrollar mis locuras, por hacer agradable el trabajo, por ser mi papá académico, y sobre todo por ser mi amigo.

A Héctor Arita por ser todo un ejemplo a seguir, por siempre tener un dato interesante y curioso a la mano, y por todo el soporte académico que está dispuesto a brindar.

A Pilar Rodríguez por toda la vitalidad que tiene consigo, por formar y mantener el grupo de trabajo del cual me siento orgullosa. Además por siempre estar atenta a todo lo demás (aparte de la investigación) que hace de esta vida algo memorable.

A Enrique Martínez Meyer por todas las pláticas tan agradables y por introducirme en esta parte fantástica de la teoría del modelado.

A Patricia Koleff por todo el apoyo brindado, la increíble energía y la capacidad que tiene, por ser un ejemplo.

A Luis Canseco, Uri García y María Eugenia Correa por haber participado en el proyecto de manera ejemplar. Especialmente a Luis por dejarse quitar la silla. Pero sobre todo por ser mis amigos.

A todo el Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, especialmente a César por estar siempre dispuesto a ayudarme con los problemas técnicos, y a Héctor por las buenas conversaciones y la carrilla.

A Mariana Munguía y Andrés Lira por hacer el beta equipo, por todas las pláticas amenas, principalmente por brindarme su amistad.

A Franz Mora y Javier Colín por haberme ayudado con los programas de Arc Info para la generación de las coberturas y para la automatización de la edición de modelos.

Al laboratorio de Sistemas de Información Geográfica por todo el apoyo técnico brindado, en especial a René Ramos por estar siempre dispuesto a echarme una mano.

Especialmente a mis amigas Vanessa, Nancy, Elizabeth, Monserrat y Angélica por abarcar todo lo que significa amistad, ¡gracias! A Alberto Gallardo ser mi amigo. También a Carolina por compartir conmigo unos meses tan ajetreados y estar siempre dispuesta a escucharme.

Finalmente a Alejandro Rico por todo, por no amedrentarse, por quitarle la capa de polvo con la que había cubierto mis sueños, por la risa que trae consigo la frescura de la mañana, por el brillo de sus ojos que hacen pensar en la magia, por la brillantez de su razonamiento, por su pasión hacia la vida y la biología, por su enorme corazón, por visión tan maravillosa que tiene del mundo. Por todo, por existir, por ser y estar. Gracias con todo mi amor.

A todas las personas que han interactuado conmigo a lo largo de estos años, quiero que sepan que este proyecto de maestría no habría sido lo mismo sin Ustedes, muchas gracias por todas las pláticas y vivencias.

**A ti, por siempre a ti, Alejandro,
que llevas en tu alma la energía que mueve al Universo.**

Índice

Introducción General.....	1
Capítulo I	
Teoría de Nicho y Modelado de las Áreas de Distribución de las especies.....	3
Capítulo II	
Riqueza y endemismo, ¿Cuestión de escalas?	26
Capítulo III	
β de la Herpetofauna Mexicana	76
Conclusiones Generales	107

¿Quién pudo alegrarse de los fuegos artificiales cósmicos mientras las filas de las butacas del firmamento no se habían llenado más que de hielo y fuego? ¿Quién pudo adivinar que ese atrevido anfibio no sólo había recorrido a gatas un paseo desde la orilla, sino que había dado un paso de gigante por el largo camino hacia la orgullosa visión de conjunto del primate del principio de dicho camino?
El aplauso de la explosión no llegó hasta quince mil millones de años después de que hiciera explosión...
Primates postmodernos alcanzan por fin la gran visión de conjunto.
Y no se espanten. El Universo se ve a sí mismo en gran angular...
El ojo que mira el Universo es el ojo del propio Universo.

Maya, Jostein Gaarder

Resumen

El trabajo de investigación se dividió en tres capítulos, en el primer capítulo se plantean las bases teóricas del modelado de las áreas de distribución basadas en el concepto de nicho. Se concluye que el concepto de nicho que se utiliza para modelar es el que propuso Grinnell en 1917, y lo que modelan los programas es el nicho realizado o materializado que al proyectarlo en el espacio geográfico es el área de distribución potencial. En el segundo capítulo se hace un análisis de la riqueza y endemismo de la herpetofauna en diferentes escalas y se pone a prueba el gradiente latitudinal de riqueza, se encontró que solamente a escalas gruesas (uno y medio grado) tiene sentido hablar de un gradiente latitudinal de riqueza, mientras que a escalas finas no se encontró ningún patrón relacionado con el gradiente latitudinal. Los resultados de la relación riqueza-endemismo mostraron que los anfibios y reptiles se comportaron de manera diferente al cambiar de escala. Ambos grupos presentan distintas historias evolutivas que dan como resultado que los anfibios y reptiles de México presenten patrones de riqueza y endemismo diferentes y que las relaciones entre los patrones también sean disímiles. En el tercer capítulo se hizo un análisis del aporte de beta a la diversidad de la herpetofauna en México a distintas escalas y se desarrolló un modelo nulo basado en el tamaño de las áreas de distribución. Se concluye que beta varía con la escala y que no sólo el tamaño del área de distribución es determinante en los valores de recambio sino la continuidad y la ubicación espacial de las áreas son las que determinan los valores de beta. México es un país no sólo megadiverso sino betadiverso en cuanto a herpetofauna.

Abstract

This research was divided in three chapters, in the first chapter, the theoretical basis of species niche modelling are discussed. I concluded that most of the popular programs use the niche concept proposed by Grinnell in 1917, and what the programs are modelling is the realized niche in the ecological space, which projected in the geographical space, is the potential distribution of the species. In the second chapter, an analysis with the Mexican herpetofauna of richness and endemism at different scales is performed to test the latitudinal gradient of the richness and endemism relationship. A latitudinal gradient of richness at large scales was discovered, however, no evident pattern of relationships at smaller scales was found. Results of richness-endemism relationships revealed differences between amphibians and reptiles at different scales. Both groups have different phylogenetic constraints that account for the differences in patterns of richness and endemism. In the third chapter I made an analysis on the contribution of the species turnover (β) to the diversity of the Mexican herpetofauna at different scales. A null model based on species range sizes was also developed. The result shows that β is scale dependent. The expected β values show that species turnover not only depends on range sizes, but also on the continuity and spatial arrangement of them. I concluded that Mexico is not only a mega diverse country but also a beta diverse country in herpetofauna.

Introducción General

La distribución de la diversidad en el mundo sigue siendo uno de los enigmas más fascinantes en nuestros días. Para poder hacer inferencias de las causas que producen los patrones de dicho arreglo y otros aspectos derivados de la diversidad, p. ej. el endemismo, el dato básico que se necesita, es el área de

distribución de las especies, qué tan grandes son y cómo están ubicadas. En México los anfibios y reptiles representan los casos más fascinantes de los vertebrados, debido a su alto grado de endemismo y a la cantidad de especies que habitan en el país, ocupando el segundo lugar a nivel mundial con casi 1,200 especies. Por ello, además de sus características biológicas, son grupos ideales para los estudios de patrones de diversidad.

El presente trabajo se desarrolló utilizando como información básica las áreas de distribución. ¿Cómo nos podemos aproximar a entidades tan dinámicas?. La mejor forma de tener una idea precisa del tamaño y la forma de distribución de una especie es a través del modelaje de las mismas. Uno de los enfoques de aproximación que ha persistido hasta nuestros días, debido a la maleabilidad del mismo, es el del nicho ecológico (NE) de la especie (Schoener, 1989; Holt, 1996). Pero el concepto de nicho ecológico es complejo. Por eso es de suma importancia comprender qué es lo que hacen los programas que lo modelan y qué estamos obteniendo con los modelos de nicho ecológico. La teoría y las implicaciones que existen en la obtención de las áreas de distribución es el tema al que se refiere el capítulo I.

Teniendo las áreas de distribución surgen dos aspectos interesantes de los patrones de diversidad, el primero es cómo cambian éstos con la escala y en segundo lugar qué tanto aportan los componentes, diversidad local (α) y recambio de especies (β), a la diversidad regional (γ). El primer aspecto se aborda en el capítulo II, observando la relación que existe entre la riqueza y el endemismo a cuatro escalas diferentes en todo el territorio. También se pone a prueba uno de los patrones más generalizados en biología, la hipótesis del gradiente latitudinal, sin embargo, se desarrolla a diferentes escalas. Si existen diversos factores que moldean a la diversidad, y éstos ejercen su mayor influencia a diferentes escalas se puede esperar que los patrones no sean constantes al cambiar la escala.

En el tercer capítulo se abordan al mismo tiempo, el efecto de la escala en el comportamiento de los componentes de la diversidad. Se utiliza el modelo de escalamiento de la diversidad propuesto por Arita y Rodríguez en el 2002, en donde se pueden observar los aportes de α y β a γ . El modelo se basa en la fórmula multiplicativa propuesta por Whittaker en 1972, para relacionar las diversidades local y regional, donde beta está determinada por los diferentes efectos relacionados con el uso del hábitat por parte de las especies y la variación espacial de los sitios. El modelo demuestra que la diversidad de especies a cualquier escala depende del tamaño, forma y ubicación de las áreas de distribución y que la diversidad beta es escala dependiente.

Los anfibios y los reptiles son los grupos de vertebrados terrestres que tienen las áreas de distribución más restringidas y un gran número de especies endémicas en México. Intuitivamente podemos suponer que existe un alto recambio (β) en los ensamblajes herpetofaunísticos del país si pensamos que el

valor del recambio es inversamente proporcional al promedio del tamaño de las áreas de distribución. Para el país existen pocos trabajos relacionados con los patrones de diversidad de estos dos grupos (Flores- Villela, 1993; Flores Villela y Goyenechea, 2002; Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006), y han sido desarrollados con registros de recolecta. El principal propósito de este trabajo es ahondar en el análisis de los patrones de diversidad de la herpetofauna de México, para lo cual se ha utilizado la mejor aproximación a las áreas de distribución de los anfibios y reptiles de México.

I

Teoría de Nicho y Modelado de las Áreas de Distribución de las especies

Si un hombre intenta darle forma al mundo,
modelarlo a su capricho, difícilmente lo conseguirá.

El mundo es un vaso divino
que no se puede modelar ni retocar.

El que lo modela, lo deforma,
y el que porfía en él, lo pierde.

Tao-Tê-Ching, Lao-Tsé (S. IV A.C.)

*"The concept of the niche pervades all in ecology;
were it not for the fact that the ecological niche
have been used in so many different ways,
ecology might almost be defined as the study of niches."*

Pianka, 1983

Introducción

Uno de los retos más interesantes de la ecología y la biogeografía desde sus orígenes ha sido conocer el área de distribución de las especies (Rappoport, 1982; Argaéz *et al.*, 2005; Nazrul-Islam, 2005). En su definición más simple y aceptada, el área de distribución es el espacio geográfico que ocupa una especie (Gaston, 1994; Brown *et al.* 1996; Brown y Lomolino, 1998).

La necesidad de tener una noción clara del área o territorio geográfico que ocupa una especie se deriva de aspectos teóricos y prácticos. Desde el punto de vista teórico, el estudio de las áreas de distribución es un problema de estudio *per se*. En particular, la areografía se inició como una disciplina dedicada al estudio de las áreas de distribución de las especies (Rappoport, 1982). Desde el punto de vista práctico el conocer las áreas de distribución y su dinámica en el tiempo y espacio nos permitiría plantear mejores planes de manejo y conservación que fueran efectivos en el largo plazo.

El concepto de área de distribución, por lo tanto, tiene una estrecha relación con estudios de diversidad, biogeografía y macroecología. En este capítulo se planteará la aproximación a las áreas de distribución a través de modelos de nicho ecológico y se enfocará al aspecto de la obtención de patrones y factores de escalamiento de la diversidad a distintas escalas, en particular a la relación que existe entre áreas de distribución y diversidad beta.

El área de distribución se ha calculado de formas variadas. La información mínima indispensable a partir de la cual se obtienen las áreas de distribución son los puntos de recolecta, es decir, información que indica la presencia de la especie sobre un mapa o universo de muestreo. A partir de los puntos de recolecta se derivan al menos dos grandes maneras de obtener el área de distribución:

1) *Utilizar los puntos de recolecta como base para dibujar en un mapa la presencia de una especie.* Por lo general se utiliza una gradilla o retícula que se coloca sobre los puntos de recolecta y se registra la presencia de la especie en cada cuadro. Este método ha sido bastante utilizado en estudios de diversidad y conservación (Flores-Villela, 1991, pionero de este tipo de análisis en México). Una desventaja de este método es que el área de distribución que se obtiene refleja los sesgos de la recolecta original pudiendo subestimar o sobreestimar el área de distribución de las especies o reflejar el área de distribución histórica o incluso acumulada, es decir, se siguen tomando en cuenta las áreas donde el organismo fue registrado en el pasado pero que en la actualidad ya no se encuentra ahí, por causas humanas o de la dinámica intrínseca de la especie.

Otra forma bastante utilizada para obtener el área de distribución, dentro de esta división, es dibujar un polígono utilizando como información base los puntos de recolecta. Se usan los puntos de recolecta como los extremos del área de distribución y se dibuja un amiba o envolvente que engloba la totalidad de los puntos, por ejemplo el trabajo realizado por Hall (1981) y originalmente por Hall y Kelson (1959) para ilustrar las áreas de distribución de los

mamíferos de Norteamérica. Para este método la experiencia del investigador sobre el conocimiento de la historia natural de las especies es clave ya que de eso depende el trazo de la distribución. Una desventaja es que el método puede sobreestimar el área de distribución de una especie al considerar el área continua o subyugarse a la experiencia del investigador.

2) *Modelado del área distribución de las especies*, que recientemente ha tenido mucha difusión, abarca una serie de métodos que se pueden englobar en este bloque (GLIMS, GAMS, Redes Neuronales, Análisis multivariados, Bioclim, Domain, Algoritmos Genéticos, Árboles de Decisión, Máxima entropía, entre otros). En general, estos métodos, al igual que los anteriores se basan en los puntos de recolecta, sólo que el uso que se hace de ellos es distinto. Se basan en la aplicación de algoritmos que predicen puntos con condiciones ambientales semejantes a los datos de recolecta en un espacio geográfico determinado.

La idea de modelar las condiciones en las cuales es posible encontrar a una especie o población es muy antigua, se ha venido reforzando con la aparición de nuevas herramientas tecnológicas que permiten tener más datos y más precisos. Sin embargo, es en los últimos años en que el avance y el uso de los modelos de predicción ha sido extraordinario (Stockwell y Noble, 1992; Peterson *et al.* 1999; Chen y Peterson, 2000; Godown y Peterson, 2000; Peterson, 2001; Peterson *et al.* 2001; Peterson y Vieglais, 2001; Anderson *et al.* 2002a; Anderson *et al.* 2002b; Feria y Peterson, 2002; Peterson *et al.* 2002a; Peterson *et al.* 2002b; Peterson *et al.* 2002c; Peterson *et al.* 2002d; Navarro *et al.* 2003, citando sólo los que utilizan el programa *Genetic Algorithm for Rule-set Production*, GARP). Hoy, el modelado de las áreas de distribución tiene un sinfín de aplicaciones entre las que se destacan la predicción de posibles rutas de invasión de las especies exóticas, la detección de enfermedades y la propagación de plagas entre otras.

Este avance vertiginoso de la aplicación de nuevas técnicas para obtener áreas de distribución no ha sido acompañado del suficiente trabajo teórico que permita entender cabalmente qué tipo de resultados se está obteniendo. Es común que los distintos programas que están disponibles se utilicen sin que se tenga claro qué se modela y esto tiene un efecto directo en la interpretación de los resultados. Tal vez la confusión más común se encuentra entre una predicción que tiene que ver con el **área de distribución de las especies** o una predicción que tiene que ver con el **nicho ecológico de una especie**, dos conceptos relacionados pero que se refieren a distintos aspectos biológicos de una misma especie.

El objetivo de este trabajo es precisamente contribuir al esclarecimiento de estos dos conceptos e introducir la aplicación de los modelos de predicción en la modelación del nicho y el área de distribución. En la primera parte se hará una revisión del concepto de nicho y de la evolución del mismo en sus aspectos más relevantes, relacionados con el modelado de las áreas de distribución. En la segunda parte se revisarán las bases generales en las que se sustenta el uso de los modelos predictivos, en particular haciendo referencia al GARP. Finalmente se hará el ligamiento entre el nicho ecológico de la especie- áreas de distribución y Beta, comúnmente referida como diversidad y no como una tasa de recambio de la misma.

I. Teoría de Nicho

El concepto de nicho ecológico es un concepto antiguo en ecología que aún se mantiene vigente. Propuesto originalmente por Jhonson en 1910 (Gaffney, 1975), aunque no se le dio mucha relevancia. Fue a partir de los trabajos de Joseph Grinnell en la primera década del siglo XX

(Grinnell y Swarth 1913; Grinnell, 1917, 1924, 1928) hasta tiempos recientes (Jaksic, 2001; Hirzel 2002), que el concepto ha ido desarrollándose y cambiando de acuerdo con diferentes propuestas.

Esta revisión no pretende ser exhaustiva ya que sería imposible exponer todos los elementos en los que hay discordancia entre los distintos autores. Lo que se hizo fue seleccionar aquellas propuestas que tienen relevancia directa con el modelado de las áreas de distribución de las especies.

La historia del concepto de nicho ecológico es extensa y va de acuerdo al desarrollo de la Ecología como tal. Aún en la actualidad no se ha llegado a un consenso sobre cuál es la mejor definición del nicho ecológico de una especie, y más bien se da por sentado que alguna de las múltiples definiciones pueden funcionar dependiendo más bien de los criterios o la pregunta de investigación.

El concepto de nicho grinnelliano (Grinnell, 1917, 1924) está enfocado a la relación entre las especies con los factores ambientales que determinan su distribución, fisiología y comportamiento, donde las interacciones bióticas pueden ser o no un factor importante (Martínez-Meyer 2002). El concepto eltoniano (Elton, 1927) por otro lado enfatiza la, directa o indirecta, presente o pasada, interacción entre los organismos de la comunidad y sus efectos en la distribución de las especies, dinámica poblacional y finalmente su evolución (Gause, 1934; Mac Arthur, 1968; Shugart, 1998).

Hutchinson (1957) formalizó el concepto matemáticamente, proponiendo que el nicho debería de ser visualizado como un hipervolumen definido por un sistema de coordenadas n -dimensional, donde cada uno de los ejes representa una variable ecológica, física o biológica en la cual las especies son capaces de sobrevivir indefinidamente y se refirió a todos los puntos del hipervolumen imaginario como el "*nicho fundamental*" (Pianka, 1983; Martínez-Meyer, 2002). Hutchinson reconoció que existían algunos factores que limitaban la ocupación de las especies en su nicho fundamental (p.ej. interacciones bióticas, barreras geográficas, etc.) y así definió la porción del volumen ocupado en realidad por las especies como el nicho realizado o materializado (Martínez-Meyer, 2002), conceptos sobre los que se ahondará más adelante. La importancia de esta definición radica en que Hutchinson introdujo la medida de la población (adecuación) en el concepto de nicho al mencionar que las especies deben de ser "...capaces de sobrevivir indefinidamente" (Martínez-Meyer, 2002). Es importante resaltar que Hutchinson definió nicho en términos de 'densidad de adecuación' (*fitness density*), como el intervalo de condiciones en las que el organismo puede reemplazarse exitosamente a sí mismo.

Este concepto está enfocado a poblaciones o incluso a individuos. Para el modelado del nicho ecológico, éste es entendido como el grupo de hábitats o conjunto de factores ambientales en el cual las poblaciones pueden persistir sin inmigración (Holt y Gaines, 1992; Kawecki, 1995; Holt, 1996; Holt y Gomulkiewicz, 1996). De tal forma que el nicho fundamental y el realizado pueden ser fácilmente expresados en un contexto geográfico como la distribución potencial y actual de las especies, respectivamente. Estas definiciones proveen de un campo teórico para el análisis de la distribución de las especies (Martínez-Meyer, 2002).

De lo anterior se deriva que el nicho no se debe considerar sólo como el espacio (entendido geográficamente), sino como el conjunto de las propiedades del medio ambiente que satisfacen las necesidades de los organismos (Figura 1).

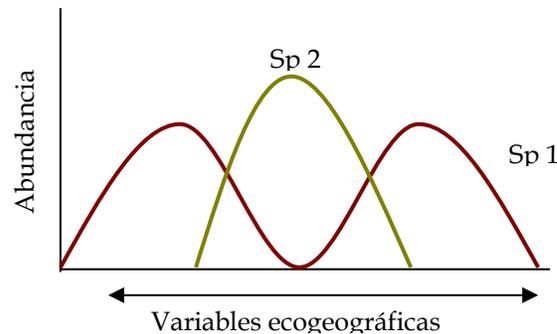


Figura 1. Distribución de una población de acuerdo a su rango de tolerancia. El pico de abundancia indicaría el 'óptimo' de condiciones ecogeográficas para que alcance su máxima adecuación.

MacArthur (1972) en su libro *Ecología Geográfica*, propone que hay una interacción entre el nicho y la distribución de las especies. Esto es, que los factores pueden variar dependiendo de su geografía, como ocurre en los polos donde los factores climáticos son más determinantes y no así en los trópicos, donde son otros factores como las interacciones bióticas los que juegan un papel fundamental en la distribución de las especies.

Algunas exploraciones teóricas dentro de los mecanismos de evolución del nicho han sugerido que los nichos tienden a permanecer relativamente constantes sobre escalas de tiempo evolutivo y por otro lado, una falta potencial de variabilidad genética apropiada (i.e. genostasis) frena a las poblaciones de evolucionar bajo presiones de selección (Bradshaw, 1991). Datos empíricos obtenidos de diferentes linajes filogenéticos apoyan estas conclusiones, sin embargo otras evidencias presentan que especies expuestas a condiciones novedosas (condiciones fuera de sus nichos) son capaces de adaptarse, por lo tanto la evolución de los nichos ecológicos de las especies ocurre continuamente (Richmand y Price 1992; Carroll *et al.* 1997; Losos *et al.* 1997, Reznick *et al.* 1997). Cabe hacer mención que las 'velocidades' evolutivas de los nichos, fundamental y materializado son distintas, siendo la evolución del nicho fundamental de una especie más 'lenta' que la del nicho materializado (Figura 2).

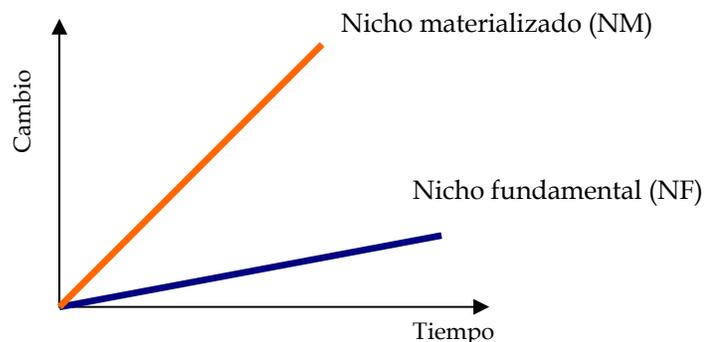


Figura 2. Representación gráfica de la rapidez de cambio del Nicho fundamental y Materializado muy esquemáticamente.

Asimismo, el volumen del nicho depende de la escala a que nos estemos refiriendo: individuos, poblaciones, especies o géneros, etc. De igual forma la velocidad de cambio está relacionada con el nivel en que se esté dando, haciéndose más lenta conforme se avanza en la escala taxonómica (Familias menor velocidad, individuos mayor), es decir el nicho es escala-dependiente, también geográficamente hablando.

¿Nicho como hábitat o nicho como profesión?

El concepto de nicho ecológico propuesto originalmente por Joseph Grinnell fue el 'hábitat' que puede ocupar una especie (Grinnell y Swarth 1913; Grinnell 1914, 1917, 1924, 1928). Elton (1927) plantea una visión diferente del nicho como la 'profesión' de una especie en una comunidad. En un análisis de la evolución del concepto, Schoener (1989) plantea que el nicho ecológico se asociaba primero con el "lugar" o "hábitat" que podría ser ocupado en una comunidad, y que a partir de aquí el enfoque ha cambiado hacia el "ocupante" de ese lugar. Este cambio se dio probablemente porque los ocupantes comenzaban a verse como entidades variables, especialmente debido a la competencia y a que se veía a ésta como una explicación de la estructuración de las comunidades. La argumentación teórica del concepto se deja de lado por casi 30 años y es en este periodo cuando comienza a darse un mal uso a la palabra, porque se utilizaba (y se sigue haciendo) sin distinción de 'hábitat' u 'ocupante'.

Un salto conceptual es la propuesta de Hutchinson (1957) visto como un hiperespacio de n dimensiones dentro del se podían representar las posiciones de las poblaciones o especies, esto es, un espacio en R^n donde n es el número de variables implicadas en la existencia de la especie. El concepto de Hutchinson ha sido sin duda revolucionario y es matemáticamente comprensible pero biológicamente no es fácil de entender, la definición se puede reexpresar como hipervolumen de condiciones bióticas y abióticas en donde una especie (o población) puede existir y mantener su adecuación (Holt 1996; Holt y Gomulkiewicz 1996).

El concepto de nicho ecológico es interesante porque da un marco de referencia que incluye las condiciones del medio donde es posible encontrar las especies o, más específicamente, las poblaciones que las conforman. Es decir, al modelar el nicho con aspectos ambientales representamos el intervalo de la variación ambiental en que sería posible (por probabilidad) encontrar las poblaciones. Dentro de este espacio de posibilidades se pueden localizar aquellos donde sí existe la especie, esto es el nicho materializado (*realized niche*) (NM). Algunos autores como Soberón y Peterson (*en prep.*) plantean que las poblaciones tienen que tener una $r > 0$ (tasa de crecimiento) para que sea nicho materializado. Sin embargo, surge la cuestión de las poblaciones sumidero en el esquema de metapoblaciones donde éstas no tienen una r positiva, también resaltan las especies migratorias donde bajo esta concepción en el momento de migrar estarían fuera del NM. Si en la definición de NM se sienta que éste es representado por todos los puntos del espacio en R^n o n -dimensional donde efectivamente se encuentran las poblaciones (o individuos) entonces, todos aquellos lugares donde se encuentren a las poblaciones (o individuos) lo constituyen. No pueden existir individuos o poblaciones fuera del nicho ecológico así como no pueden existir nichos sin especie, población o grupo de individuos que lo definan (Cuadro 1). Pero sí puede haber restricciones dentro de éste espacio donde las poblaciones puedan tener una r positiva (Figura 3).

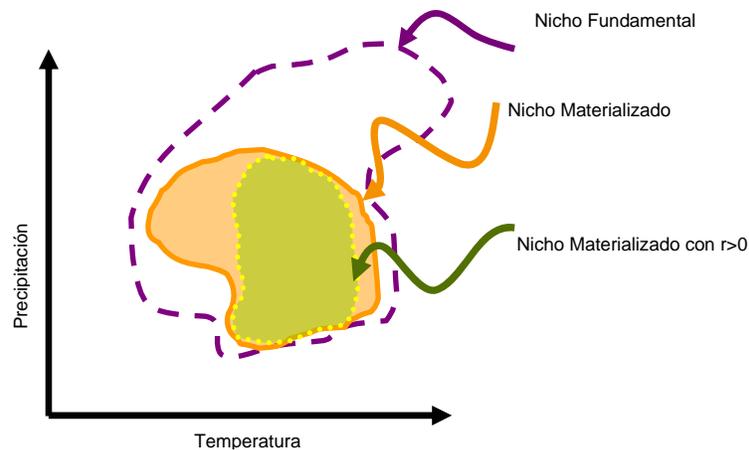


Figura 3. Esquematación del nicho ecológico en R^2 , representando a las dimensiones la precipitación y la temperatura. La línea punteada es la delimitación del Nicho Fundamental, se encuentra punteada porque es *casi* imposible conocerla. La línea anaranjada representa el Nicho Materializado completo y dentro de este espacio se encuentra en dónde las poblaciones de la especie tienen una r positiva.

Los programas actuales que modelan al nicho ecológico atienden a éste como el 'lugar' o hábitat y hasta la fecha no se ha encontrado uno que logre modelar las interacciones bióticas de la especie o población en cuestión, ni su historia. Resumiendo, para modelar se utiliza el concepto de nicho grinnelliano y a partir de este momento cuando se haga referencia al nicho se debe entender como el conjunto de variables geográficas (clima, altitud, tipo de vegetación, tipo de suelo, etc.) donde se puede encontrar a la especie o específicamente como nicho geográfico (*sensu* Martínez-Meyer *com pers.*): el área de distribución potencial.

Escalas espaciales a la que aplica el concepto de Nicho

El concepto de nicho nació a dos escalas, local y regional, cuando desde su primera nota, Grinnell y Swarth (1913) refieren que "para probar sin que haya duda cuál es el verdadero nicho ecológico de cada una [de las especies], es necesario el conocimiento de la distribución de cada especie en donde sea que se encuentre en sus rangos respectivos" (tomado de T.W. Schoener p. 80, 1989); en esta nota se aprecia que no solamente se refieren al microhábitat de la especie y su asociación con determinado tipo de vegetación, sino a la totalidad de los requerimientos de la especie en todo su intervalo de distribución. Aún cuando vemos esta acepción del término desde sus orígenes, ha habido un sesgo en su uso hacia un contexto ecológico local. Recientemente, su aplicación se ha ampliado a escalas regionales.

También es cierto que sus primeros ponentes (Grinnell y Swarth 1913; Grinnell, 1917) hicieron inferencias en el uso del término en un contexto espacial como fisiológico para que fuera posible poder determinar las asociaciones de las especies en cuestión con los tipos de vegetación y la posibilidad de que los nichos pudieran ser los mismos para las distintas especies que estudiaban. En estos casos el principal enfoque del nicho comprende al microhábitat y no al macrohábitat, por ejemplo se ha planteado que especies hermanas de mamíferos, aves y mariposas aisladas por una barrera geográfica como el Istmo de Tehuantepec conservan su nicho ecológico (Peterson *et al.* 1999) o que especies cercanamente emparentadas que viven en

simpatria en las islas de Cuba presentan nichos ecológicos más diferenciados que especies cercanamente emparentadas que viven en áreas retiradas (Losos *et al.* 2003).

A distintas escalas el volumen del nicho cambia de *aspecto* y puede adquirir distintos valores dependiendo de la importancia de las variables a la escala que se esté manejando, así en el modelado del volumen a escala pequeña puede tener relevancia el microhábitat pero a escalas grandes esta característica pasa desapercibida. Por lo anterior es muy importante remarcar que el modelado del nicho es escala dependiente y por lo tanto las variables a partir de las que se modele también lo son (ver más adelante).

¿El concepto de nicho aplica a poblaciones o a comunidades?

El nicho es una propiedad de las poblaciones¹, puesto que tiene sentido plantearlo con referencia a las condiciones bióticas y abióticas donde los individuos se encuentran. Entonces son todas las condiciones posibles las que determinan la existencia de la población como condición de presencia o ausencia. Esta visión deriva en la Teoría del Nicho, que trata sobre la descripción del nicho como un hipervolumen en donde existe la combinación de nociones de la Teoría de Conjuntos, con aspectos autoecológicos de las especies, con la noción de adecuación biológica (Jaksic, 2001). El concepto de nicho ecológico de Hutchinson (1957), contiene dos formas de nicho, el fundamental (o potencial) y el realizado (materializado u observado) (Figura 3).

Del nicho hipervolumétrico surgen dos nociones importantes (Jaksic, 2001):

1) Se distingue un nicho fundamental (o potencial) representado por el “conjunto total de condiciones óptimas que una población (o especie) podría ocupar, y el nicho realizado (u observado), que describe el conjunto real de condiciones en que una población existe y persiste a lo largo del tiempo (Hutchinson, 1957)”.

2) La noción de “utilización de recursos” (MacArthur, 1968, 1972). Puesto que es virtualmente imposible determinar la adecuación biológica de poblaciones en relación a su posición sobre los ejes del nicho, se opta por sencillamente representar el uso que la especie hace de los recursos ordenados linealmente a lo largo de cada eje, y por analizar el nicho total de una población sin referencia a su adecuación biológica (este es el concepto que adopta Whittaker, 1972).

Dado que el nicho es una propiedad emergente de las poblaciones o de las especies (suponiendo que la especie es la suma de las poblaciones), esta característica está en constante cambio. Es un atributo dinámico. Cambia con el tiempo, porque en la naturaleza todo es un cambio constante. Los cambios temporales del nicho pueden considerarse en dos niveles: 1) Cambios a corto plazo o en escala ecológica (durante la vida de un individuo o en pocas generaciones); y 2) Cambios a largo plazo o escala evolutiva, a través de muchas generaciones. Entonces el nicho realizado debe concebirse como un hipervolumen pulsante n-dimensional el cual está rodeado del hipervolumen correspondiente al nicho fundamental (Figuras 2 y 4).

¹ Vale la pena aclarar que el nicho del nivel “especie” es compatible con el nicho del nivel “población” bajo el supuesto de que la suma de las poblaciones hacen a la especie, entonces la suma de todas las condiciones donde se encuentran las poblaciones conforman en nicho de la especie.

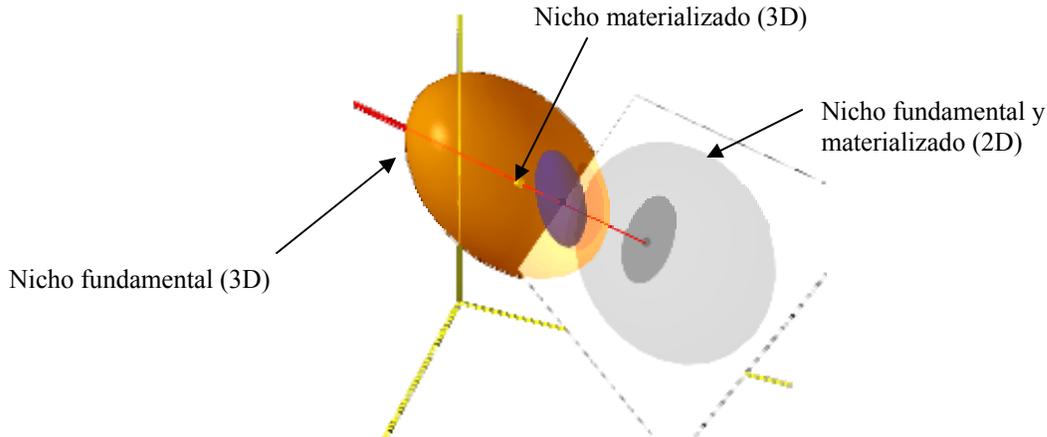


Figura 4. Representación del nicho ecológico fundamental y materializado en tres y dos dimensiones.

El nicho sólo es una manera de tratar de conceptualizar a la especie reduciéndola a n dimensiones, en la figura 4 se redujo a tres, finalmente una manera de tratar de poder conceptualizar algo tan complicado como una población o una especie, de ésta manera, para cualquier análisis es más fácil manejar un conjunto de variables acotadas.

II. GARP y modelado de área de distribución

El interés que en la actualidad existe por modelar la distribución de las especies está considerablemente difundido en virtud de la amplia aplicación que puede tener en disciplinas como la biogeografía, la ecología y la conservación (Peterson *et al.* 1999, 2002, 2003). El GARP ha sido utilizado ampliamente para abordar temas como la distribución geográfica de especies individuales o de taxones específicos, la evolución de nicho ecológico, competencia, así como para predicción de invasiones de plagas o dispersión de especies, y fenómenos de migración entre otros (Stockwell y Noble, 1992; Peterson *et al.* 1999; Godown y Peterson, 2000; Chen y Peterson, 2000; Peterson, 2001; Peterson *et al.* 2001; Peterson y Vieglais, 2001; Anderson *et al.* 2002a; Anderson *et al.* 2002b; Feria y Peterson, 2002; Peterson *et al.* 2002a; Peterson *et al.* 2002b; Peterson *et al.* 2002c).

GARP, como muchos otros, se encuentra entre los programas de modelado espacial a partir de puntos con coordenadas en un espacio muestral delimitado y capas o coberturas específicas que son las características que ayudarán a generar la predicción de las condiciones similares a las de los puntos “reales” introducidos en el programa. GARP fue desarrollado originalmente por Stockwell en ERIN Unit of Environment Australia, y mejorado en el San Diego Supercomputer Center. Para la validación de este método se contó con la opinión de 10 expertos en diferentes áreas: sobre especies en peligro o raras, endémicas, de amplia distribución y comunes, en plantas, peces, reptiles y anfibios, aves, mamíferos silvestres selectos y fenómenos de paisaje (Stockwell, 1995). El GARP se ha aplicado a una amplia gama de dominios, incluyendo

optimización de funciones numéricas (Bethke, 1981; Brindle, 1981), diseño de sistemas de control adaptativo y tareas de inteligencia artificial (Stockwell y Peters, 1999). También ha sido extensamente probado para organismos individuales (Stockwell y Peterson, 2002) así como para probar la robustez de la variación de la densidad de los datos (Peterson y Cohoon, 1999).

El algoritmo genético fue desarrollado por Holland (1975), está inspirado en el concepto de evolución por selección natural y se basa en la idea de la solución evolutiva de los problemas en un camino análogo a la evolución de los organismos (Feria, 2001). Esta idea es implementada en una máquina para crear una serie de soluciones potenciales a un problema y luego interactivamente modificar y probar esta serie de soluciones óptimas encontradas (Stockwell y Payne, 1997; Stockwell, 1999).

En principio los algoritmos genéticos son uno de tantos métodos heurísticos o de inteligencia artificial (*learning machines*), que lo que hacen es entrenar a la máquina con una serie de datos y que la máquina con ese conocimiento de causa en base a ensayo y error, busque una solución. Las soluciones las forma a partir de reglas del tipo “Si está en... entonces está en...” (conjunto de posibilidades y/o probabilidades de presencia). Siguiendo la idea de la selección natural en evolución biológica, en donde ocurren mutaciones y hay opciones de cambio entre tomar una u otra ruta; se alteran reglas originales y se prueba si funcionan y qué tan bien lo hacen.

Los autómatas celulares y los árboles de decisión (*decision trees*) son otro tipo de programas basados en algoritmos genéticos. A grandes rasgos un algoritmo genético sigue los siguientes pasos:

1. Crea una población (soluciones propuestas o juegos de reglas).
2. Califica a los individuos de la población (con base en los datos dados).
3. Selecciona 2 individuos (o juegos de reglas creados) para cruzarlos.
4. Decide si se cruzan o no (los algoritmos genéticos proponen una probabilidad de cruza y una probabilidad de mutación (si es menor a ésta el algoritmo pone o quita una capa).
5. Genera mutaciones en los 2 individuos nuevos.

GARP es un algoritmo genético que crea modelos de **nicho ecológico** para cualquier conjunto de datos, que en nuestro caso haremos referencia a las especies o poblaciones. Lo que modela GARP es un espacio en R^n , donde n representa el número o tipo de variables con las que se trabaja (capas o coberturas), por lo que si se trabaja con variables geográficas el espacio que se modela es geográfico.

Los modelos describen condiciones ambientales bajo las cuales las especies o poblaciones podrían existir. Para modelar, GARP usa un juego de localidades puntuales donde se conoce la ocurrencia de las especies (bases de datos) y un juego de capas geográficas representando los parámetros ambientales que podrían limitar las capacidades de supervivencia de las especies (o poblaciones).

Stockwell (1997) define a GARP como un sistema de modelación que permite generar una serie de posibles modelos (llamados reglas), los cuales pueden ser usados para varias funciones. Así,

GARP busca iterativamente correlaciones no aleatorias entre la presencia y ausencia² de las especies y los valores de los parámetros ambientales usando varios tipos diferentes de reglas. Cada tipo de regla implementa un método diferente para construir modelos de predicción de especies. Recientemente hay cuatro tipos de reglas: atómica (*atomic*), regresión logística (*logistic regression*), cobertura bioclimática (*bioclimatic envelope*) y cobertura bioclimática negada (*negated bioclimatic envelope*). GARP es una herramienta matemática-computacional que modela parte del nicho ecológico (también conocido como *bioclimatic envelope*) de la especie.

Así, GARP modela el nicho en el espacio ecológico (prácticamente nada de los factores históricos de la especie, salvo por su presencia en determinadas localidades donde se ha registrado su ocurrencia) y lo proyecta en el espacio geográfico. Esta distribución está limitada por el conjunto de variables o coberturas disponibles: por ejemplo, coberturas climáticas, edáficas, vegetación, y otras, y la resolución de las mismas. GARP ofrece información de la distribución de las condiciones del nicho potencial de la especie, no la distribución de la especie *per se* (Figura 4).

GARP es como un “antibiótico de amplio espectro”, debido a que los algoritmos genéticos son, en cierto grado algoritmos probabilísticos (Davis, 1988) que nos ayudan a obtener predicciones con base en las coberturas disponibles. Cabe mencionar que el proceso a través del cual llega a una solución o modelo sí es heurístico, pero la solución, el modelo resultante, no lo es. Se vuelve una cuestión de probabilidad cuando se suman muchos modelos, pero eso es un proceso *a posteriori* del modelado (Lira *et al.* en prep.). Es muy importante entender que si bien, el GARP, es una herramienta muy útil en cuestiones prácticas, también es una excelente herramienta en la generación de hipótesis, y que lo más valioso es la idea o línea de pensamiento que se tenga como la pregunta a responder.

Lo que hace GARP en realidad es modelar el nicho realizado potencial, es decir, modela el área de distribución potencial de la especie en cuestión (Figura 5 a y b). ¿Por qué no puede ser el nicho fundamental? Porque con los puntos de recolecta jamás nos vamos a poder aproximar al NF ya que en los datos de campo van implícitas las interacciones, y aunque esté bien muestreada la especie, es decir bien representada toda el área en la que se distribuye, no sabemos si debido a ciertas interacciones está siendo limitado su espacio ecológico y por tanto los posibles valores de los puntos al muestrear, en el ejemplo, de precipitación y temperatura. Es como el principio de incertidumbre, jamás lo sabremos con exactitud ni siquiera en condiciones experimentales.

² GARP no utiliza ausencias.

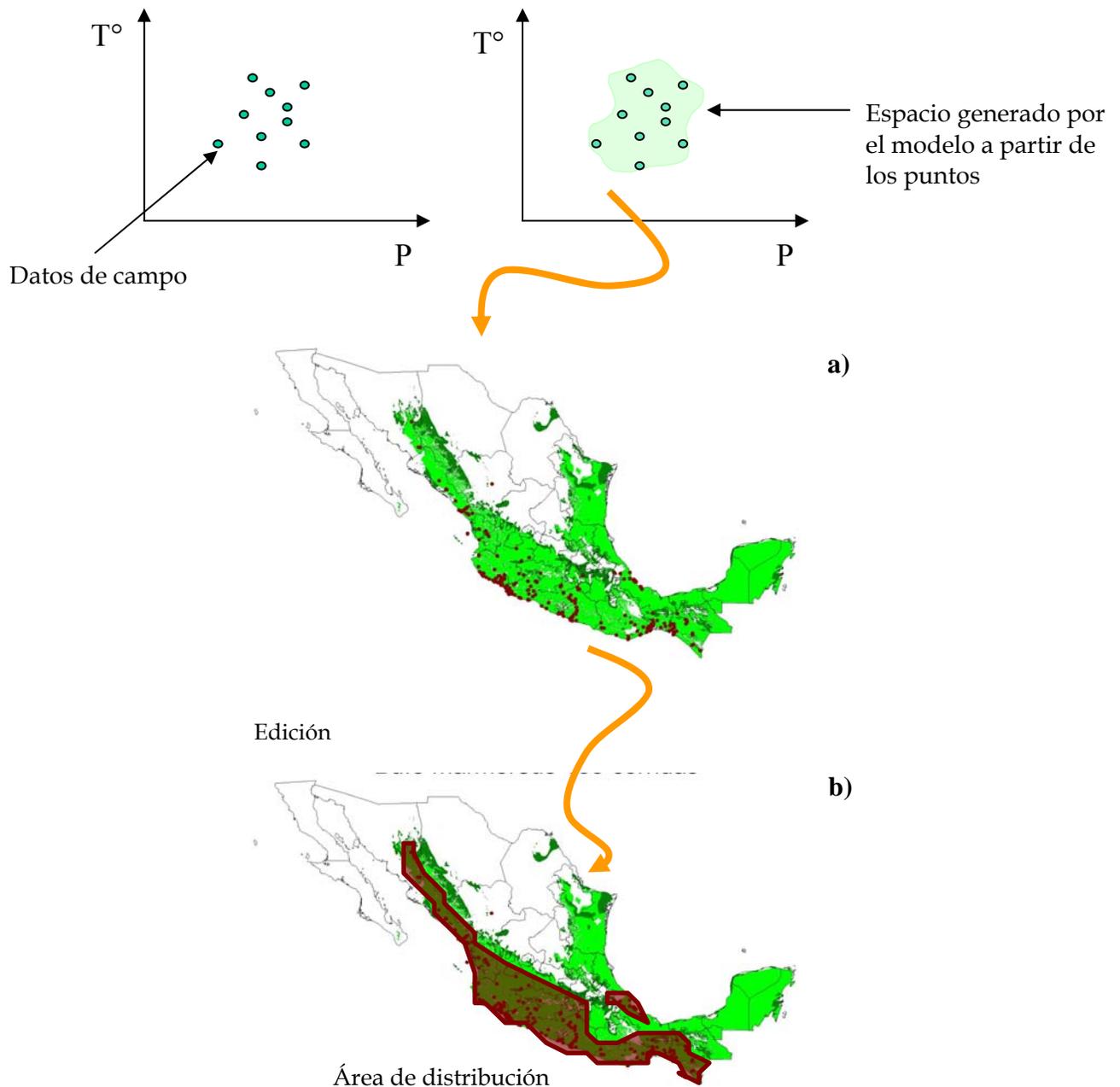


Figura 5. a) Representación de lo que modela GARP y b) Área de distribución.

Hay cuatro propuestas de lo que GARP modela en realidad:

1. Nicho geográfico fundamental, **NO** materializado (Martínez-Meyer, 2002).
2. Nicho fundamental (Peterson *et al.* 1999).
3. Nicho materializado (Araujo, *com pers*)
4. Nicho materializado potencial.

En el esquema siguiente (Figura 6) se muestra un modelo simple que relaciona los principales componentes del nicho ecológico A = factores abióticos; B = factores bióticos, principalmente

interacciones; M = zonas del espacio geográfico accesible a la especie evolutiva, ecológica y biogeográficamente. A partir de estos componentes se plantea que las áreas de distribución se encuentran en la intersección $A \cap B \cap M$, es decir, el área de distribución comprende únicamente aquellas zonas donde coinciden los factores abióticos (equivalente al nicho geográfico fundamental), con los factores bióticos o interacciones que son accesibles para la especie (o población) y aquellos sitios a los que su capacidad de dispersión y su historia evolutiva les ha permitido acceder. Cabe mencionar que A y B no son completamente independientes pues los elementos de B estarán dados parcialmente por los de A.

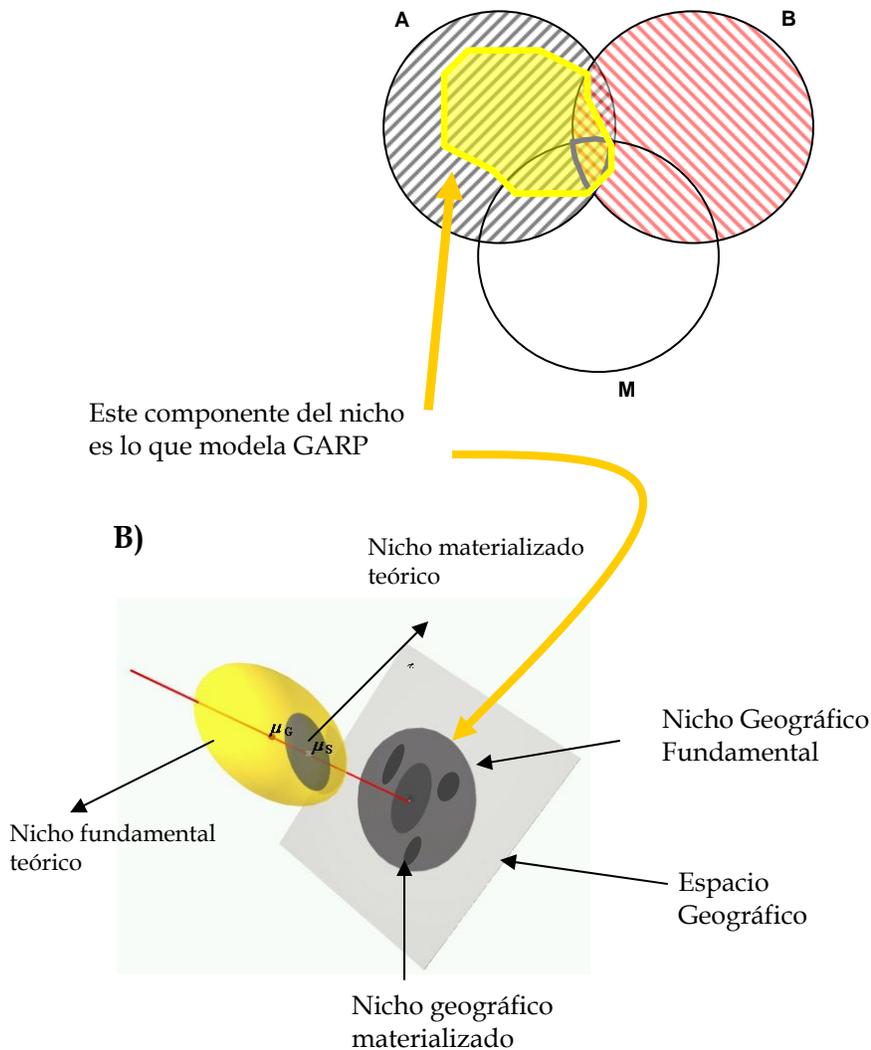


Figura 6. A) Modelo muy esquemático a partir del cual se explica la representación de los componentes del nicho ecológico y los modelos o predicciones (A = factores abióticos; B = factores bióticos, principalmente interacciones; M = zonas del espacio geográfico accesible a la especie evolutiva, ecológica y biogeográficamente). B) Representación de los nichos teóricos y geográficos, que son a los que nos podemos aproximar.

Cuadro 1. El destino y la existencia de nichos vacíos

La definición de nicho ecológico ha causado bastantes discusiones a lo largo de la historia por varias razones. Una de las que considero de suma importancia, y creo que es la clave del asunto, es **para qué** queremos definir un nicho ecológico. Si queremos definir un nicho ecológico para poder delimitar a nuestras especies, ubicarlas en el espacio ecológico y, a través de éste podernos acercar a entidades tan complejas como el área de distribución, entonces tiene sentido hablar del nicho en función de las especies. En este sentido hablar de nicho vacío como el espacio ecológico que aún no ha sido ocupado por las especies es equivalente a hablar de especies en proceso de especiación. Es decir, definir a una especie nueva antes de que exista, y esto es, querer darle dirección a la evolución. Voy a poner un ejemplo para tratar de darme a entender. Movámonos en el tiempo hasta el Carbonífero temprano (hace alrededor de 350 millones de años), aquella época cuando los territorios emergidos estaban cubiertos de plantas y los tertrápodos andaban por primera vez sobre los continentes. Había un inmenso espacio ecológico por llenar, todo un territorio gigantesco por conquistar. ¿Eso era un nicho vacío o diez o cien o un millón? ¿Cómo poder saber cuantas especies iba a haber o iban a evolucionar en dicho espacio? ¿Cómo poder saber en cuántos pedazos había que partir ese inmenso espacio ecológico? Ese espacio limitado. *¿Existirá una carrera por llenarlo? ¿Alguna vez se saturará?*

En una región geográfica delimitada podríamos definir con bastante precisión un espacio ecológico que podrían ocupar los seres vivos que actualmente conocemos, pero todo es espacio-temporal dependiente. Supongamos que estando en ese mismo sitio geográfico retrocedemos en el tiempo, nos situamos en el arqueano, la Tierra es un inmenso caldo de cultivo, hace apenas un parpadeo que la vida bulle en el seno del océano, ¿podríamos definir el espacio ecológico correspondiente a nuestro espacio geográfico? La respuesta es sencilla, sí. Ahora bien, ¿tendría las mismas dimensiones que actualmente? La respuesta también es sencilla, no. No tendría las mismas dimensiones porque en aquella época pensar que algún ser vivo pudiera aprovechar el oxígeno o que siquiera pudiera haber seres multicelulares gigantesco viviendo en las zonas terrestres era tan impensable como decir que podremos, en un futuro cercano, viajar a la velocidad de la luz o quizás más increíble que las visitas de extraterrestres, o que exista vida en la tropopausa. Es tan irreal como poder decir cómo, dónde y con quién va a pasar la vejez un bebé que acaba de nacer. *Quizás tan arriesgado como decir que el destino existe porque cambia con cada paso que damos.* Ni siquiera podríamos decir con certeza si el bebé llegará a una edad madura. Pero la posibilidad existe y es relativamente alta si es sano y si sus padres tienen un status económico aceptable. Entonces, si tenemos a una población sana de cualquier especie podríamos decir que va permanecer en el tiempo y por lo tanto a evolucionar en el tiempo con certeza (y quizás especiar), es un hecho seguro que va a modificar las dimensiones del espacio ecológico que ocupa (incluso la dinámica dentro de dicho espacio ecológico ocupado por todas las poblaciones que comprenden a la especie es distinta en diferentes escalas espacio-temporales), pero no podemos saber el curso de dicha evolución, podemos suponer ciertas tendencias pero nada más, pretenderlo es como decir que los futuristas que imaginan bichos en millones de años tienen razón.

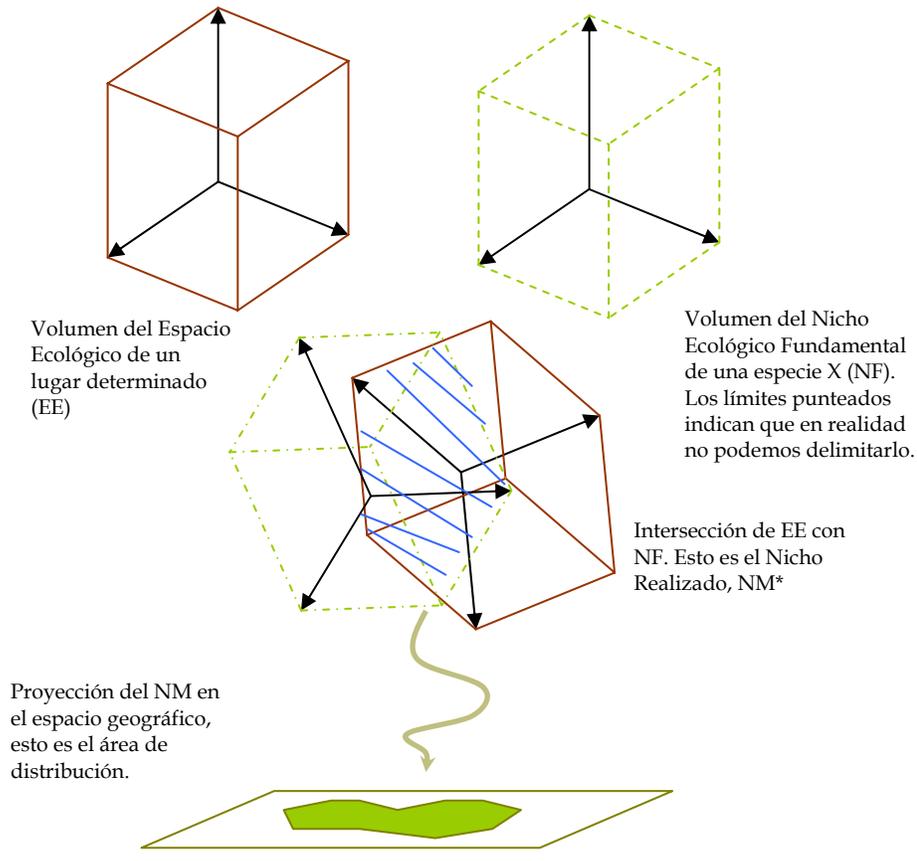
Situándonos en el presente ¿qué es lo que está pasando en la actualidad con la extinción de especies? Cuando hay un cambio en los intervalos climáticos en sitio geográfico dado, lo que estamos haciendo es cambiar las dimensiones del espacio ecológico de dicho lugar. Al modificarlas, algunos nichos ya no tendrán cabida en el espacio ecológico modificado y se extinguirán las especies pertenecientes a esos nichos. Extinguimos nichos de forma indirecta al reducir el espacio ecológico. Sin embargo, para la existencia de una especie no sólo son importantes las variables abióticas del espacio ecológico, las interacciones con otros organismos son vitales. Al perturbar un área o al hacer un cambio en el uso de suelo modificamos las interacciones entre las especies, irremediamente hay un re-acomodo y muchas de éstas no tienen cabida en la nueva situación. Ahora bien a lo largo de la historia de la Tierra ha habido muchos cambios en las dimensiones del espacio ecológico, unos cambios han sido lo suficientemente rápidos para dar lugar a grandes extinciones, la mayoría han sido lentos permitiendo el reajuste de los nichos dentro de este espacio. Muchos de estos 'reacomodos' han dado lugar también a extinciones pero de igual manera a especiaciones. El meollo de la actualidad es que estamos cambiando demasiado rápido las dimensiones del espacio ecológico y estamos modificando indirecta o directamente las interacciones de los organismos en la mayoría de los sitios de la Tierra.

El caso de Marte. Según nuestro conocimiento sobre los organismos vivos, habría muy pocos lugares donde pudiera haber vida, tales lugares son el agua líquida que encontraron (probablemente en las profundidades) y quizás en el interior de la tierra como grutas muy profundas o algo así (aunque tengo serias dudas en este caso). Entonces tendríamos espacios ecológicos muy pequeños. Esto no quiere decir, necesariamente que estén ocupados por organismos vivos. Pero en dado caso estarían ocupados por cuyos nichos ecológicos realizados serían muy pequeños, aunque no podríamos decir nada del tamaño del los NF, en dado caso que existieran.

Las convergencias intercontinentales pueden explicarse por otra vía como estructuras energéticamente más exitosas en los distintos ambientes (esto estaría definido por leyes físicas solamente). No tienen por qué estar definidos los 'espacios a ocupar' por las especies.

Volviendo al principio, hablar de un espacio ecológico que, según nuestros conocimientos puede llegar a ser ocupado por alguna especie, tiene sentido. Lo que no tiene sentido es hablar de un nicho vacío, o de cien nichos vacíos o de millones de ellos, en el entendido de las especies. A menos que definamos un solo nicho y éste sea todo el espacio ecológico, finito y delimitado en un tiempo determinado, entonces con toda la tranquilidad del mundo, podemos decir que falta mucho espacio por llenar, y tenemos, por lo tanto, un inmenso espacio ecológico medio vacío o medio lleno dependiendo del punto de vista.

Retomando, el **espacio ecológico (EE)** es el volumen n-dimensional donde se pueden encontrar las especies (n= variables abióticas solamente). Está restringido a un espacio geográfico determinado y es una entidad dinámica pues cambia con el tiempo. No es un volumen teórico porque se puede medir y tiene límites definidos. **El nicho fundamental (NF)** es un volumen n-dimensional (n= variables abióticas) que puede ocupar una especie, este volumen puede no tener representación total dentro del espacio ecológico. La diferencia entre el EE con el nicho fundamental es, que el NF sí es un volumen teórico, al cual nunca vamos a poder medir con certidumbre* pero nos podemos aproximar a él. Entonces tenemos que dentro de un espacio ecológico definido se encuentran S especies, interactuando, el resultado de estas interacciones es lo que podemos captar de las especies y éste es el **nicho materializado (NM)**. La proyección del nicho realizado en el espacio geográfico es el área de distribución (Figura 1).



*Es sumamente difícil dibujar las interacciones, asumamos que en la intersección ya están.

Se ha planteado que el conjunto A representa al nicho fundamental, y que la intersección $A \cap B \cap M$ es el nicho realizado (modificado de Soberón y Peterson *en prep.*). Por lo tanto es intuitivo pensar dos cosas:

1) Que al cambiar de escala, los componentes A, B y M tienen un peso e interpretación diferente, lo que trae en consecuencia que, 2) exista una dinámica del nicho, puesto que la localización, amplitud y sobreposición del mismo pueden cambiar a distintas escalas espacio-temporales, ya sea por factores extrínsecos o intrínsecos a las poblaciones, en donde por un lado el nivel absoluto de los recursos puede variar a escalas diarias, estacionales o de largo plazo, y por otro la demanda de recursos puede variar a nivel individual, poblacional o comunitario (Jaksic 2001).

La figura 6b nos representa el volumen del Nicho Fundamental (NF) que dentro contiene otro volumen que corresponde al Nicho Materializado (NM) y esto a su vez constituye el área de distribución (AD), que está representada en la intersección de la figura 6a. Ahora bien, cabe aclarar que es la representación conceptual de un volumen, no la representación geográfica del área de distribución (NM). Lo anterior significa que este volumen al plasmarse en el espacio geográfico puede tener 'huecos', es decir, no ser un plano continuo. Siendo este volumen dinámico, dependiendo de la escala varía la perspectiva de la dinámica, a mayor escala pueden difuminarse las variaciones del volumen y verse como un *ente* continuo, a menor escala la dinámica puede ser tal que el volumen se aprecie como un queso tipo *grouyere*. En el extremo de finura (menor escala) el patrón observado serían puntos *volando* dentro del volumen del NF, cada punto se referiría a un individuo y sólo el área ocupada por un individuo representaría el NM, en este extremo pierde sentido la visión de volumen. Reiterando, todo aquel espacio ocupado por el volumen del NM significa presencia de la especie. Cuando existe una extinción local se genera un 'hueco' o 'vacío', que dependiendo de la escala puede ser 'visible' o no, pero el hueco existe.

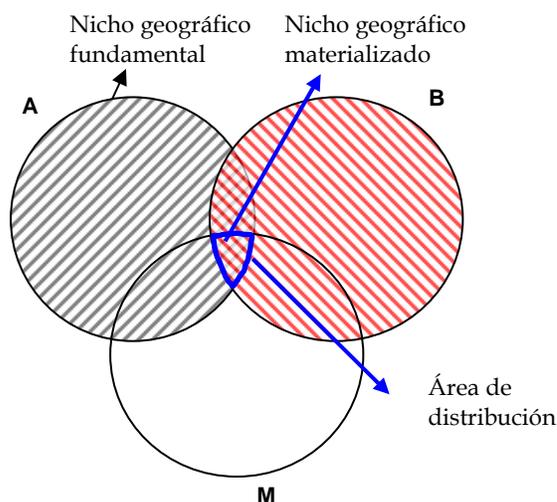


Figura 7. Identificación de los nichos: geográfico fundamental (NGF) y geográfico materializado (NGM) y área de distribución ($A \cap B \cap M$); nótese que el área de distribución es igual al nicho materializado.

La relación que se plantea de NGM (Figura 7) parte de la premisa de Hutchinson (1957) cuando mencionó que la porción del volumen fundamental que en realidad ocupan las especies debido a interacciones bióticas era el nicho materializado, en este caso delimitado también por la

historia. Por otro lado el área de distribución como se mencionó al principio de este capítulo es el espacio geográfico en donde se localiza a la especie (Gaston, 1994; Brown *et al.* 1996).

Las ventajas de utilizar este tipo de modelos son: 1. Que permiten generar un modelo espacial equivalente al nicho materializado geográfico potencial (NMGP) o distribución potencial de la especie. 2. Dicho modelo es además valioso porque contiene información proveniente de las variables o coberturas utilizadas con las cuales se puede caracterizar a través de componentes y 3. Hasta cierto punto, es decir sólo geográficamente, el nicho de las especies o poblaciones. La principal desventaja de utilizar este tipo de modelos es que siempre existe un grado de subjetividad en la obtención del área de distribución, ya que sabemos que el área de distribución se encuentra dentro del nicho materializado geográfico potencial que modela GARP, pero ¿cómo nos aproximamos a ella?, sabemos que tiene que ser igual o menor al NMGP, pero cuánto más pequeña o cuándo es igual, no se sabe. Hoy en día lo que se hace es ‘recortar’ o ‘editar’ de alguna forma, con provincias fisiográficas, biogeográficas, etc., el criterio de recorte con mayor sustento es el que hace el experto a través del conocimiento que tienen de la historia natural y filogenética de la especie en cuestión (Figura 5b). Sin embargo actualmente se están realizando distintas formas de aproximación al área de distribución (Munguía *et al.* en prep.)

III. La relación NF-NM=AD- β

La relación que existe entre nicho fundamental- nicho materializado = área de distribución-beta, es directa sin embargo tiene su delicadeza. Entre área de distribución y nicho realizado existe una relación directa que se definió anteriormente, ya que el nicho materializado es el espacio en R^n donde se encuentran las poblaciones de una especie. Si n es definida por variables geográficas entonces, es el espacio geográfico que ocupan las poblaciones, y ésta es la manera más simple y aceptada de definir el área de distribución (Gaston, 1994; Brown *et al.* 1996). La relación que existe entre el área de distribución y la beta se deriva a continuación.

Derivación de la relación de Whittaker

Si se considera una región dividida en $j=1, 2, 3, \dots H$ diferentes sitios de la misma magnitud (Figura 8) lo suficientemente pequeños para que la suma total de sitios sea igual al área de distribución de las especies, en cada sitio es posible determinar la riqueza con base en una lista de especies (este supuesto tiene varios aspectos que se discuten con detalle en Colwell y Coddington, 1994). La lista de especies para cada sitio no tendrá intersecciones vacías porque algunas especies estarán presentes en más de un sitio.

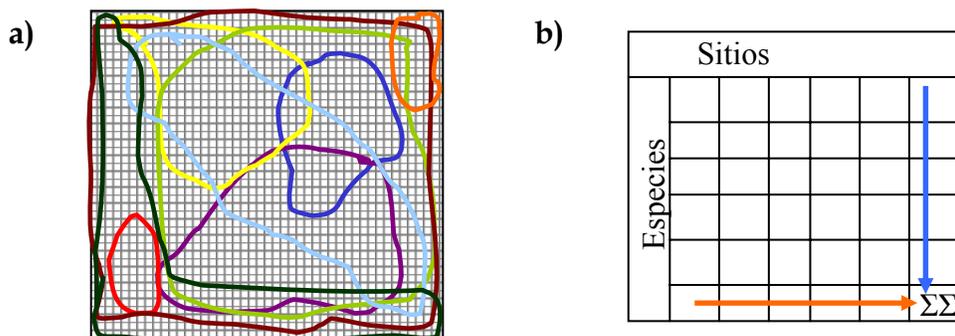


Figura 8. Representación de un área que contiene X especies a) Arreglo espacial de las especies y b) Arreglo matricial de dichas especies y sus áreas de distribución, éste nos permite trabajar pero perdemos a ‘percepción espacial’.

El número total de las especies registradas, incluyendo las repeticiones (aquellas encontradas en más de un sitio) pueden conceptualizarse desde dos perspectivas distintas:

Primero el número de sitios que contienen exactamente $i = 1, 2, 3, \dots S$ especies se denota por $Hp(i)$, donde $p(i)$ representa la proporción de sitios que contienen exactamente i especies. Sumando todas las especies obtenemos la lista completa de especies (Figura 8):

$$(1) \quad H \sum_{i=1}^S ip(i)$$

Nótese que la fórmula anterior representa el promedio de especies en los sitios, esto es, el promedio de la diversidad alfa (que de ahora en adelante se tomará como diversidad alfa).

Segundo, el registro de especies puede expresarse también en términos del número de especies ocupando exactamente $j = 1, 2, 3, \dots H$ sitios, denotados por $Sq(j)$, donde $q(j)$ es la proporción de especies que habitan exactamente j sitios. La ecuación (2) también representa los registros de especies e incluye repeticiones. La suma representa el promedio de sitios ocupados por las especies, esto es, una medida del área de distribución o rango geográfico, también llamada ocupancia (Ney-Nifle y Mangel, 1999).

$$(2) \quad S \sum_{j=1}^H jq(j)$$

Como ambas ecuaciones expresan el récord de especies obtenemos

$$(3) \quad H \sum_{i=1}^S ip(i) = S \sum_{j=1}^H jq(j)$$

Despejando S (diversidad)

$$(4) \quad S = \frac{H \sum_{i=1}^S ip(i)}{\sum_{j=1}^H jq(j)}$$

Ya que la suma en el numerador es el promedio de especies por sitio (alfa), podemos recuperar la relación de Whittaker (1972) definiendo la proporción de H a la suma en el denominador como beta (ver también Schluter y Ricklefs, 1993):

$$(5) \quad S = \alpha\beta = \alpha / \beta^{-1}$$

Entonces, β es cociente del total de número de sitios en el área original sobre promedio de sitios ocupados por especies (Schluter y Ricklefs, 1993), es decir el inverso del promedio del área de distribución. Los valores de β van de un valor mínimo de la unidad, cuando todas las especies están presentes en todos los H sitios, hasta H cuando las especies utilizan un solo sitio. Es recíproco, β es la proporción promedio del número total de sitios utilizados (Routledge, 1997), y puede utilizarse como la medida inversa de beta con una interpretación simple.

También es posible definir beta como el inverso del promedio del número de sitios ocupados por especies, dejando a H como un factor de beta. Lo anterior fue realizado por Schluter y Ricklefs en 1993 y tiene la ventaja de hacer más explícito que la diversidad regional depende del número de sitios, la diversidad local y la diversidad beta. Si se define de esa forma, beta tiene unidades de número de sitios⁻¹, o área⁻¹. La desventaja es que incrementando el área, el valor de beta debe declinar como un artefacto aritmético. Por lo anterior (Soberón *et al.* datos no publicados) incluyen a H como un factor normalizador en la definición de beta. En el planteamiento es fácil observar que β se obtiene tomando el promedio del número de distribuciones que se solapan en distintos sitios. Por otro lado, β también se puede obtener través de la proporción del número de sitios que la distribución de una especie ocupa y tomando el promedio para todas las especies.

En resumen, para una región dada, la β es una función inversa del área de distribución promedio de las especies. A menor área ocupada en promedio por las especies, mayor será el grado de endemismo, y en consecuencia mayor será β . A través de esta definición se puede observar que $\{1/n \leq \beta \leq 1\}$, es decir, β mide cuántas veces mayor es el área total de la región, comparada con el área que ocupa cada especie. Por lo que, si $(n * \beta) = 1$, entonces todas las especies ocupan el 100% del área potencial de distribución, y $\gamma = \alpha$; es decir, no hay recambio de especies.

Es interesante notar que, según este razonamiento, las características de la riqueza de especies en la región (la diversidad gamma) dependen de los totales marginales de las columnas (los valores a_{ij}), las características de la variación espacial en la riqueza de especies (el recambio taxonómico, o β) dependen de los totales marginales de las columnas (los valores a_i). Las propiedades estadísticas de estos valores pueden inferirse de las características de sus distribuciones. En este sentido el dato básico que necesitamos para calcular el recambio de especies (β) es el área de distribución de las especies. Sintetizando, una vez que tenemos los modelos de nicho podemos aproximarnos con bastante certeza a las áreas de distribución y es con estos datos que obtenemos el valor del recambio como vimos anteriormente.

Literatura Citada

- Anderson, R. P., M. Laverde y A. T. Peterson. 2002a. Geographical distributions of spiny pocket mice in South America: Insights from predictive models. *Global Ecology and Biogeography* 11:131-141.
- Anderson, R. P., M. Laverde, and A. T. Peterson. 2002b. Using niche-based GIS modelling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos* 93:3-16.
- Argaéz, J. A., J. A. Christen, M. Nakamura y J. Soberón. 2005 Prediction of potential areas of species distributions based on presence-only data. *Environmental and Ecological Statistics*. 12: 27-44.
- Bethke, A.D. 1981. Genetic algorithm as function optimiser. Ph.D. Thesis Department of Computer and Communications Sciences, University of Michigan.
- Bradshaw, A. D. 1991. Genostasis and the limits of evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 333:289-305.
- Brindle, A. 1981. Genetic algorithms for function optimisation. Ph.D. Thesis Computer Science Department. University of Alberta.
- Brown, J. H. y M. V. Lomolino. 1998. *Biogeography*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland. 691 pp.
- Brown, J. H., G. C. Stevens and D. M. Kaufman. 1996. The geographic range: Size, shape, boundaries and internal structures. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 27:597-623.
- Ceballos, G. y D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals. 167-198 p.p. En: Mares, M. A. y D. J. Schmidly (Eds). *Latin American Mammalogy: History, Diversity and Conservation*. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma, EUA, 468 p. Diversidad y conservación de mamíferos mexicanos. en: *Mastozoología de América Latina: Historia, Diversidad y Conservación*.
- Ceballos, G., P. Rodríguez y R. A. Medellín. 1998. Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Ecological Applications*. 81 (1): 8-17.
- Carroll, S.P., H. Dingler, y S.P. Klassen. 1997. Genetic differentiation of fitness associated traits among rapidly evolving populations of the soursop bug. *Evolution* 51:1182-1188.
- Chen, G. y A. T. Peterson. 2000. A new technique for predicting distributions of terrestrial vertebrates using inferential modeling. *Zoological Research* 21:231-237.
- Colwell, R. K. y J. A. Coddington. 1994. Estimating the extent of terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. (B)*, 345:101-118
- Davis, W. A. 1988. Probabilistic theories of causation. 133-160 p. En: Fetzer, J. H. (Ed.). *Probability and Causality*, volume 192 of *Studies in Epistemology, Logic, Methodology, and Philosophy of Science*. D. Reidel, Dordrecht/ Boston / Lancaster / Tokyo.
- Elton, C. 1927. *Animal Ecology*. Sidwick y Jackson, London. 204 pp.
- Feria, T. P., 2001. *Patrones de Distribución de las aves residentes de la cuenca del Balsas*. Tesis de Maestría Universidad Nacional Autónoma de México.
- Feria, T. P. y A. T. Peterson. 2002. Using point occurrence data and inferential algorithms to predict local communities of birds. *Diversity and Distributions* 8:49-56.
- Flores-Villela, O. A. 1991. *Análisis de la distribución de la herpetofauna de México*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. UNAM. 269 pp.
- Gaffney, P. 1975. Root of the niche concept. *The American Naturalist*. 109 (968):490.
- Gaston, K. J. 1994. *Rarity*. Chapman and Hall, London, United Kingdom. 224 pp.
- Gause, G. F. 1934. *The struggle for existence*. Williams y Wilkins, Baltimore.
- Godown, M. E. y A. T. Peterson. 2000. Preliminary distributional analysis of U.S. endangered bird species. *Biodiversity and Conservation* 9:1313-1322.
- Grinnell, J. 1914. An account of the mammals and birds of the Lower Colorado Valley with especial reference to the distributional problems presented. *University of California Publication in Zoology*, 12, 51-294.
- Grinnell, J. 1917. The niche relationships of the California Thrasher. *Auk* 34:427-433.
- Grinnell, J. 1924. Geography and evolution. *Ecology*. 5:225-229.
- Grinnell, J. 1928. Presence and absence of animals. *University of California Chronicle*, 30, 429-450. (Reprinted in Grinnell, J. 1943. *Joseph Grinnell's Philosophy of Nature*, pp. 187-208. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- Grinnell, J. y Swarth, H. 1913. An account of the birds and mammals of the San Jacinto area of Southern California. *University of California Publications in Zoology*. 10: 197-406.

- Hall, E. R. y K. R. Kelson. 1959. The mammals of Northamerica. Ronald, New York. 1083p.
- Hall, E. R. 1981. The Mammals of North America. John Wiley & Sons Inc. Vols. I y II. New York 1175 p.
- Holland, J. H. 1975. Adaptation in Natural and Artificial Systems. University of Michigan Press, Ann Arbor. USA.
- Hirzel, A. H. J. Hausser, D. Chessel and N. Perrin. 2002. Ecological niche factor analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology* 83(7): 2027-2036.
- Holt R. D. 1996. Demographic constrains in evolution: towards unifying the evolutionary theories on scenecence and niches. *Evolutionary Ecology*. 10(1):1-11.
- Holt R. D. y M. S. Gaines. 1992. Analysis of adaptation in heterogeneous landscapes: implications for the evolution of fundamental niches. *Evolutionary Ecology* 6:433-447.
- Holt R. D. y R Gomulkiewicz. 1996. The evolution of species' niches: a population dynamic perspective. pp25-50 In: H. G. Othmer, F. R. Adler, M.A. Lewis, y J.C. Dallon (Eds). *Case Studies in Mathematical Modelling: Ecology, Physiological and Cell Biology*. Prentice Hall, Saddle River, N.J.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposium in Quantitative Biology* 22:415-427.
- Jaksic, F. 2001. *Ecología de comunidades*. Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile.
- Kawecki, T.J. 1995. Demography of source-sink populations and the evolution of ecological niches. *Evolutionary Ecology* 9:38-44.
- Lira, A., Ochoa, L., Munguía, M. y Rodríguez, P. En prep. Manual sobre el Uso e interpretación de GARP. Escrito 62 p.
- Losos, J. B., K.I. Warheit, y T.W. Schoener. 1997. Adaptative differentiation following experimental island colonization in Anolis lizards. *Nature*. 387:70-73.
- Losos, J. B., M. Leal, R. E. Glor, K. de Queiroz, P. E. Hertz, L. Rodríguez Schettino, A. C. Lara, T. R. Jackman y A. Larson. 2003. Niche lability in the evolution of Caribbean lizard community. *Nature*. 424: 542-545.
- Mac Arthur, R. 1968. The theory of the niche. Pp:159-176. In: R. C. Lewontin (ed). *Population Biology and Evolution*. Syrcuse University press Syrcuse N.Y.
- MacArthur R.H. 1972. *Geographical ecology*. Harper y Row, New York. 269 pp.
- Martínez-Meyer, E. 2002. Evolutionary trends in ecological niches of species. Tesis Doctoral . University of Kansas.
- Navarro, A., T. Peterson, Y. J. Nakasawa e I. Liebieg. 2003. Colecciones biológica, modelaje de nichos y los estudios de la biodiversidad. En: Morrone J. y J. Llorente. *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. México.
- Nazrul-Islam, A. K. M. 2005. *Climate, Vegetation, Distribution of taxa and Diversity: A Synthesis*. The Abdus Salam International Centre For Theoretical Physics. 23 p.
- Ney-Nifle, M. y M. Mangel. 1999. Species-area curves based on geographic range and occupancy. *Journal of theoretical biology*. 196:327-342.
- Peterson, A. T. 2001. Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modeling. *Condor* 103:599-605.
- Peterson, A. T., L. G. Ball y K. C. Cohoon. 2002a. Predicting distributions of tropical birds. *Ibis* 144:e27-e32.
- Peterson, A. T., y K. C. Cohoon. 1999. Sensitivity of distributional prediction algorithms to geographic data completeness. *Ecological Modelling* 117:159-164.
- Peterson, A. T., M. A. Ortega-Huerta, J. Bartley, V. Sanchez-Cordero, J. Soberon, R. H. Buddemeier, and D. R. B. Stockwell. 2002b. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *NATURE* 416:626-629.
- Peterson, A. T., J. Soberón y V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285:1265-1267.
- Peterson, A. T., V. Sánchez-Cordero, C. B. Beard, and J. M. Ramsey. 2002c. Ecologic niche modeling and potential reservoirs for Chagas disease, Mexico. *Emerging Infectious Diseases* 8:662-667.
- Peterson, A. T., V. Sánchez-Cordero, J. Soberón, J. Bartley, R. H. Buddemeier, and A. G. Navarro-Sigüenza. 2001. Effects of global climate change on geographic distributions of Mexican Cracidae. *Ecological Modelling* 144:21-30.
- Peterson, A. T., D. R. B. Stockwell y D. A. Kluza. 2002d. Distributional prediction based on ecological niche modeling of primary occurrence data. Pages 617-623 in J. M. Scott, P. J. Heglund, and M. L. Morrison,

- editors. Predicting Species Occurrences: Issues of Scale and Accuracy. Island Press, Washington, D.C. (*)
- Peterson, A. T., y D. A. Vieglais. 2001. Predicting species invasions using ecological niche modelling. *BioScience* 51:363-371.
- Pianka, E. R. 1983. The ecological niche. En: *Evolutionary Ecology*. 3ª ed. Harper y Harper, Nueva York.
- Rappoport, E. H. 1982. Aerography: geographical strategies of species. Pergamon, Oxford, Inglaterra. 168 pp.
- Reznick, D.N., F.H. Shaw, F.H. Rodd, y R. G. Shaw. 1997. Evaluation of rate of evolution in natural populations of guppies (*Poeciliareticulata*). *Science*. 275: 1934-1937.
- Richmand, A. D. y T. Price. 1992. Evolution of ecological differences in the old world leaf warblers. *Nature* 355:817-821.
- Routledge, R. D. 1977. On Whittaker's components of diversity. - *Ecology* 58: 1120-1127.
- Schoener, T. W. 1989. The ecological niche. En: Cherrett, J.M. (ed.). *Ecological concepts. The contributions of Ecology to an understanding of the natural world*. Blackwell Science Pub. Reino Unido.
- Shugart, H. H. 1998. Terrestrial Ecosystem in Changing Enviroments. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University press, Cambridge, UK. 537 pp.
- Schluter, D. y R. Ricklefs. 1993. Species diversity: an introduction to the problem. - In: Ricklefs, R. E. and Schluter, D. (Eds.). *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives*. The Univ. of Chicago Press, pp. 1-12.
- Soberón, J. y T. Peterson. En prep. Fundamental ecological niches, species' distributional areas, and their estimation and prediction.
- Stockwell D. R. B. 1995. Fundamental and inferencial modelling. En: <http://biodi.sdsc.edu>.
- Stockwell D. R. B. 1997. Progress in Biodiversity Modeling using Museum Data in Australia. En: <http://biodi.sdsc.edu>.
- Stockwell, D. R. B. 1999 Genetic Algorithms II. Pp 123-144. En: Fielding, A.H. (Ed.) *Machine Learning Methods for Ecological Applications*. Kluwer Academic Publishers, Boston.
- Stockwell, D. R. B. y I. R. Noble. 1992. Induction of sets of rules from animal distribution data: A robust and informative method of analysis. *Mathematics and Computers in Simulation* 33:385-390.
- Stockwell, D. R. B., y K. Payne. 1997. GARP Modelling System User's Guide and Technical Reference. <http://www.lifemapper.org/desktopgarp/>
- Stockwell D. R. B. y D. Peters 1999. The GARP Modeling System: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science* 13:2 143-158.
- Stockwell, D. R. B., y A. T. Peterson. 2002a. Controlling bias in biodiversity data. Pages 537-546 in J. M. Scott, P. J. Heglund, and M. L. Morrison, editors. *Predicting Species Occurrences: Issues of Scale and Accuracy*. Island Press, Washington, D.C.
- Westoby, M. 1993. En: Ricklefs, R. E. and Schluter, D. (Eds.) *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. Univ. Chicago Press, pp. 170-177.

GLOSARIO

Nicho fundamental: Concepto enteramente teórico que se refiere al volumen n dimensional delimitado por todas las interacciones abióticas donde se podrían encontrar todas las poblaciones de una especie determinada. A este nicho nunca nos podremos aproximar con exactitud.

Nicho materializado: Es toda aquella parte del espacio n-dimensional donde se localizan las poblaciones de la especie. Dentro de esta parte pueden existir lugares donde se tenga una tasa de crecimiento positivo y otros donde se tenga una r menor que uno. Este volumen cambia constantemente en tiempo ecológico.

Nicho geográfico fundamental: Es el conjunto de variables geográficas (clima, altitud, tipo de vegetación, tipo de suelo, etc.) donde se podría encontrar la especie. Con los datos que se tienen para los modelos nunca se va a poder acercarse a su extensión geográfica total. Puesto que sólo tenemos datos del nicho materializado.

Nicho geográfico materializado: Es el conjunto de variables geográficas (clima, altitud, tipo de vegetación, tipo de suelo, etc.) donde de hecho se encuentra a la especie. Es el espacio geográfico en el cual se proyecta el nicho materializado.

Área de distribución: Espacio geográfico dinámico (conjunto de variables como clima, altitud, tipo de vegetación, tipo de suelo, etc.) donde se encuentran los individuos de una misma especie.

II

Riqueza y endemismo, ¿Cuestión de escalas?

Dónde habrán surgido las semillas para tan bellas flores,
dónde habrán nacido los padres de tan hermosas alas,
dónde se esconden los planos de tan inigualable belleza,
dónde, dónde se encuentra el motor que mueve a la vida
y hace que florezca distinta por donde miras.

Introducción

Vivimos en un mundo diverso en la máxima extensión de la palabra. Los anfibios y reptiles no son la excepción, ya que en el planeta se han descrito hasta la fecha 8240 especies de reptiles (Uetz, 2006, EMBL) y 6035 especies de anfibios (AmphibiaWeb; Frost, 2004). Para México se han descrito 370 especies de anfibios, que corresponden al 6.1% de la riqueza mundial, y 833 de reptiles, 10.1% del total (Flores-Villela y Canseco-Márquez, 2004; Flores-Villela y Canseco-Márquez, en prep.). El número de especies de anfibios y reptiles en el mundo es similar, sin embargo, las proporciones que existen en México de ambos grupos son muy distintas, más del doble de especies de reptiles con respecto a anfibios. Asimismo, el país cuenta con una gran cantidad de endemismos, más de la mitad de la herpetofauna tiene esta característica (aprox. 60% en conjunto) y la mayoría de las especies ocupan una pequeña porción del territorio (Flores-Villela, 1991; Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006). Para Smith y Smith (1976) la riqueza herpetofaunística de México no tiene comparación tomando en cuenta el tamaño del territorio. Esto significa que, si se toma la superficie total de los continentes emergidos (excluyendo a la Antártica) y se divide proporcionalmente el número de especies de anfibios y reptiles, a México le correspondería un número mucho más bajo de especies que las que tiene. Sin embargo, países como Colombia podrían ser más incluso más ricos en herpetozoos, pero aún están en vías de conocerse completamente (Flores-Villela, 1993; Flores-Villela y Goyenechea, 2003). Es importante mencionar que la medida de especies/km² debe tomarse con cuidado porque la relación especies-área no es lineal, entonces países con territorios pequeños siempre tendrán valores altos (Arita, 1997)

Pese a que México tiene una larga tradición en la herpetología, el país sigue en vías de exploración y conocimiento (Flores-Villela, 2004), encontrándose grandes vacíos de información (Peterson, 1998). En 1993 Flores-Villela hizo un análisis detallado de los orígenes de la herpetofauna y los patrones de diversidad y endemismo, utilizando la regionalización de West (1971). Menciona, además, que para identificar áreas de riqueza se necesitan datos más precisos de distribución, información que no se tenía disponible en ese momento. Años más tarde, Flores-Villela y Goyenechea (2003) hicieron un análisis utilizando las mismas regiones de West y encuentran que las zonas con mayor número de especies se encuentran en las costas y a partir del centro de la República hacia el sur, para especies endémicas, las áreas más ricas son las tierras altas del centro del país, un patrón encontrado con anterioridad para los vertebrados endémicos de Mesoamérica (Flores-Villela y Gerez, 1994). Posteriormente, Ochoa-Ochoa y Flores-Villela (2006) hacen un análisis de la riqueza herpetofaunística del territorio con registros puntuales, es decir, con las localidades de recolecta georreferidas, utilizando tres escalas de análisis, a nivel de Estados, cuadros de 1° y ½°; encuentran, una mayor riqueza hacia el sur del país y una fuerte correlación entre el número de registros y la riqueza encontrada, es decir, que a esas escalas el número de recolectas explicaba el patrón de riqueza.

La totalidad de los estudios mencionados se han hecho a escalas grandes (de grano grueso, ver más adelante) y con registros puntuales. Al utilizar esta información es posible que se incurra en el sesgo por submuestreo o el llamado sesgo carretero, que consiste en una fuerte asociación de los registros a las vías de comunicación (Bojórquez-Tapia *et al.* 1995; Soberón, 2000). Utilizar datos con este tipo de sesgos afecta los resultados de los patrones de distribución y endemismo ya que la diversidad de especies puede aparecer subestimada en regiones donde es mucho mayor, pero que no

ha sido lo suficientemente recolectada. Se ha observado que utilizar modelos de predicción para aproximarse a las áreas de distribución ayuda a disminuir los sesgos que pueden existir por la falta de muestreos o recolectas. Para lograrlo existe una gran variedad de algoritmos que actúan bajo diferentes supuestos (para una explicación más detallada ver capítulo I).

Ahora bien, la importancia de la escala en la resolución de los patrones geográficos de riqueza ha sido reconocida fuertemente desde mediados del siglo pasado (Hutchinson, 1953; Levin, 1992; Levin, 2000; Whittaker, 1999; Whittaker, 2001), pero es una idea que se planteó mucho antes, desde el siglo XIX en tiempos de Wallace y Darwin (Ricklefs, 2004). Actualmente resulta evidente que la escala puede afectar los resultados de cualquier análisis, además, es muy difícil, o no se puede, comparar trabajos que se hayan hecho en diferentes escalas. Esto ha causado que existan desacuerdos sobre los factores que causan los patrones de riqueza y que en muchos casos se suponía eran escala-invariantes, es decir tenían la misma influencia a nivel regional que a nivel local (Rahbek, 2005). Es por ello que se requiere realizar estudios en diferentes escalas manteniendo la ventana de estudio, es decir, manteniendo fija la región de estudio.

Los anfibios y reptiles se encuentran en todo el mundo excepto en la Antártida (Savage, 1973), sin embargo, la diversidad de estos grupos es mayor en latitudes tropicales (Flores-Villela, 1993; Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006). En México el patrón latitudinal de riqueza ha sido observado en repetidas ocasiones (Flores-Villela y Gerez, 1994). Brown y Lomolino (1998) lo resumen como "...el aumento de la riqueza promedio dentro de un área de tamaño determinado aumenta hacia latitudes más bajas", y es uno de los patrones más debatidos en el área de la macroecología y ecología geográfica, aún en la actualidad (Hillebrand, 2004). 'Estos gradientes latitudinales de diversidad, es decir, el aumento de diversidad taxonómica de los polos a los trópicos, son patrones consistentes en los sistemas terrestres'. Esta aseveración hecha por Pianka (1966) y Rohde (1992) incluso 'como la más universal de las leyes en la naturaleza' ha sido de las afirmaciones más estudiadas recientemente en la biología y, autores como, Rosenzweig, Huston, Stevens y el propio Rohde se han dedicado a investigar qué es lo que causa este patrón (Atrill *et al.* 2001).

En escalas gruesas, que implican extensiones grandes, por ejemplo las regiones de West (1971) u Olson *et al.* (2001), es más probable que se incluyan distintos tipos de vegetación, que se abarquen intervalos mayores en las variables ambientales, es decir, que exista una mayor heterogeneidad y por ende, un número más grande de especies, dando lugar a patrones que son artefacto de la escala y no reflejen lo que ocurre en realidad. Numerosos estudios muestran que la topografía y el clima pueden explicar del 70 al 90% de la diversidad en distintas partes del mundo pese a que las historias detrás de esos sitios sean distintas (H-Acevedo y Currie, 2003), pero no se hace referencia a la escala a la que la topografía y el clima tienen influencia, ya que estos factores podrían afectar el patrón a distintas escalas.

A escalas espaciales más locales tradicionalmente se ha pensado que la riqueza se encuentra asociada a diferencias en el relieve, número de tipos de vegetación, número de estratos en la vegetación, etc., y se ha interpretado que estas variables reflejan el número de nichos disponibles (Peterson *et al.* 1998). Sin embargo, evitaría confusiones referirse mejor al "espacio ecológico disponible" en lugar de "nichos vacíos", ya que el nicho ecológico es propiedad de la especie (Cuadro I, capítulo I). En el caso de anfibios y reptiles, la distribución a escalas locales se ha asociado con factores ambientales

(Flores-Villela, 1993) y no precisamente con la latitud, aunque podría ser una causa secundaria de ello, ya que existe una relación directa, por lo menos entre latitud y temperatura, precipitación y humedad (Martínez-Meyer *com pers* 2006).

Con relación a las especies endémicas, Flores-Villela (1991) hizo un análisis para dividir las especies en micro y macroendémicas y obtuvo que cerca del 80% de las especies de anfibios y alrededor del 67% de reptiles poseen áreas de distribución reducidas a menos de 39, 500km², esto es, son microendémicas. En otro trabajo realizado a una escala correspondiente a una retícula de cuadros de 0.5 x 0.5 grados de la herpetofauna, se encontró que alrededor de 40% de las especies sólo se han registrado en 5 cuadros o menos, y el 13% de las especies se han registrado sólo en un cuadro, aprox. 12, 321 km² (Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006). Ambos trabajos sobreestiman el área de distribución, ya que suponen que con una sola presencia la especie se encuentra en todo el cuadro. Esto es lo que sucede cuando se toman áreas de un tamaño determinado, suponiendo la presencia de la especie en toda el área de muestreo utilizada para realizar los análisis. Sin embargo, el utilizar áreas modeladas independientes de la (o las) ventana(s) de análisis, nos permitan observar si al modificar la escala cambian o se refinan los patrones, tanto de riqueza como de endemismo. Es posible que, utilizando los datos mencionados, en algunos casos se pierdan los patrones aparentes, ya que se toma con mayor exactitud el área de distribución de cada especie. En todo caso, el área modelada se trata de la mejor aproximación a entidades tan fluctuantes como lo son las áreas de distribución (Capítulo I).

En 1993 Flores-Villela encontró que la zona con mayor proporción del total de especies endémicas en una región con respecto a la República era el centro del país en las tierras tropicales altas, en segundo lugar estaban las tierras bajas de la costa del Pacífico. Es posible, que las áreas de endemismo se hayan sobreestimado por la regionalización del país utilizada, ya que se supuso la presencia de una especie en la totalidad de la región. También se han encontrado diferencias en los patrones de endemismo entre los grupos, ya que en reptiles hay zonas de gran endemismo en el noroeste del país y en el norte de la Península de Yucatán, mientras que en anfibios las zonas de endemismo se restringen al sur del territorio (Flores-Villela y Gerez, 1994).

Lamoreux *et al.* (2006) demuestran que a nivel mundial los patrones de riqueza entre los cuatro grupos más estudiados de vertebrados terrestres están altamente correlacionados, sin embargo dentro de cada grupo el endemismo y la riqueza se encuentran pobremente relacionados, para el análisis utilizan las ecorregiones para todo el mundo propuestas por Olson *et al.* (2001). Peterson *et al.* (1993) hicieron un análisis de las prioridades de conservación en México para los cuatro grupos de vertebrados terrestres y concluyeron que las áreas más ricas (tierras bajas) no coinciden con las áreas de mayor endemismo (tierras altas). Ceballos *et al.* (1998) encontraron que en los mamíferos de México no existía una correlación entre las áreas de alta riqueza y las áreas de alto endemismo. De nuevo, en ninguno de estos estudios se ha considerado el efecto que la escala de análisis podría tener en los patrones observados. Una primera pregunta que surge es saber si: ¿Se mantendrán estas diferencias en las correlaciones a diferentes escalas? Quizás manteniendo uniforme la unidad de muestreo, podemos esperar que los patrones de riqueza sean los mismos que los de endemismo. Por otro lado, tradicionalmente se ha pensado que lo que causa un patrón de riqueza son los recursos, como la productividad primaria neta (PPN) (Whittaker, 2001), y lo que ocasiona el patrón de endemismo son factores más bien históricos y

evolutivos (Campbell, 1984; Willis y Whittaker, 2000; Flores-Villela y Goyenechea, 2003). Con estas premisas podemos suponer que si difieren los factores que causan los patrones de riqueza y endemismo, en escalas distintas no necesariamente tendrían que mantenerse los patrones, pues los factores causales de cada uno de ellos actúan a escalas distintas.

Existen diferentes enfoques que tratan de explicar la forma en que las comunidades se estructuran. Por ejemplo, Ruggiero (2001) menciona que en las comunidades naturales, el efecto de las variables ecológicas que actúan a escala local interactúa con la influencia de factores regionales históricos para determinar la estructuración de los patrones locales de diversidad (predomina lo local sobre lo regional); a diferencia de Ricklefs (2004) que propone que tanto los mecanismos locales como regionales interactúan en un continuo espacio tiempo, los cuales crean un efecto regional en la diversidad y establecen la relación entre la diversidad local y regional (le da más peso a lo regional). Sin embargo, Arita y Rodríguez (2001) plantean que los procesos que determinan la riqueza de una comunidad, van tanto de lo local a lo regional como en la dirección inversa.

Arellano y Halfter (2003) mencionan que el valor de la riqueza local de especies depende de eventos biogeográficos e históricos, pero más aún de la estructura misma de la comunidad estudiada. Es decir, existen límites (físicos o biológicos) que determinan el número de individuos que pueden coexistir en un mismo espacio y tiempo, de manera tal que si existen muchas especies conviviendo, comunidades muy ricas, los números poblacionales serán bajos, como sucede en el Amazonas. En el caso contrario, en comunidades con un bajo número de especies como en las ciudades, los números poblacionales serán altos, incluso en estos casos algunas especies parecen o son plagas, caracterizados como explotadores urbanos (McKenney, 2002; Blair, 2004). Aún no se sabe qué determina la estructura de una comunidad a nivel local, pero se sabe que ésta tiene un límite de especies determinado por el *pool* regional (Arita y Rodríguez, 2004).

Trasladando esta teoría a escala nacional, para entender los patrones de diversidad de anfibios y reptiles, se puede esperar que a nivel local existan más especies de reptiles que de anfibios (por probabilidad), ya que el *pool* regional de especies es mucho más grande, entonces, en un muestreo pasivo, donde hay mayor número de especies totales, se puede esperar más especies regionales y por lo tanto ¿más especies locales? Sí, en un caso donde la gamma es el único factor que determina a la alfa. Sin embargo, pensando en una relación bidireccional de interacción (local-regional), hay que investigar cuáles son los factores locales que están influenciando o determinando la estructura en la comunidad local para anfibios y cuáles para reptiles.

En dos grupos con características diferentes, requerimientos ecológicos distintos e historias evolutivas disímiles, podemos suponer que no compartirán los patrones de riqueza y endemismo, que los factores que influyeran su distribución y por lo tanto la estructura de sus comunidades, serán diferentes. El objetivo de este capítulo es analizar la influencia de la escala en los patrones de riqueza y endemismo de los anfibios y reptiles de México de manera independiente y compararlos entre sí.

Métodos

Base de Datos

Se obtuvo la información de los distintos museos que albergan especímenes de anfibios y reptiles de México. La base de datos concentra los datos de diferentes colecciones (106 colecciones y 25 proyectos) obtenida a través del Sistema de Información Biológica (SIB) de la CONABIO y 44 colecciones completas provenientes directamente de los museos (Apéndice 1). Esta base contiene 441 505 registros de anfibios y reptiles de México, que incluye su distribución insular. Se trabajó para dejar esta base depurada con más del 99.5 % de registros georreferidos (latitud y longitud) y con nombres actualizados. No se tomaron en cuenta las subespecies para estos análisis. Se llevó a cabo un proceso de depuración geográfica, en otras palabras, se revisó que la distribución de las especies fuera coincidente con los límites de la distribución conocida de cada especie o muy cercanos a ella, se eliminaron todos los registros en áreas en donde era muy poco probable que la especie se encontrara, esto se realizó con la ayuda de Arc View 3.2a® y Access®. Al hacer la revisión geográfica se generó un polígono de distribución de la especie. La revisión taxonómica y de distribución estuvo basada en las revisiones recientes de taxonomía (Flores-Villela y Canseco-Márquez, 2004; Flores-Villela y Canseco-Márquez, en prep.) y fue supervisada por el Dr. Oscar Flores Villela y el M. en C. Luis Canseco Márquez.

Modelado de las áreas de distribución potencial

Se optó por utilizar modelos de 'nicho ecológico' para poder aproximarse con mayor precisión al área de distribución tratando de ésta manera, de minimizar los efectos de sesgo carretero (Sobrerón, 2000; Ochoa-Ochoa y Flores Villela, 2006), estación biológica y/o reserva, por submuestreo y agregación espacial de los datos. Es imposible neutralizar por completo estos sesgos aún con el modelado, pero ciertamente se disminuyen (para una explicación más extensa del modelo y su funcionamiento revisar el capítulo I).

Con la base de registros puntuales se generaron los modelos del nicho ecológico para cada especie utilizando el modelo de predicción GARP (Stockwell y Peters, 1999). Para realizar los modelos se utilizaron coberturas climáticas** de México desarrolladas por el Téllez (2004). Estos mapas tienen una resolución de 1km² aproximadamente (0.01° Lat-Lon), y son:

- a. Temperatura promedio anual
- b. Oscilación diurna de la temperatura
- c. Isothermalidad
- d. Estacionalidad de la temperatura
- e. Temperatura máxima promedio del periodo más cálido (semana)
- f. Temperatura mínima promedio del periodo más frío (semana)
- g. Oscilación anual de la temperatura
- h. Temperatura promedio del cuatrimestre más lluviosos
- i. Temperatura promedio del cuatrimestre más seco
- j. Temperatura promedio del cuatrimestre más cálido
- k. Temperatura promedio del cuatrimestre más frío
- l. Precipitación anual (total)
- m. Precipitación del periodo más lluvioso (semana)
- n. Precipitación del periodo más seco (semana)
- o. Estacionalidad de la precipitación

- p. Precipitación del cuatrimestre más lluvioso
- q. Precipitación del cuatrimestre más seco
- r. Precipitación del cuatrimestre más cálido
- s. Precipitación del cuatrimestre más frío

**Se incluyeron además las variables de aspecto, pendiente, índice topográfico y el modelo de elevación digital.

Se generaron 100 modelos para cada especie, utilizando criterios diferentes según el número de registros únicos que presentaba cada una. Con base en ejercicios previos se determinó que para especies con más de 10 registros se utilizara el 50% de los registros para generar el modelo dejando el porcentaje restante para probar el modelo, los parámetros de los mejores modelos o *'best subsets'* fueron los parámetros predeterminados por el programa. Para las especies que tenían un número menor o igual a 10, se utilizó el 100% de los datos para correr los modelos y en *'omission threshold'* (esto es el porcentaje de registros que necesita incluir en el modelo o visto de otra forma, los registros que puede dejar fuera) se utilizó el parámetro *'soft'*, para asegurar que el programa hiciera los 100 modelos y a partir de éstos obtener los mejores, ya que de otra manera el algoritmo no necesariamente genera los 100 modelos.

El mejor modelo se obtuvo a partir de la suma de los mejores modelos (*best subsets*), seleccionando a partir del 80% de coincidencia en el caso de las especies con más de 10 registros y 60% en el caso contrario. Una vez obtenidos los modelos en formato *Grid* se convirtieron a vector (*Shape*) y de ahí se hicieron los recortes, es decir la edición de los modelos para obtener las áreas de distribución por especie con los polígonos generados en la revisión geográfica. Lo anterior se realizó con la ayuda de expertos herpetólogos y colaboradores. Con las áreas de distribución se generaron mapas de riqueza a diferentes escalas para los dos grupos, sin perder la identidad de la especie.

Para observar los patrones en diferentes escalas se utilizaron retículas de uno, medio, un cuarto y un octavo de grado para todo el país, con 255, 862, 3133 y 11854 cuadros por retícula respectivamente. Se hizo una cobertura para cada grupo que contiene toda la información de la clase haciendo un *Merge* (unión de coberturas) de todas las especies de anfibios y uno de todas las de reptiles. Posteriormente se hicieron intersecciones de cada clase con las retículas en Arc View 3.2®. Se siguió este procedimiento para poder conservar la identidad de la especie, es decir, poder saber cuántas y cuáles están en cada celda de las retículas tomadas en cuenta para estos análisis. Las consultas para poder obtener las listas antes mencionadas se realizaron en Access®.

Para analizar la relación entre la riqueza y el endemismo, se hicieron regresiones lineales para cada una de las cuatro escalas analizadas. Regresiones (R^2) cercanas a uno indicarían que hay una coincidencia en los patrones de riqueza y endemismo (las zonas más ricas en especies corresponden a las regiones con más especies endémicas). Por el contrario regresiones cercanas a cero indican que no existe coincidencia entre las áreas con mayor riqueza y las áreas con mayor endemismo. Todas las correlaciones se hicieron y graficaron en Excel®.

Resultados

Se obtuvo una base de 418,449 registros georreferidos, de los cuales sólo 391,337 registros fueron útiles para los análisis. El resto se ubicaron como mal determinados en la base de datos, debido a que el punto de distribución quedaba a gran distancia del área de distribución conocida. Los registros válidos pertenecen a 1,192 especies (Apéndice 2). Se logró obtener el modelo de nicho ecológico de 1,176 especies, las 16 restantes (4 anfibios y 12 reptiles) son endémicas y tienen muy pocos registros únicos (menos de 5), con excepción de *Elgaria nana*, que está restringida a las Islas Coronados, Baja California y las coberturas climáticas utilizadas no cubren esa área.

Riqueza de anfibios. En los mapas 1, 2, 3 y 4 se muestra la riqueza de especies de anfibios a escalas de uno, medio, un cuarto y un octavo de grado respectivamente. En el mapa de riqueza a escala de un grado (Mapa 1) se puede observar un aumento en los valores hacia el sur del país, extendiéndose de manera continua por las costas desde el centro de Sinaloa y el sur de Tamaulipas, aunque se encuentra un área aislada en los límites sureños de los estados de Chihuahua y Sonora. Los valores más altos no se encuentran en la porción más sureña del país, sino del lado oeste del Istmo de Tehuantepec extendiéndose de costa a costa. Las áreas más pobres se encuentran en el norte del territorio (Zacatecas y Coahuila) oeste de Sonora y en la península de Baja California.

A la escala de medio grado las zonas ricas en anfibios (Mapa 2) comienzan a fragmentarse y parecen seguir algunas cadenas montañosas tropicales (sur de la Sierra Madre oriental, porciones del Eje Neovolcánico, centro y este de la Sierra Madre del Sur, altos de Chiapas), se extienden hasta el centro de Sinaloa y sur de Tamaulipas. Destacan por su riqueza dos áreas relativamente grandes a ambos lados del istmo de Tehuantepec, al oeste desde Córdoba hasta el norte de la ciudad de Oaxaca y al este desde Los Chimalapas hasta el área de Rayón-Mezcalapa, Chiapas. Las regiones más pobres en anfibios son prácticamente las mismas que a la escala anterior.

En la escala de un cuarto de grado (Mapa 3) podemos apreciar con mayor fineza las áreas ricas en anfibios, entre las que se encuentran: el Sur de Sinaloa-Norte de Nayarit; la región San Blas-Tepic, Nayarit; las partes de altitud media del Eje Neovolcánico que abarcan los alrededores del Volcán de Colima, la zona de los lagos en Michoacán, el sur del Distrito Federal-Norte de Morelos (TresMarías-Zempoala); Los Tuxtlas, Veracruz; dos áreas importantes en la Sierra Madre del Sur, el norte de Atoyac de Álvarez y Omiltemi en Guerrero; alrededores de Putla de Guerrero y la parte sur del estado de Oaxaca y una zona muy grande que abarca el sur de la Sierra Madre Oriental desde el sur de San Luis Potosí y norte de Querétaro hacia el norte de Hidalgo, Puebla hacia el sur extendiéndose de manera continua por la Sierra de Juárez-Istmo de Tehuantepec-Los Chimalapas en Oaxaca hacia el norte por Selva Zoque hasta los Altos de Chiapas y hacia el sur por las zonas altas de El Triunfo hasta el volcán Tacaná en Chiapas. Resaltan dos puntos por su mayor riqueza, la zona de Huatusco, Coscomatec, Córdoba en Veracruz y la Sierra de Juárez, Oaxaca. Las zonas más pobres en anfibios se encuentran en el norte, en el altiplano del país, en la península de Baja California y en el Este de Sonora, cabe mencionar que estas áreas son las más secas y con temperaturas más extremas del país.

En la escala más fina, un octavo de grado (Mapa 4), el número de zonas ricas en especies se mantiene aunque las áreas se encuentran más fragmentadas, éstas cuentan

con valores de 31 a 58 especies, por unidad de área. Entre ellas se encuentran: el sur de Sinaloa, el área de San Blas en Nayarit, el centro de Michoacán, el área de Tres Marías al noroeste de Morelos, cuatro áreas al noreste del estado de Hidalgo sobre la Sierra Madre Oriental, Los Tuxtlas en Veracruz, la zona de Omiltemi-Chilpancingo en Guerrero, en Oaxaca destacan las zonas de Putla de Guerrero, Sola de Vega, San Pedro Mixtepec- San Pedro Pochutla, la Sierra de Juárez, Ciudad Ixtepec, Matías Romero y la región de Los Chimalapas (Sierra Atravesada) que continua hacia el área de Pueblo Nuevo Solistahuacán-San Cristóbal de las Casas, el área de Berriozabal-Tuxtla hasta los alrededores del volcán Tacaná en Chiapas. Finalmente destacan dos áreas por su riqueza: la zona alrededor de Xalapa, Córdoba y Orizaba como un continuo y el Cerro Pelón en la Sierra de Juárez, Oaxaca. Cabe mencionar que la mayoría son áreas relativamente pequeñas con excepción de la última. Todas son áreas montañosas.

Riqueza de reptiles. Los patrones de riqueza de reptiles en las diferentes escalas pueden observarse en los mapas 5, 6, 7 y 8. En primera instancia, es importante resaltar que la magnitud de riqueza de reptiles (números totales) es distinta a la escala de anfibios, lo anterior tiene sentido porque hay más del doble de especies de los primeros en el país. En el mapa de un grado (Mapa 5) se puede observar un aumento de la riqueza hacia el sur del país que se extiende desde el área de 'El Cielo' en Tamaulipas por el Golfo de México y desde el centro de Guerrero por el Pacífico, con un área separada al extremo Oeste del Eje Volcánico, en Michoacán, Jalisco y Colima. Llamen la atención tres zonas de aumento de la riqueza en el norte del país: el área de Monterrey, Nuevo León, el área limítrofe entre Chihuahua, Sonora y Sinaloa, y el sur de Sinaloa y Durango; así como dos áreas de baja riqueza noreste de Zacatecas sur de Chihuahua, norte de Tamaulipas, Coahuila y Chihuahua, así como el centro de la península de Baja California y este de Sonora.

En el mapa de medio grado (Mapa 6) se observa un patrón que asemeja el límite transicional entre las zona neártica y neotropical, que llamaré por fines prácticos patrón neotropical, en el aumento de la riqueza hacia el sur. Las áreas de riqueza media se extienden hacia el norte por las Sierras Madre Oriental y Occidental formando un continuo que se entiende por el norte del territorio cruzando por Coahuila, Durango y Chihuahua. La zona de mayor riqueza se encuentra en el sur del país y está dividida en tres áreas, la más grande atraviesa de costa a costa desde el centro de Veracruz hasta el sur de Oaxaca y se extiende hacia el centro de Chiapas, la segunda se encuentra alrededor de Omiltemi-Chilpancingo en Guerrero y la tercera en Los Tuxtlas, Veracruz. Las áreas de baja riqueza se encuentran en el norte del país, la franja fronteriza de los estados de Chihuahua, Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas, así como la península de Baja California y este de Sonora. También hay dos zonas de baja riqueza en el centro del país, una que va desde el Oeste de Chihuahua hacia el centro de Durango y otra desde el centro de Puebla, Tlaxcala, norte del Estado de México hacia el noroeste incluyendo el sur de Querétaro, Guanajuato, Zacatecas, Aguascalientes, oeste de San Luis Potosí y norte de Jalisco.

En la escala de un cuarto (Mapas 7), las áreas de riqueza media no se cierran en el norte pero siguen a las zonas altas, no sólo las Sierras Madres Oriental y Occidental sino las sierras pequeñas del norte como Sierra del Nido, Sierra Catarina, Sierra Grande por mencionar algunas, siguiendo hacia el sur por la costa del Pacífico desde Jalisco a Chiapas y centro de Veracruz a Yucatán. En esta escala comienzan a quedar zonas aisladas de alta riqueza. Las áreas de mayor riqueza se encuentran en el sur: el área de Chilpancingo-Omiltemi en Guerrero, el área de Xalapa-Córdoba y Los Tuxtlas en

Veracruz, la Sierra de Juárez y Los Chimalapas en Oaxaca - San Cristóbal de las Casas, Chiapas. Sin embargo, otras zonas que también destacan por el número de especies que albergan aunque por la escala de valores del mapa no se pueden apreciar, éstas son: Cuatro Ciénegas en Coahuila, noreste de Durango, y centro de Chihuahua. Las áreas de baja riqueza se extienden en casi todo el interior del país desde Chihuahua y Coahuila hacia el sur de Puebla y norte de Guerrero. También el este de Sonora y la península de Baja California, se aprecian dos manchones de baja diversidad en la península de Yucatán en Campeche y Quintana Roo.

En la escala más fina, un octavo de grado (Mapa 8), se observa básicamente el mismo patrón de riqueza que en la escala anterior, aunque las áreas más ricas prácticamente desaparecen quedando cinco muy pequeñas: Los Tuxtlas y el área de Xalapa-Córdoba en Veracruz, Omiltemi en Guerrero, Los Chimalapas en Oaxaca y el área de Solistahuacán-Ocozocuaútlá en Chiapas. Cabe resaltar que, nuevamente, son las tierras de altitudes medias las zonas más ricas en reptiles.

Endemismo en anfibios. Existen 235 especies endémicas de anfibios registradas (última revisión mayo 2006). De éstas, sólo se pudieron modelar 231 por falta de registros de las cuatro restantes. Para ser consistentes y realizar todos los análisis con áreas de distribución modeladas no se tomó en cuenta a las especies restantes. Es importante mencionar que a pesar de que se logra una buena aproximación a las áreas de distribución de la herpetofauna de México con los modelos, sigue siendo sumamente complicado determinar cuándo una especie es microendémica o solamente endémica, por lo cual no se hizo esa distinción. Como la determinación de endemismo está referida en este caso a una entidad política como lo es el país, tiene sentido que la mayor cantidad de endemismos se encuentren lejos de los límites políticos. En anfibios la mayor cantidad de endemismos se encuentra hacia el centro del país y sobre la costa pacífica (Mapas 9-12).

En la escala de un grado (Mapa 9), el área con más endémicos es continua desde el extremo sureste de Sonora y Chihuahua en el Oeste y desde el sur de Tamaulipas en el Este hasta el norte de Chiapas, dentro de ésta área destacan dos zonas: el centro de Guerrero y el oeste del Istmo de Tehuantepec desde el este de Hidalgo hasta el sur del estado de Oaxaca, el lugar con mayor número de especie endémicas de anfibios es la Sierra de Juárez en Oaxaca. Las áreas con menor número de anfibios endémicos son: la península de Yucatán y este de Chiapas y toda la porción del norte del país. No existen anfibios endémicos en el oeste de Sonora y la península de Baja California.

En la escala de medio grado (Mapa 10) el área con riquezas medias de endémicos es muy parecida a la de la escala anterior, las áreas más ricas son: Xalapa-Córdoba en Veracruz y la sierra de Juárez en Oaxaca antes mencionadas. En general los patrones de riqueza media y ausencia de endemismos son muy similares a los de la escala anterior.

A la escala de un cuarto de grado (Mapa 11) las dos zonas de mayor endemismo, ya mencionadas, se mantienen aunque la extensión de las mismas se reduce a uno y dos cuadros respectivamente. Es muy interesante que la zona de endemismos media se siga manteniendo y sea prácticamente continua con tres huecos en los que baja el número de anfibios endémicos: la parte baja de la cuenca del Balsas, el área de Tlaxcala y el Valle de Tehuacan-Cuicatlán; también hay dos zonas de endemismo separadas del resto: el área de la reserva de 'El Cielo' en Tamaulipas y el área de Rayón Mezcalapa - Solistahuacán en Chiapas.

Finalmente en la escala más fina, un octavo de grado (Mapa 12) el área con mayor endemismo se encuentra hacia el centro del país y costa pacífica, queda un sólo cuadro que destaca por el número de anfibios endémicos y se encuentra en la Sierra de Juárez en Oaxaca. Los patrones de endemividad baja y ausencia de endémicos, son muy similares en todas las escalas.

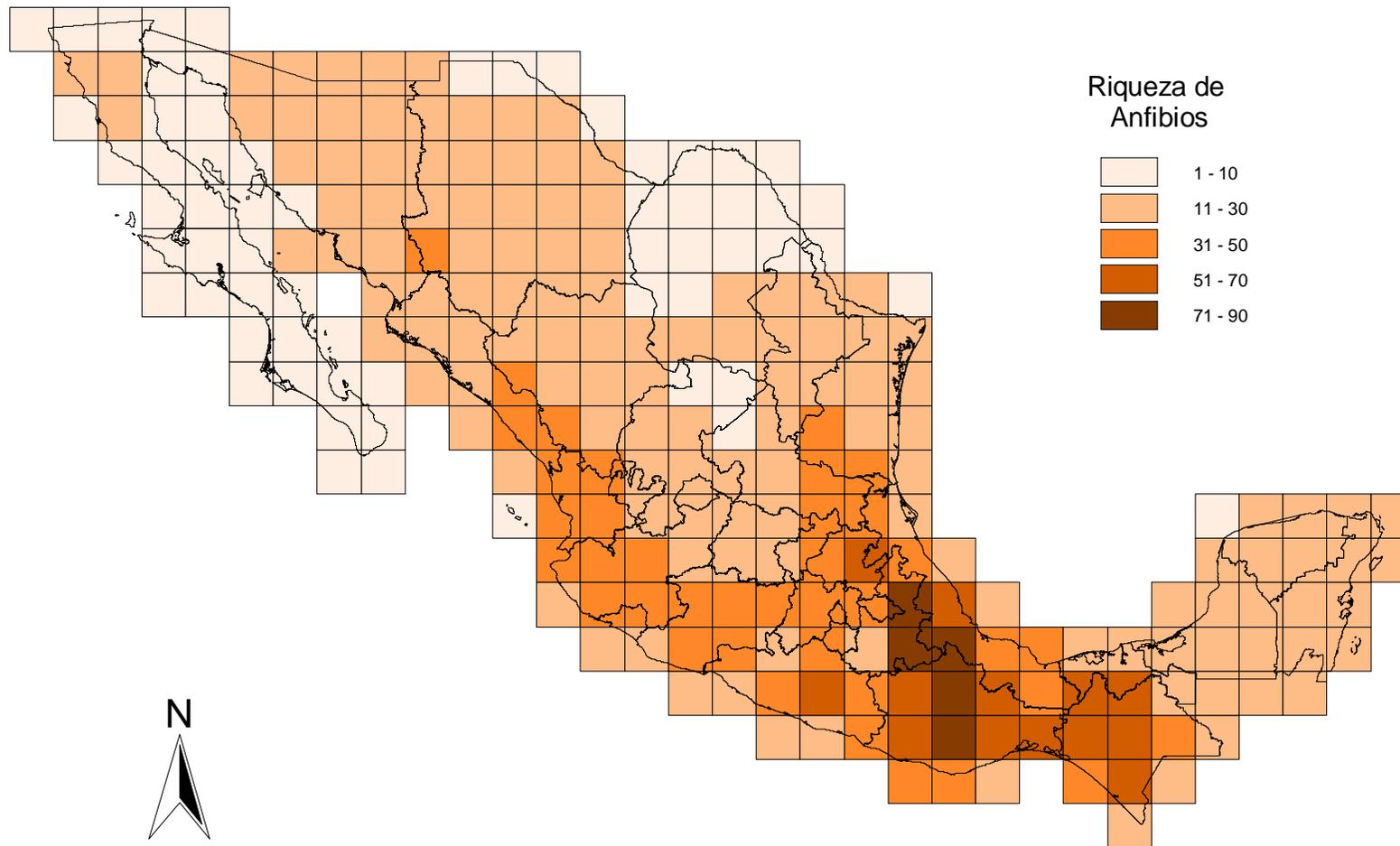
Endemismo en reptiles. Existen 449 especies de reptiles endémicas registradas para el territorio (última revisión mayo 2006), de éstas, sólo se pudieron modelar 437 especies. El área de mayor endemismo para reptiles, a escala de un grado (Mapa 13) se presenta como un gran continuo en el centro del país de Jalisco a Veracruz y surde Sinaloa y Durango. Los valores más altos se presentan en el área de Chilpancingo en Guerrero y el área en donde conlindan los estados de Puebla, Veracruz y Oaxaca. Los valores más bajos de endemismo en reptiles se presentan hacia los extremos del país, frontera norte y península de Yucatán, exceptuando el centro del estado de Yucatán.

Al disminuir la escala a medio grado (Mapa 14) el área continua de riqueza media de endémicos se mantiene con dos áreas separadas del resto: el sur de la península de Baja California y el centro de Yucatán. Destacan cinco zonas por el alto endemismo: suroeste de Jalisco-norte de Colima, centro de Michoacán, Distrito Federal-Morelos-sur del Estado de México, el área de Chilpancingo-Omiltemi en Guerrero y sur de Puebla-norte de Oaxaca. El área con mayor número de reptiles endémicos es el área de San Juan Bautista Cuicatlán-Sierra de Juárez en Oaxaca.

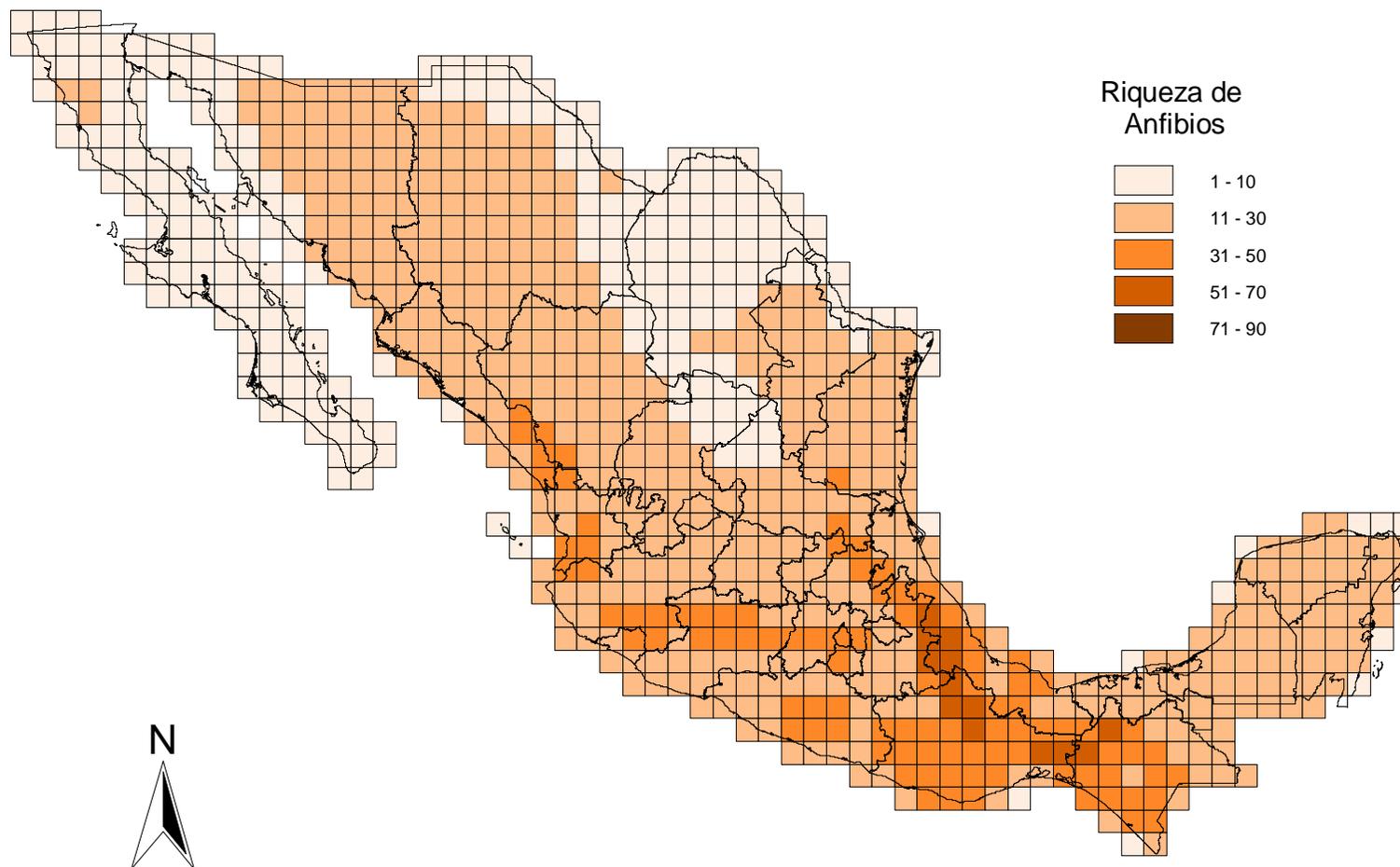
En la escala de un cuarto de grado se puede apreciar que el área de endemismo media sigue siendo continua hacia el centro del país, con tres zonas separadas del resto: Los Tuxtlas en Veracruz, el sur de la Península de Baja California y el centro del estado de Yucatán. Dentro del área continua hay cuatro zonas (Mapa 15) que sobresalen por el número de reptiles endémicos que habitan en ellas: la sierra de Juárez en Oaxaca, el área de Omiltemi y Chilpancingo en Guerrero, sur del Distrito Federal - Norte de Moleros y el área de Uruapan - Pátzcuaro en Michoacán. Se mantiene el patrón general de endemividad baja como en las escalas anteriores y la ausencia de endémicos se anisfiesta en el norte de Tamaulipas, Nuevo León, Coahuila y Chihuahua.

En la escala más pequeña, un octavo de grado (Mapa 16), sólo se mantienen tres áreas sobresalientes por el número de reptiles endémicos: la zona de Apatzingan en Michoacán, norte de Morelos y el área de Omiltemi en Guerrero, la cuál es además, la zona más grande. Las áreas de endemividad media y baja son muy similares a las escalas anteriores.

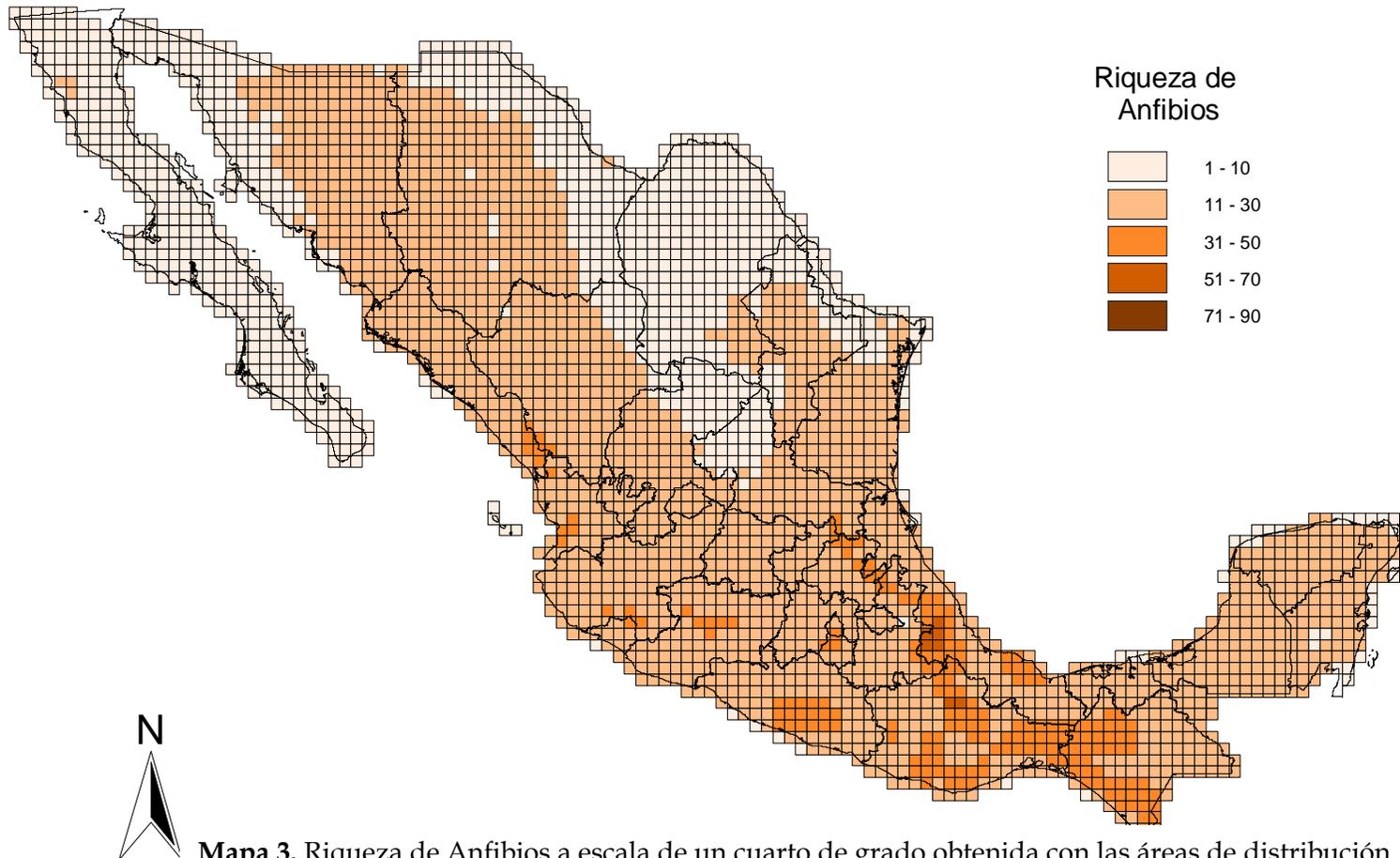
Las áreas de mayor endemismo tanto en anfibios como en reptiles se ubican en zonas templadas y de altitud media, de igual manera que las áreas más ricas.



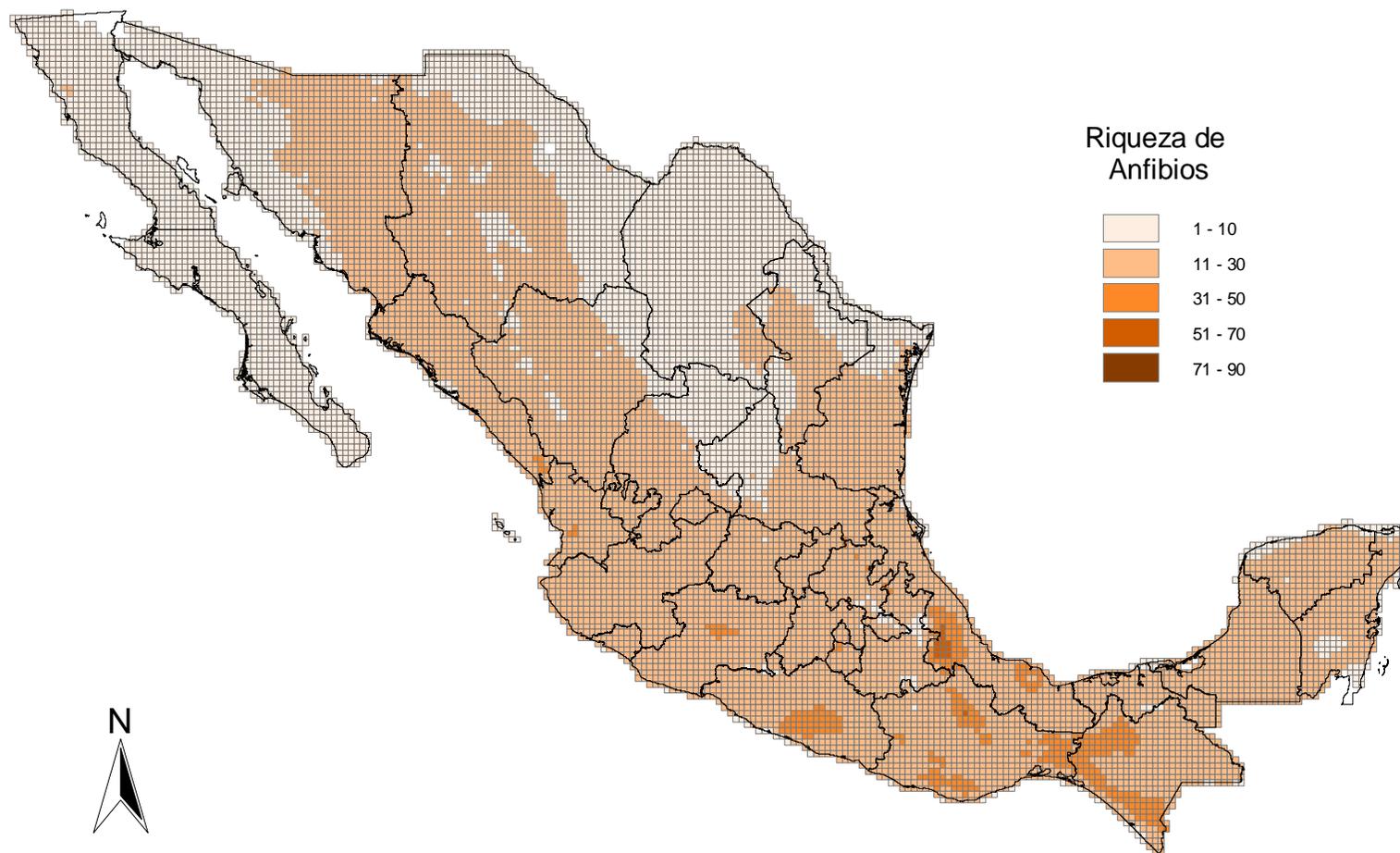
Mapa 1. Riqueza de Anfibios a escala de un grado obtenida con las áreas de distribución modeladas con GARP.



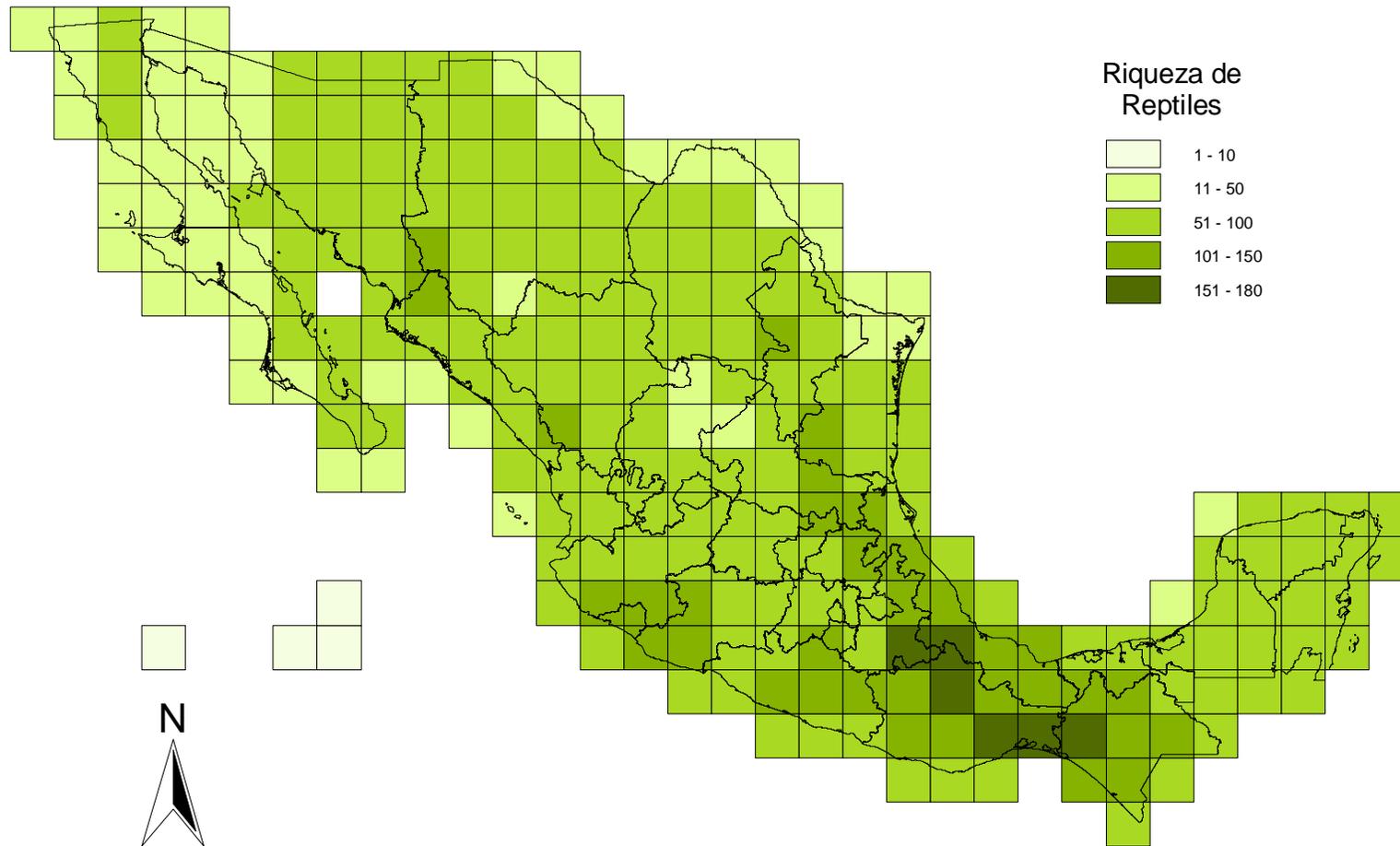
Mapa 2. Riqueza de Anfibios a escala de medio grado obtenida con las áreas de distribución modeladas con GARP.



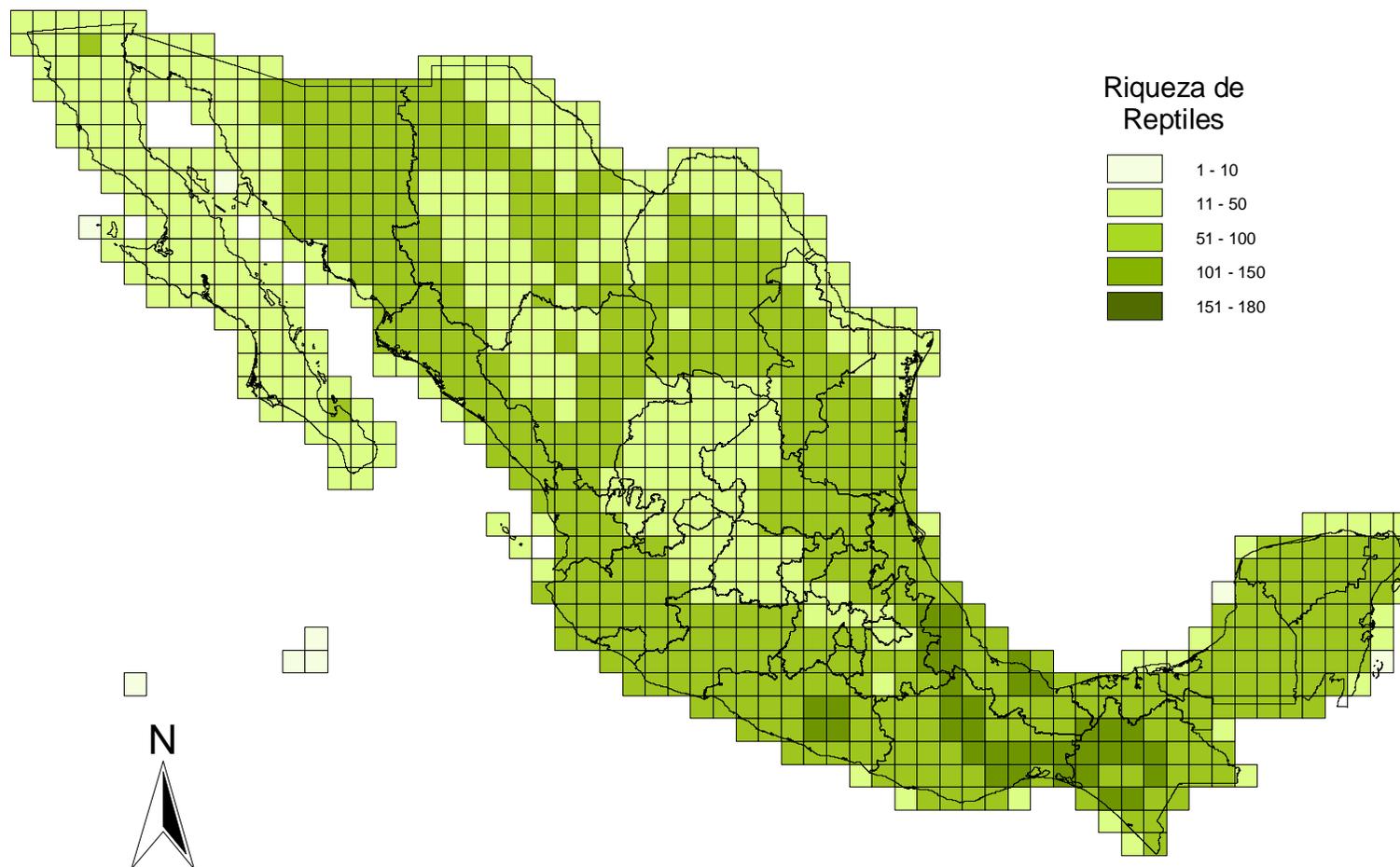
Mapa 3. Riqueza de Anfibios a escala de un cuarto de grado obtenida con las áreas de distribución modeladas con GARP.



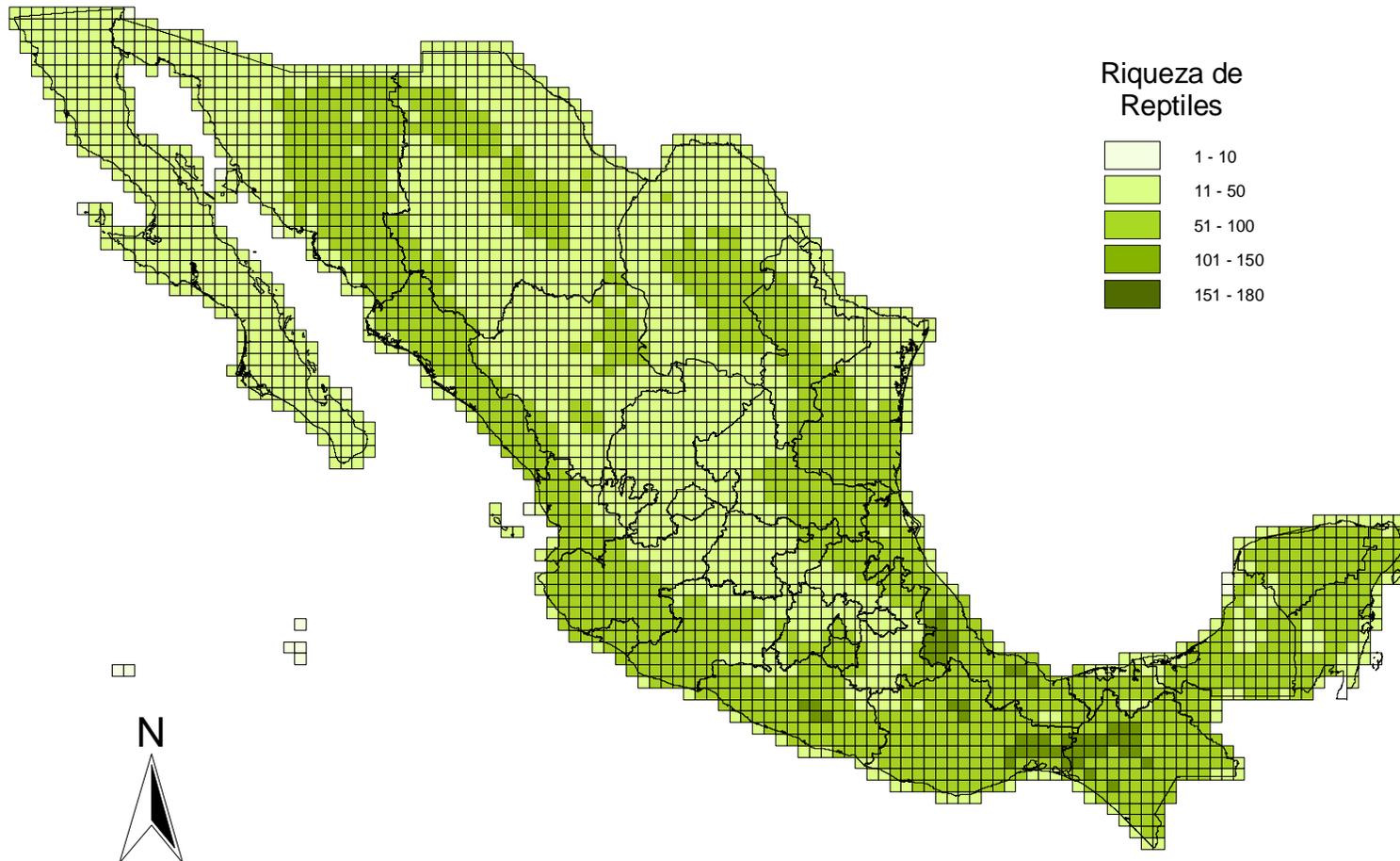
Mapa 4. Riqueza de Anfibios a escala de un octavo de grado obtenida con las áreas de distribución modeladas con GARP.



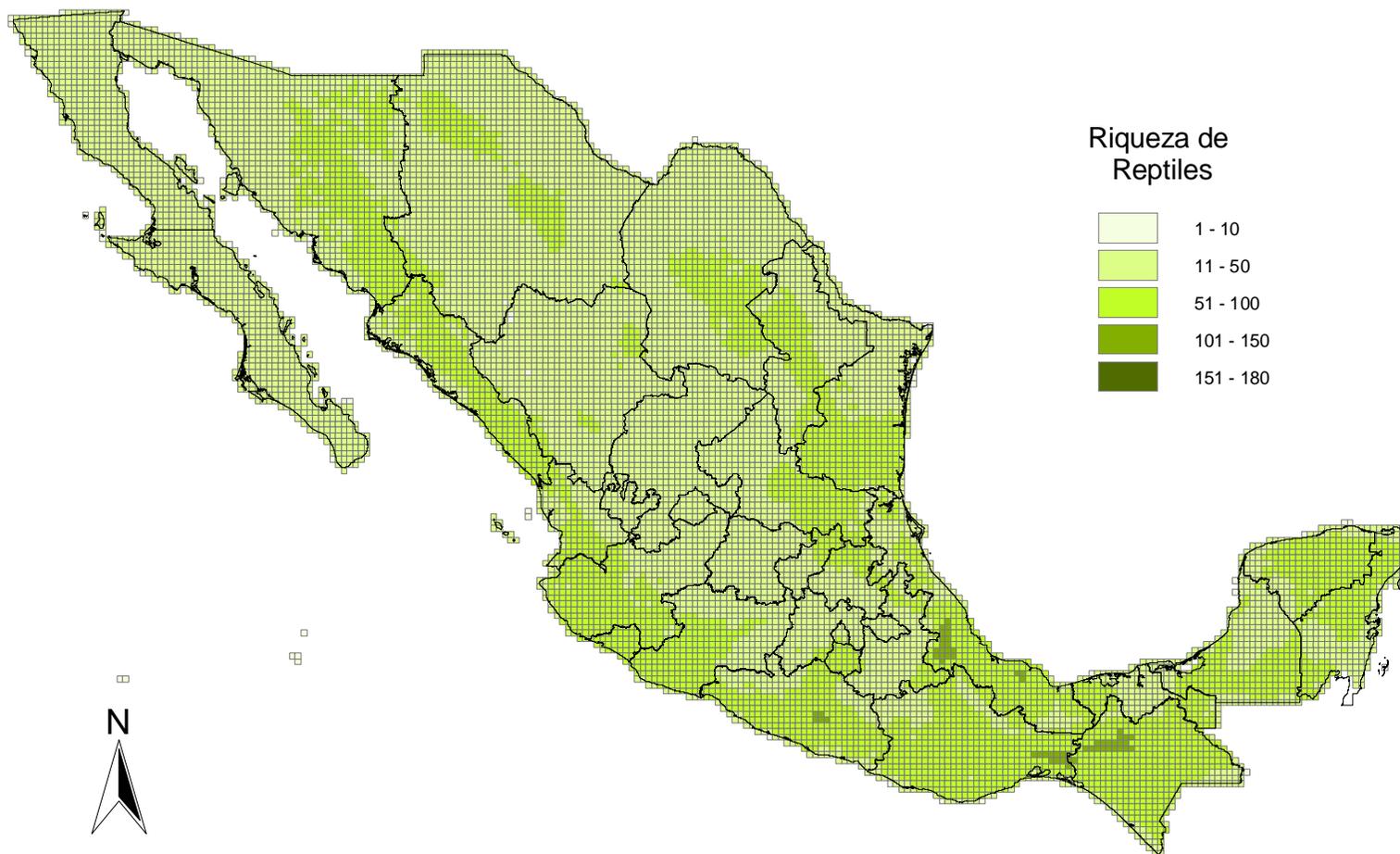
Mapa 5. Riqueza de Reptiles a escala de un grado obtenida con las áreas de distribución modeladas con GARP.



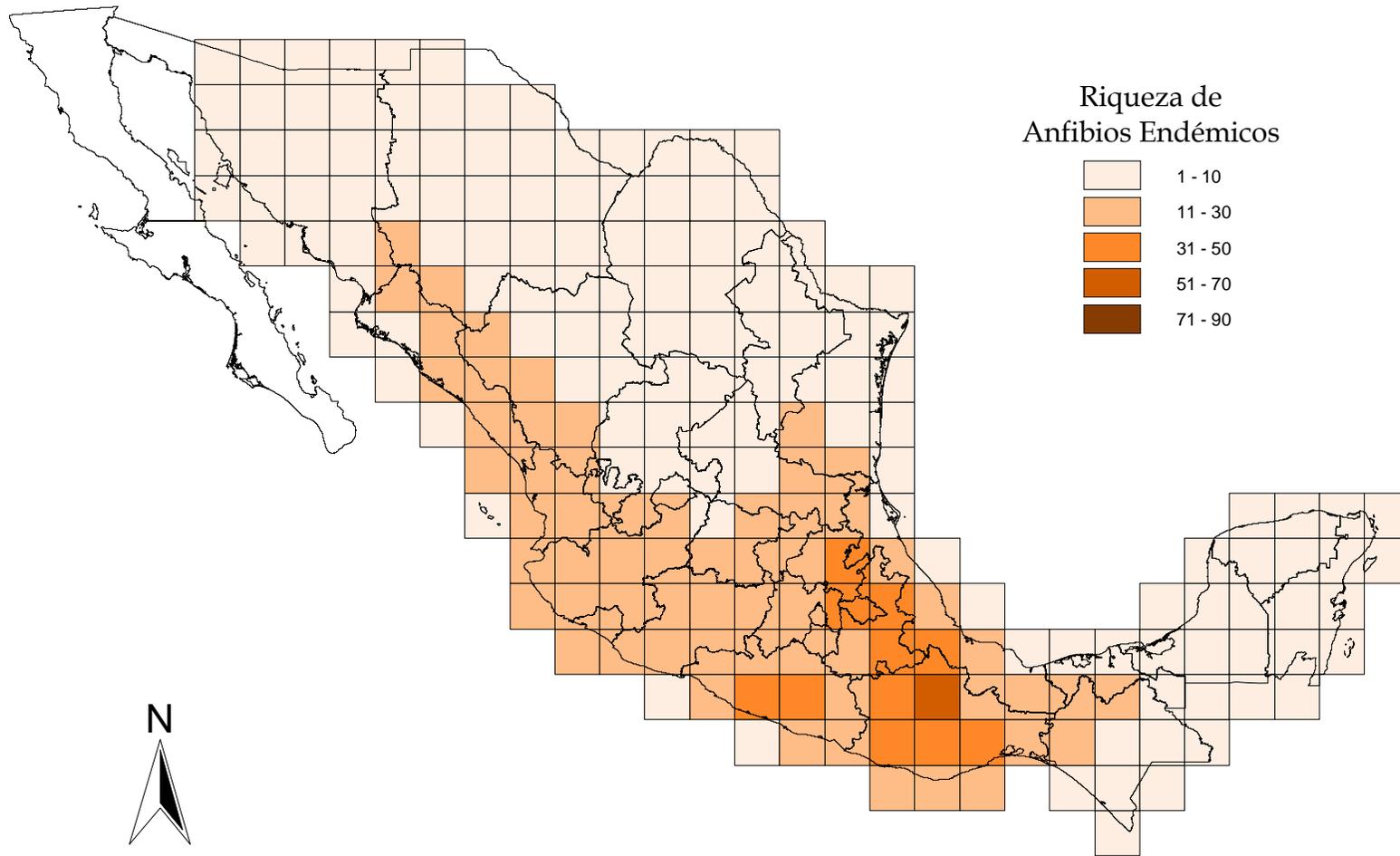
Mapa 6. Riqueza de Reptiles a escala de medio grado obtenida con las áreas de distribución modeladas con GARP.



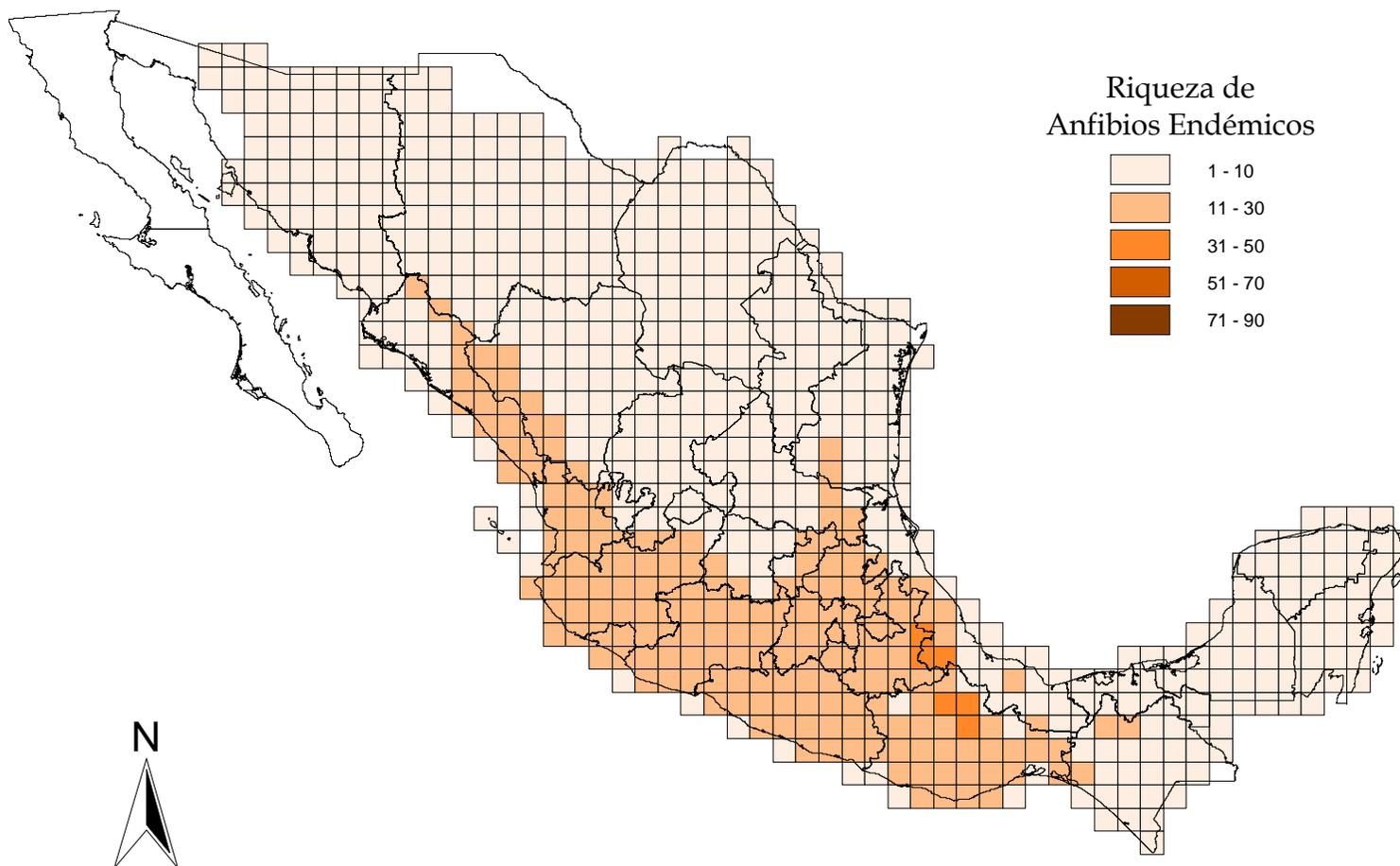
Mapa 7. Riqueza de Reptiles a escala de un cuarto de grado obtenida con las áreas de distribución modeladas con GARP.



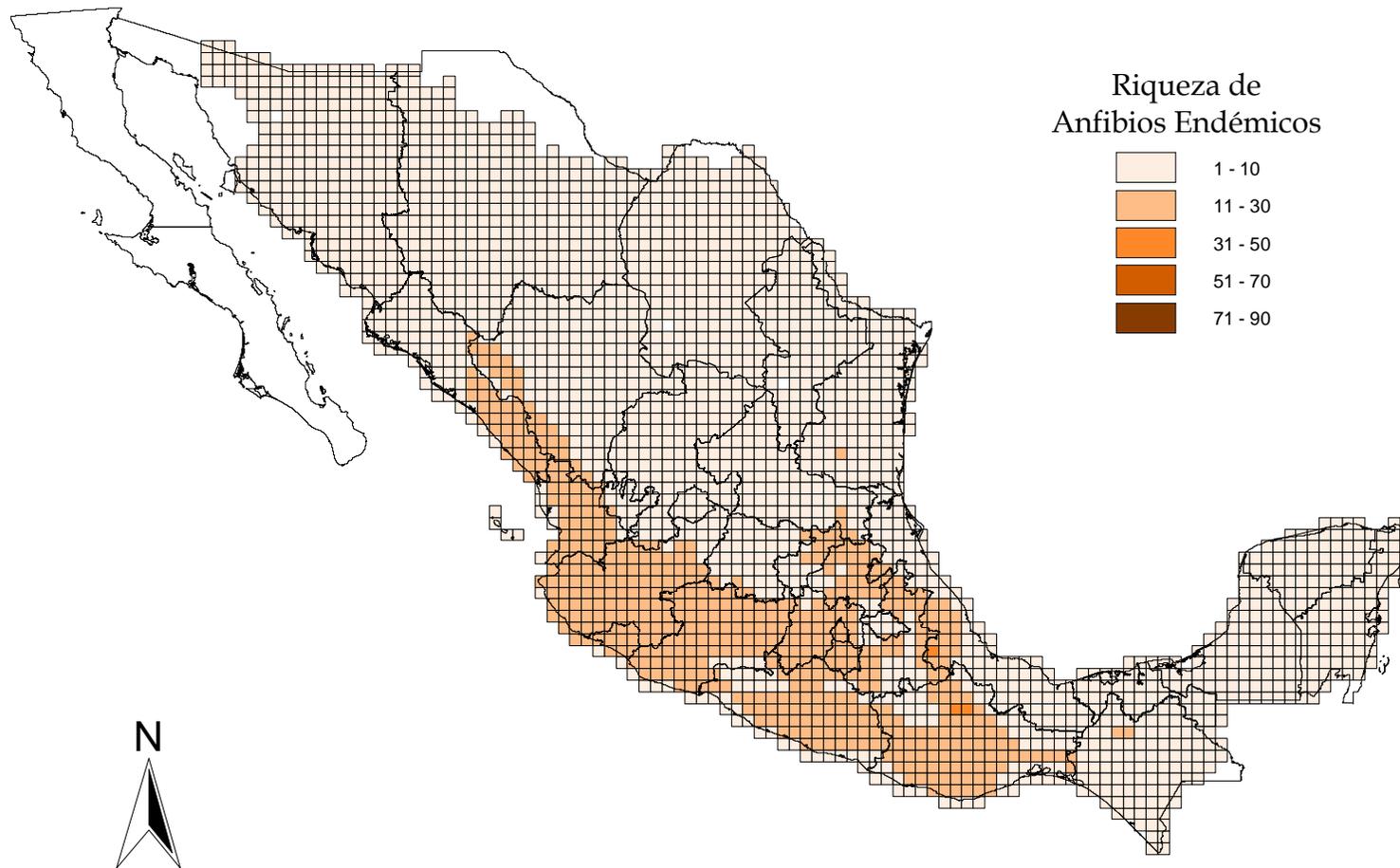
Mapa 8. Riqueza de Reptiles a escala de un octavo de grado obtenida con las áreas de distribución modeladas con GARP.



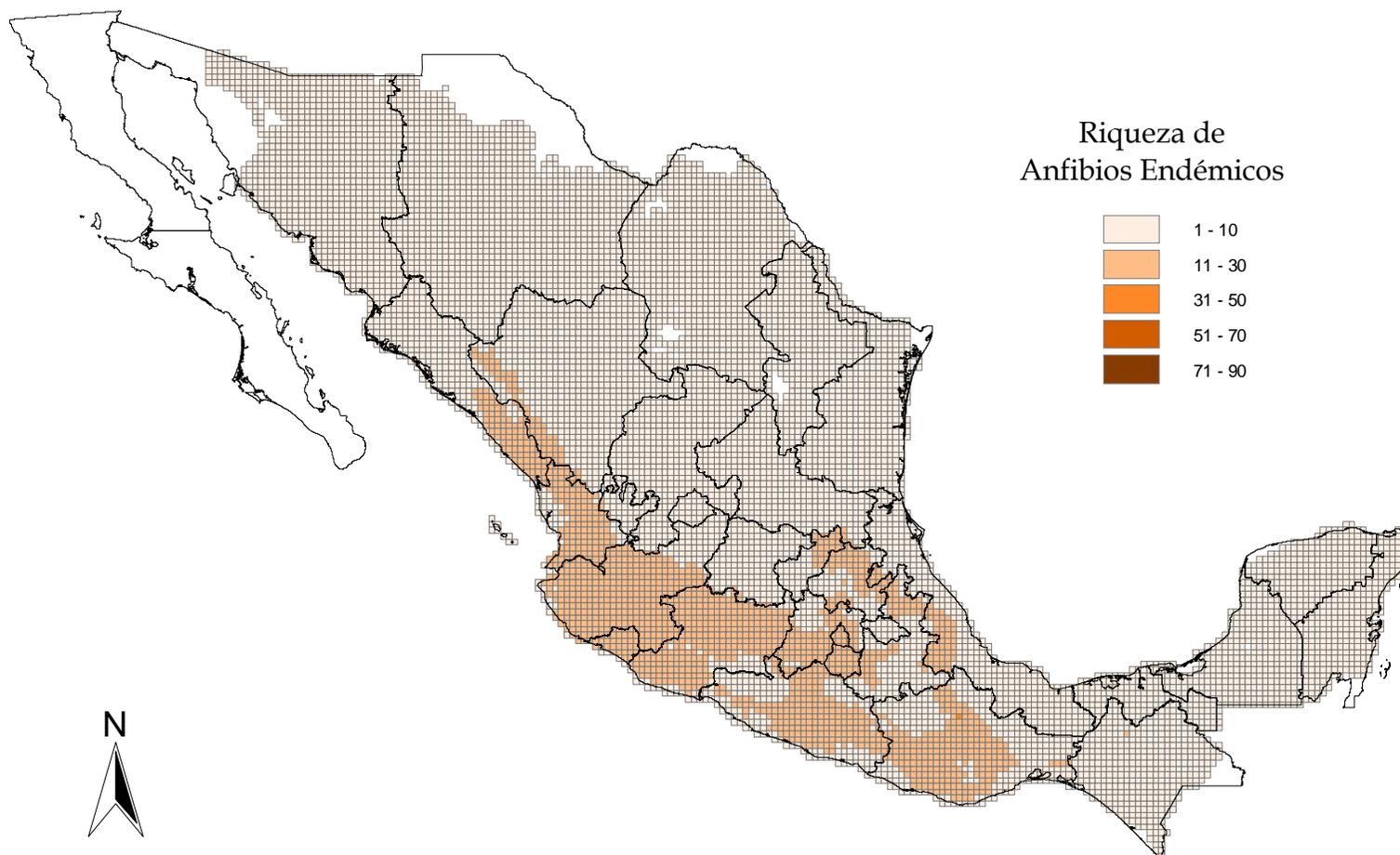
Mapa 9. Riqueza de anfibios endémicos a escala de un grado obtenida con las áreas de distribución modeladas con GARP.



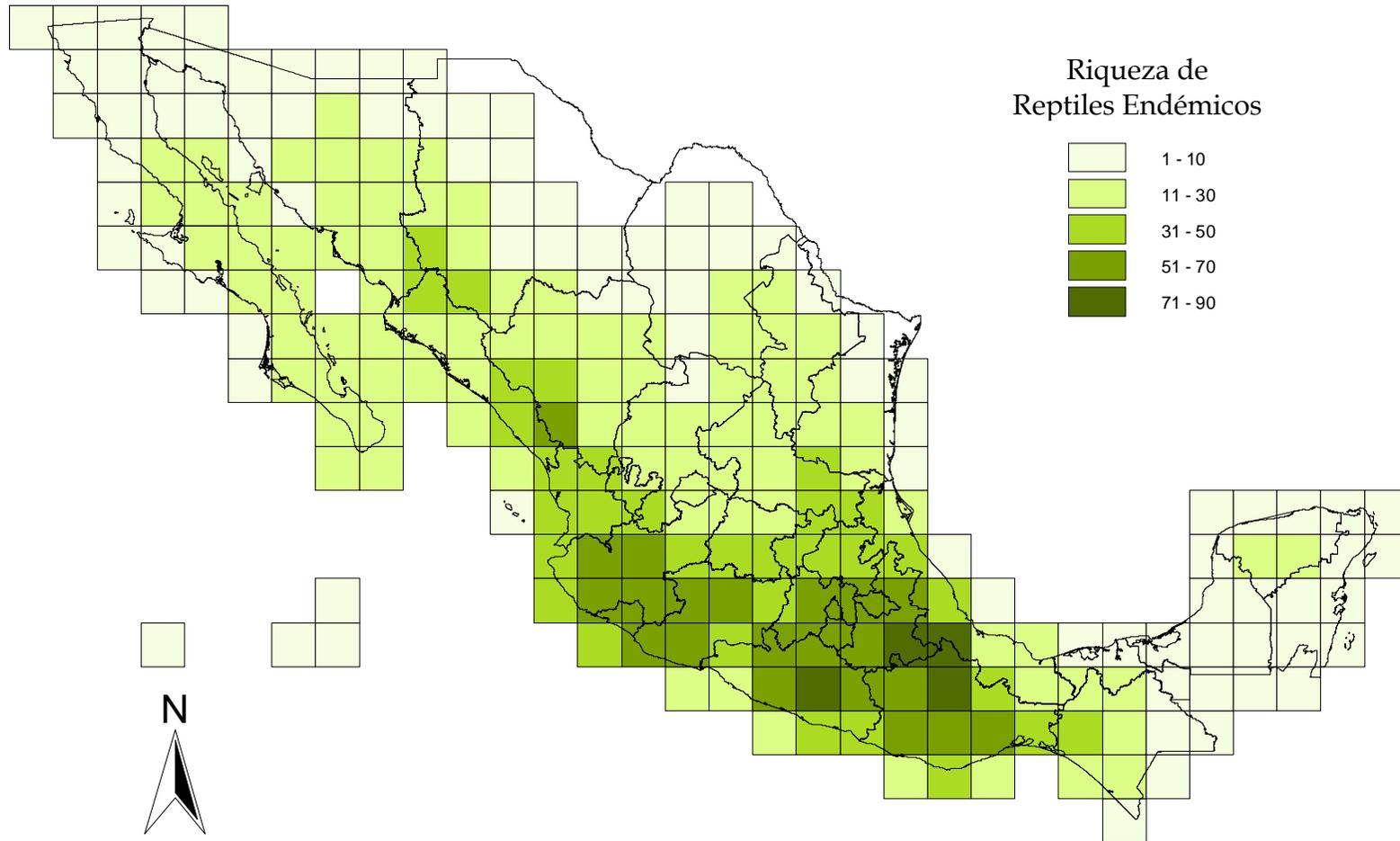
Mapa 10. Riqueza de anfibios endémicos a escala de medio grado obtenida con las áreas de distribución modeladas con GARP.



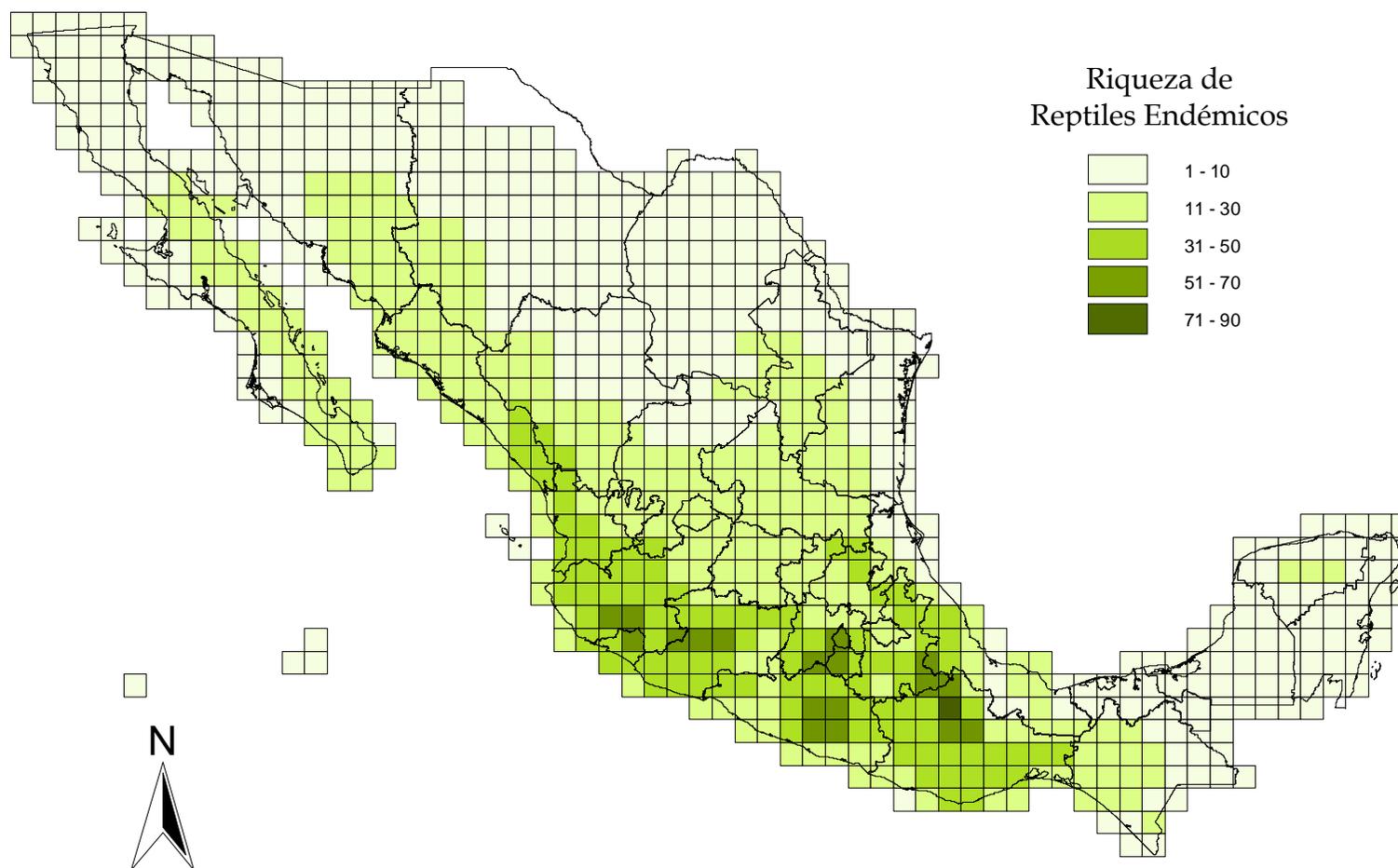
Mapa 11. Riqueza de anfibios endémicos a escala de un cuarto de grado obtenida con las áreas de distribución modeladas con GARP.



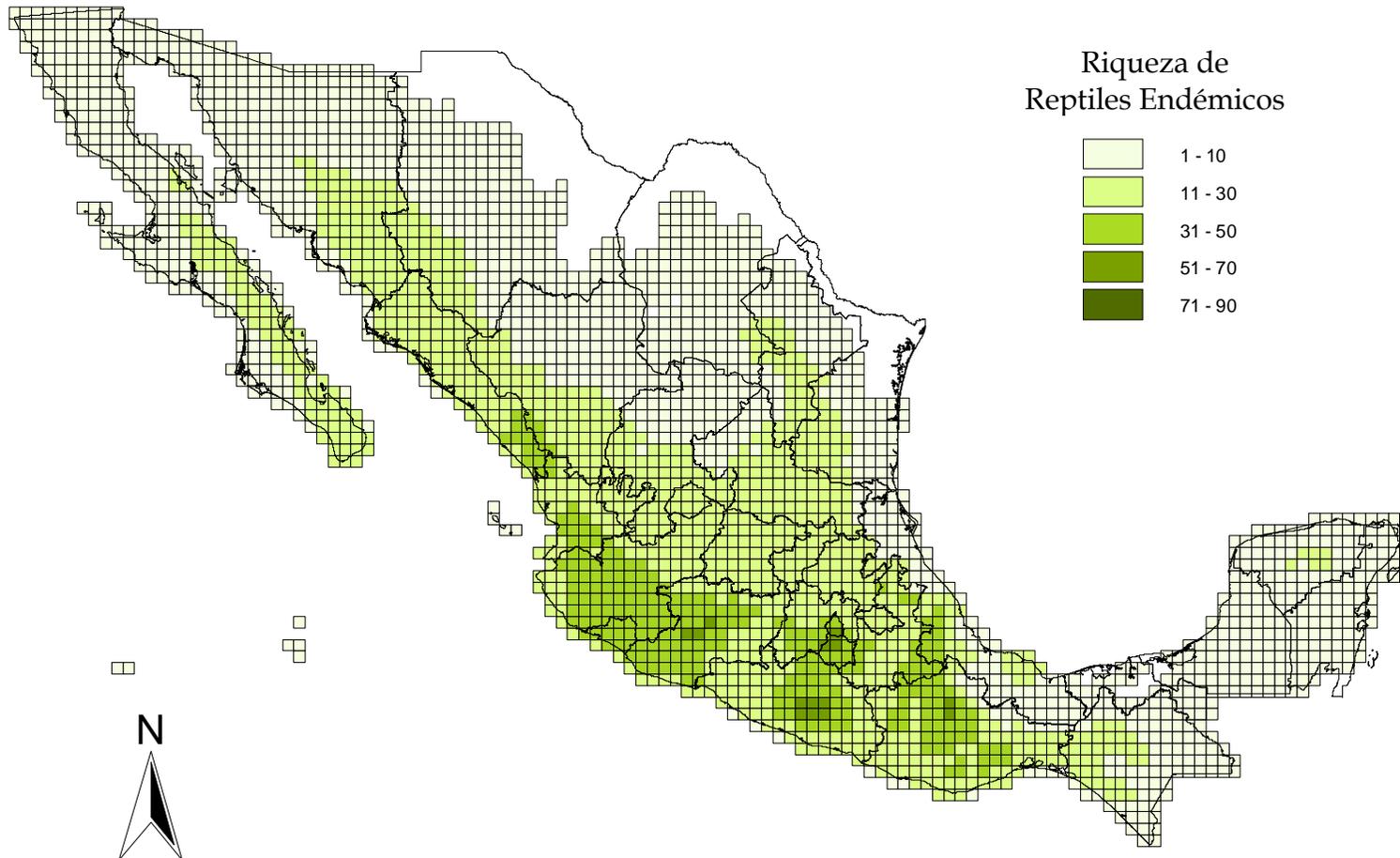
Mapa 12. Riqueza de anfibios endémicos a escala de un octavo de grado obtenida con las áreas de distribución modeladas con GARP.



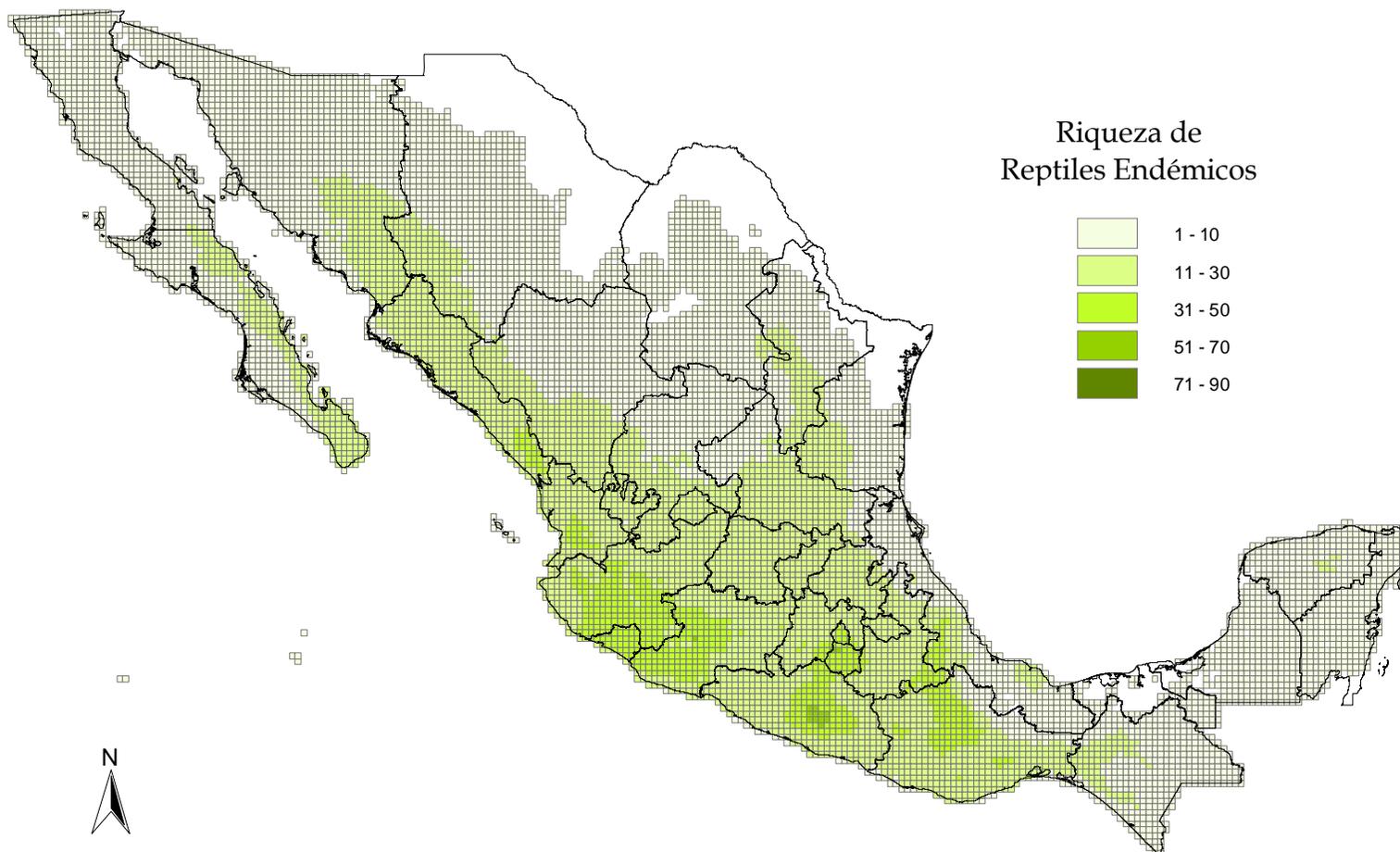
Mapa 13. Riqueza de reptiles endémicos a escala de un grado obtenida con las áreas de distribución modeladas con GARP.



Mapa 14. Riqueza de reptiles endémicos a escala de medio grado obtenida con las áreas de distribución modeladas con GARP.



Mapa 15. Riqueza de reptiles endémicos a escala de un cuarto de grado obtenida con las áreas de distribución modeladas con GARP.



Mapa 16. Riqueza de reptiles endémicos a escala de un octavo de grado obtenida con las áreas de distribución modeladas con GARP.

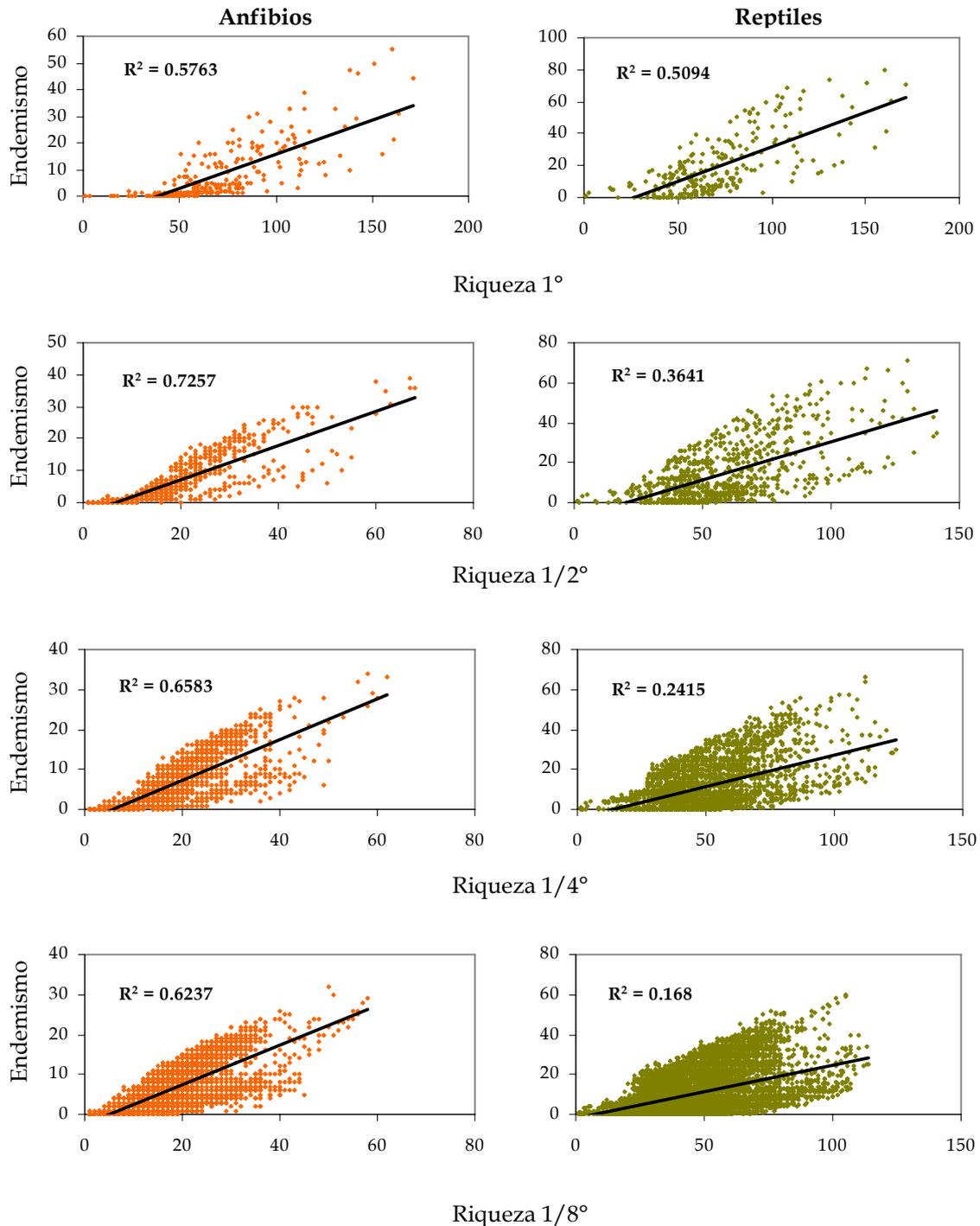


Figura 1. Correlaciones entre riqueza y endemismo de anfibios y reptiles en las diferentes escalas utilizadas en el presente estudio. Todas las correlaciones son significativas.

Correlaciones entre Riqueza y endemismo. Para anfibios hay dos zonas que concuerdan tanto en mayor riqueza como en el alto número de endemismos, son las áreas de Orizaba y Córdoba en Veracruz. En reptiles son: la Sierra de Juárez en Oaxaca y el área de Omiltemi - Chilpancingo en Guerrero, en el área de Orizaba, hay una gran cantidad de endemismos, sin embargo no es de las más altas en cuanto a número de especies.

Los valores de las regresiones lineales entre la riqueza y el endemismo en las diferentes escalas se pueden apreciar en el cuadro 1. Se puede ver que los valores de la regresión entre riqueza y el endemismo de los anfibios son más altos que los de reptiles. Es interesante notar que en los anfibios el valor más bajo se presenta en la escala de un grado, y que el valor más alto se encuentra en la siguiente escala, esto quiere decir, que en los cuadros de medio grado más del 72% del endemismo puede ser explicado por la riqueza, disminuyendo en la siguientes escalas, pero incluso a un octavo de grado un poco más del 62% del endemismo puede ser explicado por la riqueza. En los reptiles el patrón es notoriamente distinto. El valor más alto se da a escala de un grado y es poco más del 50% del endemismo que puede deberse a la riqueza, pero en la siguientes escalas va disminuyendo hasta que en cuadros de 1/8° es menos del 20% del endemismo correlacionado con la riqueza. Las regresiones entre riqueza y endemismo son significativas ($p < 0.01$).

Cuadro 1. Regresiones lineales entre riqueza y endemismo de anfibios y reptiles en diferentes escalas ($p < 0.01$).

	Anfibios	Reptiles
Un grado	$R^2 = 0.5763$	$R^2 = 0.5094$
Medio grado	$R^2 = 0.7257$	$R^2 = 0.3641$
Un cuarto de grado	$R^2 = 0.6583$	$R^2 = 0.2415$
Un octavo de grado	$R^2 = 0.6237$	$R^2 = 0.168$

Discusión

‘Pattern like beauty, is to some extent in the eye of the beholder’
(Grant 1977 en Wiens 1989)

Gradiente latitudinal de riqueza. Wiens (1989) define los patrones como aseveraciones que se hacen a partir de muchas observaciones que sugieren una conformación particular de las propiedades del sistema en examinación. Bajo esta definición, Rahbek (2005) insiste en que dependiendo de la escala de análisis podemos observar ‘patrones’ distintos, es decir, éstos no están libres de sesgo y hace referencia a la cita de Wiens. Así, los dos grupos estudiados presentan patrones que van difiriendo dependiendo de la escala de análisis. En los mapas con cuadros de un grado (12 321 km² aprox.) tanto de anfibios como de reptiles se observa un patrón latitudinal de riqueza, más en los primeros que en los segundos (Mapas 2 y 6). Aunque no es exactamente igual, el patrón de riqueza es muy semejante. El patrón de riqueza a escala de un grado refuerza los resultados encontrados en estudios previos, tanto en anfibios como en reptiles y con otros grupos donde existe un gradiente latitudinal de riqueza que aumenta hacia el sur del país (Fa y Morales, 1993; Ceballos *et al.* 1998; Peterson *et al.* 1998; Flores-Villela y Goyenechea, 2003; Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006).

Ruggiero (2001) afirma que existen por lo menos tres teorías que tratan de explicar el gradiente latitudinal de la riqueza de especies desde el enfoque regional: 1) Variación en el tamaño de las áreas de distribución, o el ‘efecto Rapoport’ que consiste en una correlación positiva entre la latitud y el tamaño de las áreas de distribución, declive en la extensión geográfica de las especies de latitudes altas hacia las bajas (Stevens, 1989). Este es un patrón muy debatido debido a su estrecha aplicabilidad (Gaston, 1998), ya que sólo se cumple para Norteamérica y se ha supuesto que es por la forma del

continente. En este trabajo se cuenta con los datos de las áreas de distribución cumplen con el patrón antes mencionado, sin embargo, no se analizaron con mayor profundidad para esta parte (Ver capítulo III).

2) Diferencias en la extensión de biomas 'Hipótesis del área geográfica', (Rosenzweig, 1995, Blackburn y Gaston, 1997); una de las razones para explicar esta mayor diversidad de especies en los trópicos fue abordada por Rosenzweig (1995), donde mide el área de tierra emergida en las diferentes franjas latitudinales para todo el mundo y encuentra que la franja latitudinal con mayor área es la del trópico. En el caso de México y los patrones observados con la herpetofauna donde la mayor riqueza se encuentra en el sur y es la parte del país donde el territorio es más estrecho, que podría incluso a semejarse a un triángulo o cono invertido donde el área va disminuyendo conforme disminuye la latitud, esta hipótesis quedaría descartada; pues el factor que influye en el aumento de la diversidad no es el área geográfica.

3) El efecto del número de especies (*pool*) de la región (Ricklefs y Schluter, 1993). Donde la diversidad local es una función de la diversidad regional de especies, ya que los procesos regionales e históricos, que actúan en escalas grandes tanto de espacio como de tiempo, son los que van a determinar las características del '*pool*' de especies del cual las comunidades locales estarán conformadas, y además determinan el límite máximo de la riqueza local (Caley y Schluter, 1997). En este sentido al tener mayor número de especies de reptiles a nivel regional (todo el país), se esperaría que a nivel local las comunidades de reptiles fueran, en general, más ricas. Al observar los resultados se puede ver que esta predicción se cumple: en cualquier tamaño de localidad (diferentes escalas), siempre hay un mayor número de reptiles que de anfibios.

Es importante resaltar que solamente en los mapas de un grado tanto para anfibios como para reptiles se encontró un patrón latitudinal (Mapas 1 y 5). Sin embargo, al bajar la escala a medio grado (3, 025 km² aprox.), en ambos grupos, más que un patrón latitudinal de riqueza se puede observar un patrón de límite 'neotropical' (Wallace, 1876), o de transición entre las faunas neártica y neotropical, donde las áreas de mayor riqueza se extienden hacia el norte por las costas y las alturas medias a lo largo de las Sierras Madres (Mapas 2 y 6). En los reptiles, además, se puede apreciar una disminución de especies hacia el centro del país, rodeado por zonas relativamente ricas que siguen altitudes medias, es decir, por las sierras. Este patrón 'neotropical' de riqueza ya había sido encontrado por Ochoa-Ochoa y Flores-Villela (2006) con registros puntuales en la misma escala, sin embargo, en la parte norte no se había podido apreciar el aumento de riqueza antes mencionado probablemente por la falta de datos en esa zona lo que fue subsanado al utilizar modelos de área de distribución.

Al disminuir una escala más, a un cuarto de grado (7, 569 km² aprox.), los patrones entre los grupos se diferencian aún más, comienza a ser difícil hablar de un patrón para anfibios ya que las zonas de mayor riqueza se restringen unas cuantas áreas bien delimitadas y que en un octavo de grado se refinan aún más, sin dejar de localizarse claramente (Mapas 3 y 4). En reptiles, en un cuarto de grado se afina el patrón de la escala anterior por las áreas de riqueza media, sin embargo, las zonas más ricas se vuelven áreas muy pequeñas en altitudes medias. En la escala más fina (un octavo de grado), se sigue manteniendo el patrón por las áreas de riqueza media pero las zonas más ricas en reptiles se diluyen quedando sólo cuatro sitios identificables (Mapas 7 y 8), es muy difícil hablar de un patrón asociado a la latitud o neotropical incluso y lleva

a pensar más en razones históricas como causas del panorama de riqueza observado que en causas climáticas o de otro tipo. Las diferencias en la identificación de las zonas en las últimas escalas nos pueden dar pautas para definir la escala apropiada para hacer análisis a nivel local en cada grupo, mientras que en reptiles prácticamente deja de ser identificable a la última escala, para anfibios en cambio, puede tratarse de una buena resolución.

Pim y Brown (2004) congregan los diferentes enfoques y explicaciones que ha tenido el problema de diversidad – latitud en tres grandes grupos: 1) Aquellas hipótesis que se basan en la distribución de la riqueza basándose en el clima y la estabilidad ambiental. Este enfoque data de los tiempos de Wallace (Bueno-Hernández y Llorente-Bousquets, 2003) y está basado en el supuesto de mayor precipitación + mayor temperatura = más recursos (Whittaker, 2001; Gentry, 1988), 2) Razones históricas, en este apartado entran los cambios climáticos ocurridos durante el pleistoceno, glaciaciones e interglaciaciones y los refugios pleistocénicos (Willis y Whittaker, 2000; Campbell, 1984), 3) Simple estadística o probabilidad (modelos nulos) que acude al efecto del dominio medio donde en un gradiente cualquiera con un número n de especies con intervalos de distribución aleatorios, el pico máximo de riqueza se encontrará en el punto medio del gradiente. Este efecto funciona también para gradientes altitudinales (Colwell y Lees, 2000; Colwell *et al.* 2004) y en gradientes longitudinales (Jetz y Rahbek, 2001; Ochoa-Ochoa, en prep).

En el 2003 Acevedo y Currie demostraron que la riqueza de aves está determinada directa o indirectamente por los patrones climáticos y de vegetación (grupo 1). Estando los últimos determinados por los primeros principalmente. No son los únicos que han propuesto esta teoría que puede estar ligada directamente con la disponibilidad de recursos propuesta por Whittaker *et al.* (2001), mencionada anteriormente. Si observamos los patrones de riqueza obtenidos tanto para anfibios como para reptiles en las diferentes escalas claramente los valores más altos se encuentran hacia el sur del territorio y se podría aludir a una estrecha relación entre el clima y la latitud, y el clima y la altitud.

Aunque existe una sensación difundida entre los investigadores que aboga porque la explicación asociada a los procesos que generan los patrones de distribución (y por lo tanto de riqueza) sea general hasta un cierto grado, hay evidencia que sostiene que pueden ser más de uno los mecanismos que intervienen en la generación de estos patrones (Gaston, 1998). Tal es el caso de la diversidad en México y en Mesoamérica, donde gran parte de ésta ha sido explicada por la característica de transición del área, donde las faunas neárticas y neotropicales convergen, llamándola por muchos autores Zona de Transición Mesoamericana. Otra explicación asocia patrones de distribución a patrones climáticos (Campbell, 1984; Lee, 1980) y otros más apoyan las razones históricas. Por ejemplo, Flores-Villela (1993) hace referencia las condiciones de aislamiento debido a la escabrosa topografía y a la variedad de condiciones ambientales, son las principales causas que han contribuido a la radiación y diferenciación de las poblaciones en las especies de herpetofauna. Es factible que la riqueza de anfibios y reptiles en México sea resultado de todos los procesos antes mencionados. Pero es muy probable que en este caso en particular los procesos históricos, la convergencia de faunas y los cambios climáticos no solo del pleistoceno sean las principales causas de la riqueza en el país, por lo que hay que hacer más análisis para relacionar los patrones con las diferentes variables tanto climáticas como de heterogeneidad de hábitat. Tal es el caso de las salamandras de Mesoamérica, en un

trabajo realizado para esta área Wake *et al.* (1992) mencionan que el centro montañoso de Chiapas y Guatemala, que ellos denominan como *Nuclear Central América*, es el mayor centro de diversidad de este grupo, y sugieren que puede ser un refugio donde los miembros de muchos linajes relativamente antiguos han persistido hasta nuestra época.

Endemismo. Podríamos empezar por definir, ¿Cuándo una especie es endémica? y ¿Qué tan endémica es una especie? La respuesta a estas dos preguntas es: depende. Depende de la escala de análisis. Así, todas las especies son endémicas al mundo o todas las especies tomadas en cuenta para los análisis realizados en este estudio son endémicas a América (con excepción de *Rana catesbeiana* y *Hemidactylus frenatus*), y casi el 60% son endémicas a México. El número de especies endémicas se irá reduciendo dependiendo del tamaño y ubicación del área muestreada. Por lo anterior el endemismo siempre será escala dependiente.

Ahora bien, como las especies tomadas en cuenta para los análisis de endemismo, son aquellas restringidas a los límites políticos del país, los resultados de los patrones de endemismo eran esperables, todos alejados de las fronteras del territorio. En general, el patrón de endemismo es consistente con otros grupos, donde la mayor riqueza se encuentra en las costas del Pacífico y la región montañosa del país, y en algunos grupos al sur de Baja California junto con sus islas (Ceballos y Rodríguez, 1993; Ceballos *et al.* 1998). Sin embargo, es importante resaltar que el patrón de distribución de la riqueza de especies endémicas en las dos clases comienza a diferenciarse desde las primeras escalas. Este resultado lleva a pensar que los factores promotores de estos patrones de endemismo son distintos, o debido a las características ecológicas de los grupos el mismo factor causal actúa diferencialmente en cada uno de ellos. Por ejemplo, ambos grupos presentan números muy bajos de endémicos en el norte del país. Esto puede deberse a las extinciones ocurridas debido a los cambios climáticos y de vegetación y a la dispersión durante periodos fríos y húmedos (glaciaciones e interglaciales) en el Pleistoceno. Tal es el caso del este de Oaxaca (Campbell, 1984), y de Yucatán (Lee, 1980) o la formación del puente entre Norteamérica y Sudamérica (Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999). Las formaciones montañosas muy probablemente actuaron como filtro en la mayoría de la herpetofauna mexicana, de tal manera que promovieron que México comparta especies con Norteamérica y especies con Centroamérica, y que sólo 23 especies se encuentren en las tres zonas (Flores-Villela, 1993). Flores-Villela (1991) hace una revisión profunda sobre el origen de la herpetofauna mexicana y entre sus conclusiones menciona que los cambios climáticos y de vegetación ocurridos en el pleistoceno pudieron haber ocasionado la gran cantidad de endemismos del país, sin embargo, no sustenta la hipótesis de los refugios pleistocénicos.

A lo largo de la costa pacífica el tipo de vegetación predominante es la selva baja caducifolia, mientras que en la costa del Golfo la vegetación predominante es la selva alta y selva mediana perennifolias. En otros grupos también se ha asociado a este tipo de vegetación un alto endemismo (Ceballos y Rodríguez, 1993; Trejo, 2005). También para otros grupos este tipo de vegetación alberga una gran cantidad especies, Trejo (2005) menciona algunos de los trabajos que resaltan esta característica. Se ha planteado que la variación climática favorece el endemismo (estacionalidad) y la estabilidad climática la riqueza, y esto de alguna manera esta asociado a las formas de reproducción explosiva que ocurren en los ambientes con una marcada estacionalidad climática (Gentry, 1988).

Relación riqueza-endemismo Los patrones de riqueza y endemismo no son los mismos para los anfibios y los reptiles de México. Esto quiere decir que los factores relacionados con cada patrón son distintos o actúan a diferentes escalas, ya que mientras que para la riqueza se podría relacionar con las variables climáticas, el endemismo tiene su origen en causas más bien históricas (aunque estas también puedan relacionarse con cambios climáticos en el pasado; Campbel, 1984). Aunque las regresiones sean significativas esto puede ser un artefacto por el número de datos, por eso se tiene que tener muy presente el valor de R^2 al momento de hacer aseveraciones. Cuando se tienen cientos o miles de datos en una regresión la línea de tendencia puede salir significativa pero los valores de asociación son mínimos. Asimismo, existe una limitante en la estadística clásica al considerar independencia de los valores de las celdas con respecto al espacio en el que se encuentran. Cabe mencionar que no se hizo corrección por autocorrelación espacial. La autocorrelación espacial se refiere a la probabilidad de que celdas continuas en un territorio tengan características similares. Las medidas de la autocorrelación dependen de la escala de análisis, del nivel de resolución de la grilla a través de la cual una distribución es observada. Estas medidas son relaciones entre la covarianza medida por un paso dado y la varianza total. Los índices más utilizados son el 'coeficiente de Morán' y el 'radio de Geary' (Murguía, 2005).

Aunque tradicionalmente se ha asociado a estas clases como un conjunto, en realidad lo único que las agrupa es que ambos son ectotermos y que, en general los biólogos que se dedican a la herpetología estudian ambos grupos. Los anfibios y los reptiles son grupos con características diferentes y respuestas al ambiente distintas. Primero la filiación a la humedad que tienen los anfibios, tanto para la respiración como para el desarrollo (amplia dependencia de los cuerpos de agua), no es comparable con los reptiles, quienes además de tener huevo amniótico, piel cubierta con escamas, pulmones más desarrollados, y que en algunos grupos se da la viviparidad y ovoviviparidad que asegura el nacimiento de las crías, tienen una mayor capacidad de dispersión por su no dependencia al agua. Estas características pudieron haber ocasionado que en algunos sitios (tal es el caso del norte del país y de la península de Yucatán) donde los cambios climáticos fueron drásticos pudieran sobrevivir algunas poblaciones de reptiles, originando nuevas especies por aislamiento y divergencia en sitios donde no pudieron sobrevivir las especies de anfibios. Lo anterior puede explicar la poca relación entre la riqueza y el endemismo en reptiles. En el caso de anfibios, la relación estrecha entre riqueza y endemismo, se puede explicar por la capacidad de dispersión limitada que tiene este grupo, que por aislamiento y divergencia, pero de comunidades enteras, muestra ahora estos patrones tan relacionados.

Los resultados de Lamoreux *et al.* (2004) muestran que a pesar de que las relaciones bajas entre riqueza y endemismo entre los distintos grupos de vertebrados terrestres, si se seleccionan lugares con alto endemismo se conservan más especies, como resultado del recambio de especies que existe entre los sitios con un número alto de especies endémicas. Los datos de los patrones en ambos grupos tanto para riqueza como para endemismo a diferentes escalas son muy importantes en términos de conservación y los planes que se planteen a futuro. Decidir a qué escala trabajar es vital y si se trabaja con diferentes grupos probablemente sería mejor sobreestimar las áreas a conservar que subestimarlas. Además, por lo que se ha visto en los resultados utilizar grupos 'sombrija' no es la mejor estrategia de conservación por los patrones diferenciales que se presentan entre los grupos, esto probablemente nos lleve a plantear planes

diseñados para cada grupo específicamente, conservar de entrada los sitios coincidentes y tratar de proponer planes alternativos para los no coincidentes.

Consideraciones metodológicas. Con respecto a la aproximación a las áreas de distribución, es inevitable que siga existiendo el sesgo debido a las recolectas, ya que todos los modeladores se basan en ellas. De tal forma que, si las variables climáticas del área de distribución de una especie no están representadas por los puntos de recolecta, es muy probable que el modelo no se esté aproximando adecuadamente al área de distribución de la especie en cuestión (para mayor profundidad ver el capítulo I). Ahora bien, si además de lo anterior, las ediciones de los modelos se hacen con base en la literatura existente y a los puntos de recolecta, como se realizó, el error se vuelve circular subestimando probablemente las áreas de distribución. Sin embargo, no hay criterios estandarizados para realizar las ediciones de los modelos y éstas se siguen realizando conforme al criterio del investigador. En este caso se creyó más conveniente hacer edición especie por especie, que basarse en algún tipo de regionalización del país las cuales además de conservar el error del sesgo de recolecta por un lado, para herpetofauna, sobreestiman el área de distribución.

Se debe tomar en cuenta además, que todos los modelos de áreas de distribución se hicieron con datos históricos sin tomar en cuenta dos cosas importantes: la dinámica propia de las especies y por consiguiente de las áreas de distribución (aunque el periodo de tiempo comprendido, menos de dos siglos, no es un intervalo demasiado grande y se puede suponer cierta estasis de éstas), y el cambio de uso de suelo y vegetación, el cual definitivamente afecta la distribución de las especies. Para herpetofauna mexicana hay pocos trabajos que muestran cambios en la composición y densidad poblacional en anfibios, sin embargo, éstos son superficiales (Parra-Olea *et al.* 1999; Lips *et al.* 2004). Por eso, es muy importante resaltar que los patrones encontrados tanto de riqueza como endemismos, son patrones históricos. Por lo anterior hacen falta más estudios sobre la permanencia de de las poblaciones en ambientes con cambio de uso de suelo y/o fragmentados, para poder hacer inferencias contundentes sobre los patrones de diversidad y endemismo actuales.

Conclusiones

Los patrones de riqueza de especies y de endemidad de los anfibios y reptiles de México han sido estudiados desde hace mucho tiempo y cada investigación realizada ha ido contribuyendo al conocimiento y conservación de estos dos grupos. El nivel de información taxonómica, biogeográfica y sobre todo la integración de información acerca de las recolectas de las especies ha avanzado significativamente en los últimos años. Lo anterior, aunado a las nuevas herramientas como el modelado de las áreas de distribución de las especies, ha permitido que el día de hoy sea posible contar con información más completa y que permita re-analizar los patrones de diversidad y de endemidad desde nuevas perspectivas.

En este trabajo se ha incorporado un elemento clave en este volver a mirar los patrones de diversidad y de endemidad de la herpetofauna de México. Este es uno de los aportes fundamentales, ya que se trata de la primera vez que se considera el efecto de la escala en los patrones observados de manera explícita y sistemática. Con este enfoque se han encontrado resultados que sobresalientes como son: 1) Sólo a escalas gruesas se puede hablar de un patón latitudinal tanto en anfibios y reptiles, en escalas finas ninguna de las explicaciones propuestas se cumplen; 2) En ambos grupos las

áreas de mayor endemismo se encuentran en tierras de altitud media en el centro-sur de la República y, en general no son las mismas zonas; 3) Mientras que en anfibios existe una buena correlación entre riqueza y endemismo, en reptiles es prácticamente inexistente, lo cual indicaría que en anfibios los mismos factores causan ambos patrones, pero en reptiles son distintos los factores causales; 4) La escala a la que se realicen los análisis es de suma importancia como se puede observar en los resultados, ya que si no se tiene cuidado se puede incurrir en falsas inferencias.

Entender los patrones, sus causas y consecuencias, es fundamental para entender tanto los procesos evolutivos (especiación), como los procesos ecológicos (sucesión, desarrollo de la comunidad), así como la dispersión y la persistencia de las especies (Levin, 1992). Hay que subrayar que los resultados de estos análisis muestran la importancia de hacer los análisis a diferentes escalas o a una escala adecuada que sea acorde con el objetivo del estudio (Rodríguez y Vázquez-Domínguez, 2003). Finalmente es de suma importancia no suponer que los patrones son similares en las distintas escalas, es decir, que lo que pasa a escalas más gruesas va pasar a escalas más finas y viceversa, esto es vital para cualquier planteamiento teórico y sobre todo para concebir planes efectivos de conservación.

Literatura citada

- AmphibiaWeb: Information on amphibian biology and conservation. 2006. Berkeley, California: AmphibiaWeb. Available: <http://amphibiaweb.org/>.
- Arellano, L. y G. Halfter 2003. Gamma Diversity: Derived from and a determinant of alfa diversity and beta diversity. An analysis of three tropical landscapes. *Acta Zoológica Mexicana* 90:27-76.
- Arita, H. 1997. The non-volant mammal fauna of México: species richness in a megadiverse country. *Biodiv. Cons.* 6: 787-695
- Arita, H. y P. Rodríguez. 2001. Ecología Geográfica y Macroecología. 63-80. En: Llorente B., J. & J. J. Morrone (Eds.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. CONABIO-Facultad de Ciencias, UNAM. México. 277p.
- Arita, H. y P. Rodríguez. 2004. Local-Regional relationships and the geographical distribution of species. *Global Ecology and Biogeography* 13: 15-21.
- Atrill, M. J., R. Stafford y A. A. Rowden. 2001. Latitudinal diversity patterns in estuarine tidal flats: indications of global cline. *Ecography* (24) 3: 318- 324.
- Blackburn, T. M. y K. J. Gaston. 1997. The relationship between the geographic area and the latitudinal gradient in species richness in the New World birds. *Evolutionary Ecology* 11: 195-204.
- Blair, R. 2004. The effect of urban sprawl on birds at multiple level of biological organization. *Ecology and Society*. 9(5):1-21.
- Bojórquez-Tapia, L. A., I. Azuara, E. Ezcurra y O. Flores-Villela. Identifying conservation priorities in Mexico through geographic information systems and modelling. *Ecological Applications* 5(1): 215-231.
- Brown, J. H. y M. V. Lomolino. 1998. *Biogeography*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland. 691 pp.
- Bueno-Hernandez y Llorente-Bousquets. 2003. La obra biogeográfica de Alfred Russel Wallace. Parte 1: Su viaje a la amazonía y sus primeras ideas sobre distribución. 29-38 pp. En: Morrone, J. J. & J. Llorente B. (eds). *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. CONABIO-Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Caley, M. J. y D. Schluter. 1997. The relationship between local and regional diversity. *Ecology* 78(1): 70-80.
- Campbell, J. A. 1984. A new species of *Abronia* (Sauria: Anguidae) with comments on the herpetography of the highlands of southern Mexico. *Herpetologica* 40 (4): 373-381.
- Ceballos G. y P. Rodríguez. 1993. Diversidad y conservación de los mamíferos de México: II. Patrones de endemidad. 87-108 p. En: Medellín, R.A. y G. Ceballos (Eds.). *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. México.
- Ceballos, G., R. A. Medellín y P. Rodríguez. 1998. Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: mammalian diversity, endemity and endangerment. *Ecological Applications*. 8: 8-17.
- Colwell, R. K. y Lees, D. C., 2000. The mid-domain effect: geometric constrains on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 15(2): 70-76.
- Colwell, R. K., C. Rahbek y N. J. Gotelli. The mid-domain effect and the species richness pattern: what have we learned so far? *The american naturalist* 163 (3): 1-23.
- Fa, J. E. y L. M. Morales. 1993. Patterns of mammalian diversity of Mexico. 319-361 p. En: Ramamoorthy, T. P., A. Bye, A. Lot y J. E. Fa (Eds.). *The biological diversity in Mexico, origins and distribution*. Oxford University Press.
- Flores-Villela, O. A. 1991. *Análisis de la distribución de la herpetofauna de México*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. UNAM. 269 pp.
- Flores-Villela, O. A. 1993. Herpetofauna of México: Distribution and Endemism. 253-281 p. En: Rammamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (Eds.) *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford University Press, New York.
- Flores-Villela, O. A. y L. Canseco-Márquez. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana*. 20(2): 115-144.
- Flores-Villela, O. A. y L. Canseco-Márquez. Más cambios para México. En prep.
- Flores-Villela, O. A. & P. Gerez. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso de suelo. CONABIO-UNAM, México.

- Flores-Villela, O. A. e I. Goyenechea. 2003. Patrones de distribución de anfibios y reptiles en México. 289-296 p. En: Morrone, J. J. & J. Llorente B. (eds). Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. CONABIO-Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Flores-Villela, O. A., H. M. Smith y D. Chizar. 2004. The history of herpetological exploration in Mexico. *Bonner zoologische Beiträge*. 311-335.
- Frost, D. R. 2004. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 3.0 (22 August, 2004). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Gaston, K.J., T.M. Blackburn y J.I. Spicer. 1998. Rapoport's rule: time for an epitaph? *TREE* 13 (2):70-74.
- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75: 1-34.
- H-Acevedo, D. y D. J. Currie. 2003. Does climate determine broad-scale patterns of species richness? A test of the causal link by natural experiment. *Global Ecology and Biogeography*. 12: 461-473.
- Hillebrand, H. 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist*. 163: 192-211.
- Hutchinson, G. E. 1953. The concept of pattern in ecology. *Proceedings of the academy of the natural science of Philadelphia*. 105: 1 - 12.
- Iturralde-Vinent, M.A. y R. D. E. MacPhee. 1999. Paleogeography of the Caribbean region: implications for cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 238: 1-95.
- Jetz, W. y C. Rahbek. 2001. Geometric constraints explain much of the richness pattern in African birds. *PNAS* 8 (10): 5661-5666.
- Lamoreux J. F., J. C. Morrison, T. H. Ricketts, D. M. Olson, E. Dinerstein, M. W. McKnight y H. H. Shugart. 2006. Global tests of biodiversity concordance and the importance of endemism. *Nature* 440: 212-214.
- Lee, J. C. 1980. An ecogeographic analysis of the herpetofauna of the Yucatan Peninsula. *Miscellaneous Publications of the University Kansas Museum of Natural History*. 67: 1-75.
- Levin, S. A. 1992. The problem of a pattern and scale in ecology. *Ecology* 73(6): 1943-1967.
- Levin, S. A. 2000. Multiple scales and maintenance of biodiversity. *Ecosystems*. 3: 498-506.
- Lips, K. R., J. R. Mendelson III, A. Muñoz-Alonso, L. Canseco-Márquez y D. G. Mulcahy. 2004. Amphibian population declines in montane southern Mexico: resurveys in historical localities. *Biological Conservation*. 119: 555-564.
- McKenney, M. L. 2002. Urbanization, Biodiversity, and Conservation. *BioScience* 52(10): 883-890.
- Murguía, M. 2005. La estadística espacial como herramienta de análisis de la biodiversidad. Capítulo 5. 63-72p. En: G. Halfpeter, J. Soberón, P. Koleff, and A. Melic (Eds). *Sobre Diversidad Biológica: El Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gama*. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. 242 p.
- Ochoa-Ochoa, L. y O. Flores-Villela. 2006. Áreas de diversidad y endemismo de la herpetofauna mexicana. UNAM-CONABIO. México, D.F. 211 p.
- Ochoa-Ochoa, L., Munguía, M., Lira, A., y P. Rodríguez. Patrones longitudinales de Beta: Implicaciones en la conservación. Manuscrito.
- Olson, D.M., E. Dinerstein, E. C. Wikramanayake, N. D. Burgess, G. V. N. Powell, E. C. Underwood, J. A. D'Amico, I. Itoua, H. E. Strand, J. C. Morrison, C. J. Loucks, T. F. Allnut, T. H. Ricketts, Y. Kura, J. F. Lamoreux, W. W. Wettengel, P. Hedao y K. R. Kassem. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A new map of life. *Bioscience* 51(11): 933-938.
- Parra-Olea, G., M. García-París y D. Wake. 1999. Status of some populations of Mexican salamanders (Amphibia: Plethodontidae). *Revista de Biología Tropical*. 47(1-2): 217-223.
- Peterson, A. T., O. A. Flores-Villela, L. S. León-Paniagua, J. E. Llorente-Bousquets, M. A. Luis-Martínez, A. G. Navarro-Sigüenza, M. G. Torres-Chávez & I. Vargas-Fernández. 1993. Conservation Priorities in Mexico: moving up in the world. *Biodiversity Letters* 1:33-38.
- Peterson, A. T. y A. Navarro-Sigüenza, & H. Benítez-Díaz. 1998. The need for continued scientific collecting: a geographic analysis of Mexican bird specimens. *Ibis*, 140:288-294.
- Pianka, E. R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity a review of concepts. *American Naturalist* (100): 33-46.
- Pimm, S. L. y J. H. Brown. 2004. Domains of Diversity. *Nature* 304: 831-833.

- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species richness patterns. *Ecology Letters* 8: 224-239.
- Rapoport, E. H. 1982. *Areography: geographical strategies of species*. Pergamon, Oxford.
- Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7: 1-15.
- Ricklefs, R. E. y Schluter, D. 1993. *Species diversity in ecological communities*. Chicago Press, Chicago.
- Rodríguez, P. y E. Vázquez-Domínguez. 2003. Escalas y Diversidad de Especies. 109-114 p. En: En: Morrone, J. J. & J. Llorente B. (Eds). *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. CONABIO-Facultad de Ciencias, UNAM. México. 307 p.
- Rosenzweig, M. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, England. 436 pp.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos*, 65, 514-527.
- Rugiero, A. 2001. Interacciones entre la biogeografía ecológica y la macroecología: aportes para comprender los patrones espaciales en la diversidad biológica. 81-94 p. En: Llorente B., J. & J. Morrone (eds). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. CONABIO-Facultad de Ciencias, UNAM. México. 277p.
- Savage, J. M. 1973. The geographic distribution of frogs: patterns and predictions. 351-445 p. En: J. L. Vial (Ed.) *Biology of anurans*. University of Missouri Press.
- Smith, H. M y R. B. Smith. 1976. *Synopsis of the herpetofauna of Mexico*. Augusta, W. V.: Eric Lundemberg.
- Soberón, J., J. Llorente & L. Oñate. 2000. The use of specimen label databases for conservation purposes: An example using Mexican Papilionid and Pierid butterflies. *Biodiversity and Conservation* 9:1441-1446.
- Stevens, G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist* 133: 240-256.
- Stockwell D.R.B. y D. Peters 1999. The GARP Modeling System: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science* 13:2 143-158.
- Tellez, O. 2004. *Coberturas Climáticas para México*. UBIPRO, Fes. Iztacala.
- Trejo, I. 2005. Análisis de la diversidad de la selva baja caducifolia en México, Cap. 9: 111- 122 p. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff, and A. Melic (Eds). *Sobre Diversidad Biológica: El Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gama*. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. 242 p.
- Uetz, P. 2006. The European Molecular Biology Laboratory (EMBL) reptile database. <http://www.embl-heidelberg.de/~uetz/LivingReptiles.html>
- Wake, D. B., T. J. Papenfuss y J. F. Lynch. 1992. Distribution of salamanders along elevational transects in Mexico and Guatemala. *Tulane studies in zoology and botany, supplementary publication* 1: 303- 319.
- Wallace, A. R. 1876. *The geographical distribution of animals. With a study of the relations of living an extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface*. New York, Harper and Brothers.
- West, R. C. 1971. The natural regions of middle America. En: Wauchope R. (Ed). *Handbook of middle American Indies*. 1: 363-383. University Texas Press.
- Whittaker, R. J. 1999. Scaling, energetics and diversity. *Nature*. 401: 865-866.
- Whittaker, R. J., K. J. Willis, and R. Field. 2001. Scale and species richness: toward a general hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28:453-470.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.
- Willis, K.J. y R. J. Whittaker. 2000. The refugial debate. *Science*, 287: 1406-1407.

Apéndice 1.

Lista de colecciones y número de registros que contiene la base de datos utilizada.

Nombre De La Colección	SIGLAS	Registros
American Museum Of Natural History	ANMH	24999
Arizona State University	ASU	2337
Auburn University Museum	AUM	7
California Academy Of Science	CAS	36626
Cambridge Museum	CM	6076
Cornell University	CU	63
Clemson University	CUSC	6
Instituto De Historia Natural, Chiapas	IHN	1967
James Ford Bell Museum Of Natural History, University Of Minnesota	JFBM	1591
KANSAS UNIVERSITY, Coleccion Of Herpetology	KU	28508
Los Angeles County Museum	LACM	15544
Louisiana State University Museum Of Zoology	LSUMZ	607
Harvard University Museum Of Comparative Zoology	MCZ	9768
Milwaukee Public Museum Vertebrate Zoology	MPM	567
Museo Civico Di Storia Naturale Di Genova 'Giacomo Doria'	MSNG	20
University Of California At Berkeley Museo Of Vertebrate Zoology	MVZ	27814
National Museum Of Natural History, Smithsonian Institution (Natural History Building)	NHB	61
Northeast Louisiana University Museum Of Zoology	NLU	1402
Royal Ontario Museum	ROM	1319
Southern Illinois University (Carbondale) University Museum	SIUC	277
Strecker Museum Baylor University	SMBU	1788
National Museum Of Natural History, Smithsonian Institution	USMN	19563
Saint Mary's University	SMU	4198
Sul Ross State University, Texas.	SRSU	988
Strecker Museum Baylor University	BC*	1756
Texas Natural History Collection, Texas Memorial Museum	TNHC	4068
University Of Colorado Museum	UCM	7688
University Of Michigan Museum Of Zoology	UMMZ	17530
University Of Illinois Museum Of Natural History	UIMNH	47295
University Of Oregon, Museum Of Zoology	UOMZ	1229
University Of Texas At Arlington	UTA	10514
University Of Texas At El Paso	UTEP	5350
Yale University Peabody Museum	YPM	167
Zoologische Staatssammlung Collection	ZSC	17
Field Museum Of Natural History	FMNH	37071
Texas Cooperative Wildlife Collection, Texas A & M University, Coleccion Herpetology	TCWC	21917
San Diego Natural History Museum	SDNHM	15644
University Of Arizona Museum Of Natural History	UAZM	18220
Florida Museum Of Natural History	FLMNH	5590
Brigham Young University	BYU	4157
British Museum	BM	2535
Museo De Zoología Facultad De Ciencias	MZFC	21333
Colección Nacional De Anfibios Y Reptiles, IB-UNAM	CNAR-IBH	14459
Comisión Nacional Para El Conocimiento Y Uso De La Biodiversidad	CONABIO	18669
Total		441305

Apéndice 2.

CLASE AMPHIBIA
ORDEN ANURA
FAMILIA BUFONIDAE

Bufo alvarius	si		Bufo marinus	si	
Bufo bocourti	si		Bufo marmoratus	si	E
Bufo boreas	si		Bufo mazatlanensis	si	E
Bufo californicus	si		Bufo mexicanus	si	E
Bufo campbelli	si		Bufo microscaphus	-	
Bufo canaliferus	si		Bufo nebulifer	si	
Bufo cavifrons	si		Bufo occidentalis	si	E
Bufo coccifer	si		Bufo perplexus	si	E
Bufo cognatus	si		Bufo pisinnus	si	
Bufo compactilis	si	E	Bufo punctatus	si	
Bufo cristatus	si	E	Bufo retiformis	si	
Bufo cycladen	si		Bufo speciosus	si	
Bufo debilis	si		Bufo spiculatus	si	E
Bufo gemmifer	si	E	Bufo tacanensis	si	
Bufo kelloggi	si	E	Bufo tutelarius	si	
Bufo luetkeni	si		Bufo valliceps	si	
Bufo macrocristatus	si		Bufo woodhousei	si	
FAMILIA CENTROLLENIDAE					
Hyalinobatrachium fleischmanni	si				
FAMILIA HYLIDAE					
Acris crepitans	si		Plectrohyla calthula	si	E
Agalychnis callidryas	si		Plectrohyla calvicollina	si	E
Agalychnis moreleti	si		Plectrohyla celata	si	E
Anotheca spinosa	si		Plectrohyla cembra	si	E
Bromelohyla bromeliacea	si		Plectrohyla charadricola	si	E
Bromelohyla dendroscarta	si	E	Plectrohyla chryses	si	E
Charadrahyla altipotens	si	E	Plectrohyla crassa	si	E
Charadrahyla chaneque	si	E	Plectrohyla cyanomma	si	E
Charadrahyla nephila	si	E	Plectrohyla cyclada	si	E
Charadrahyla taeniopus	si	E	Plectrohyla guatemalensis	si	
Charadrahyla trux	si	E	Plectrohyla hartwegi	si	
Dendropsophus ebraccatus	si		Plectrohyla hazelae	si	E
Dendropsophus microcephalus	si		Plectrohyla ixil	si	
Dendropsophus robertmertensi	si		Plectrohyla labedactyla	si	E
Dendropsophus sartori	si	E	Plectrohyla lacertosa	si	E
Duellmanohyla chamulae	si	E	Plectrohyla matudai	si	
Duellmanohyla ignicolor	si	E	Plectrohyla mykter	si	E
Duellmanohyla schmidtorum	si	E	Plectrohyla pachyderma	si	E
Ecnomihyla echinata	si	E	Plectrohyla pentheter	si	E
Ecnomihyla miotympanum	si	E	Plectrohyla psarosema	si	E
Ecnomihyla valancifer	si	E	Plectrohyla pycnochila	si	E
Exerodonta abdivita	si	E	Plectrohyla robertsorum	si	E
Exerodonta bivocata	si	E	Plectrohyla sabrina	si	E
Exerodonta chimalapa	si	E	Plectrohyla sagorum	si	
Exerodonta juanita	si	E	Plectrohyla siopela	si	E
Exerodonta melanomma	si	E	Plectrohyla thorectes	si	E
Exerodonta pinorum	si	E	Pseudacris cadaverina	si	
Exerodonta smaragdina	si	E	Pseudacris clarkii	si	
Exerodonta sumichrasti	si	E	Pseudacris regilla	si	
Exerodonta xera	si	E	Ptychohyla acrochorda	si	E
Hyla arborea	si		Ptychohyla erythromma	si	E
Hyla arenicolor	si		Ptychohyla euthysanota	si	
Hyla euphorbiacea	si		Ptychohyla leonhardschultzei	si	E
Hyla eximia	si	E	Ptychohyla macrotympnum	si	
Hyla plicata	si	E	Ptychohyla zophodes	si	E
Hyla walkeri	si		Scinax staufferi	si	
Hyla wrightorum	si		Smilisca baudini	si	
Megastomatohyla mixe	si	E	Smilisca cyanosticta	si	
Megastomatohyla mixomaculata	si	E	Smilisca dentata	si	E

Megastomatohyala nubicola	si	E	Smilisca fodiens	si	
Megastomatohyala pelltita	si	E	Tlalocohyla godmani	si	E
Pachymedusa dacnicolor	si	E	Tlalocohyla loquax	si	
Plectrohyla acanthodes	si	E	Tlalocohyla picta	si	
Plectrohyla ameibothalame	si	E	Tlalocohyla smithii	si	E
Plectrohyla arborescandens	si	E	Trachycephalus venulosus	si	
Plectrohyla avia	si		Tripriion petasatus	si	
Plectrohyla bistincta	si	E	Tripriion spatulatus	si	E
FAMILIA LEPTODACTYLIDAE					
Eleutherodactylus alfredi	si		Eleutherodactylus omiltemanus	si	E
Eleutherodactylus amniscola	si		Eleutherodactylus palenque	si	E
Eleutherodactylus angustidigitorum	si	E	Eleutherodactylus pallidus	si	E
Eleutherodactylus augusti	si		Eleutherodactylus pelorus	si	E
Eleutherodactylus batrachylus	si	E	Eleutherodactylus pipilans	si	
Eleutherodactylus berkenbuschi	si	E	Eleutherodactylus planirostris	si	
Eleutherodactylus brocchi	si		Eleutherodactylus polymniae	si	E
Eleutherodactylus cystignathoides	si		Eleutherodactylus pozo	si	E
Eleutherodactylus decoratus	si	E	Eleutherodactylus pygmaeus	si	
Eleutherodactylus dennisi	si	E	Eleutherodactylus rhodopis	si	E
Eleutherodactylus dilatatus	si	E	Eleutherodactylus rubrimaculatus	si	
Eleutherodactylus dixoni	si	E	Eleutherodactylus rufescens	si	E
Eleutherodactylus galacticorhinus	si		Eleutherodactylus rugulosus	si	E
Eleutherodactylus glaucus	si	E	Eleutherodactylus rupinius	si	
Eleutherodactylus grandis	si	E	Eleutherodactylus sartori	si	E
Eleutherodactylus greggi	si		Eleutherodactylus saxatilis	si	E
Eleutherodactylus guerreroensis	si	E	Eleutherodactylus silvicola	si	E
Eleutherodactylus guttilatus	si		Eleutherodactylus spatulatus	si	E
Eleutherodactylus hobartsmithi	si	E	Eleutherodactylus stuarti	si	
Eleutherodactylus interorbitalis	si	E	Eleutherodactylus syristes	si	E
Eleutherodactylus laticeps	si		Eleutherodactylus syrrhopus	si	
Eleutherodactylus leprus	si		Eleutherodactylus tarahumaraensis	si	E
Eleutherodactylus lineatus	si		Eleutherodactylus taylori	si	E
Eleutherodactylus loki	si		Eleutherodactylus teretistes	si	E
Eleutherodactylus longipes	si	E	Eleutherodactylus uno	si	E
Eleutherodactylus marnockii	si		Eleutherodactylus verrucipes	si	E
Eleutherodactylus moutoni	si		Eleutherodactylus verruculatus	si	E
Eleutherodactylus maurus	si	E	Eleutherodactylus vocalis	si	E
Eleutherodactylus megalotympanum	si	E	Eleutherodactylus vulcani	si	E
Eleutherodactylus mexicanus	si	E	Eleutherodactylus xucanebi	si	
Eleutherodactylus modestus	si	E	Eleutherodactylus yucatanensis	si	E
Eleutherodactylus nitidus	si	E	Leptodactylus fragilis	si	
Eleutherodactylus nivicolimae	si	E	Leptodactylus melanonotus	si	
Eleutherodactylus occidentalis	si	E	Physalaemus pustulosus	si	
FAMILIA MICROHYLIDAE					
Gastrophryne elegans	si		Hypopachus barberi	si	
Gastrophryne olivacea	si		Hypopachus variolosus	si	
Gastrophryne usta	si				
FAMILIA RANIDAE					
Rana aurora	si		Rana montezumae	si	E
Rana berlandieri	si		Rana neovolcanica	si	E
Rana brownorum	si	E	Rana omiltemana	si	E
Rana catesbeiana	si		Rana psilonota	si	E
Rana chichicuahutla	si	E	Rana pueblae	si	E
Rana chiricahuensis	si		Rana pustulosa	si	E
Rana dunni	si	E	Rana sierramadrensis	si	E
Rana forreri	si		Rana spectabilis	si	E
Rana johni	si	E	Rana tarahumarae	si	
Rana lemosespinali	si	E	Rana tlaloci	si	E
Rana macroglossa	si		Rana vaillanti	si	
Rana maculata	si		Rana yavapaiensis	si	
Rana magnaocularis	si	E	Rana zweifeli	si	E
Rana megapoda	si	E			
FAMILIA RHINOPHRYNIDAE					
Rhinophrynus dorsalis	si				
FAMILIA SCAPHIOPODIDAE					
Scaphiopus couchi	si		Spea hammondi	si	
Spea bombifrons	si		Spea multiplicata	si	

Riqueza y Endemismo, ¿Cuestión de Escalas?

ORDEN CAUDATA					
FAMILIA AMBYSTOMATIDAE					
Ambystoma altamirani	si	E	Ambystoma lermaensis	si	E
Ambystoma amblycephalum	si	E	Ambystoma mexicanum	si	E
Ambystoma andersoni	si	E	Ambystoma ordinarium	si	E
Ambystoma bombypellum	si	E	Ambystoma rivularis	si	E
Ambystoma dumerili	si	E	Ambystoma rosaceum	si	E
Ambystoma flavipiperatum	si	E	Ambystoma taylori	si	E
Ambystoma granulosum	si	E	Ambystoma tigrinum	si	
Ambystoma leorae	si	E	Ambystoma velasci	si	E
FAMILIA PLETHODONTIDAE					
Aneides lugubris	si		Pseudoeurycea boneti*	si	
Batrachoseps attenuatus	-		Pseudoeurycea brunnata	si	
Batrachoseps major	si		Pseudoeurycea cephalica	si	E
Batrachoseps relictus	si		Pseudoeurycea cochranae	si	E
Bolitoglossa alberchi	si	E	Pseudoeurycea conanti	si	E
Bolitoglossa engelhardti	si		Pseudoeurycea firscheini	no	E
Bolitoglossa flavimembris	si		Pseudoeurycea gadovi	si	E
Bolitoglossa flaviventris	si		Pseudoeurycea galeanae	si	E
Bolitoglossa franklini	si		Pseudoeurycea gigantea	si	E
Bolitoglossa hartwegi	si		Pseudoeurycea goebeli	si	
Bolitoglossa hermosa	si	E	Pseudoeurycea juarezi	si	E
Bolitoglossa lincolni	si		Pseudoeurycea leprosa	si	E
Bolitoglossa macrinii	si	E	Pseudoeurycea longicauda	si	E
Bolitoglossa mexicana	si		Pseudoeurycea lynchi	si	E
Bolitoglossa mulleri	si		Pseudoeurycea maxima	si	
Bolitoglossa oaxacensis	si	E	Pseudoeurycea melanomolga	si	E
Bolitoglossa occidentalis	si		Pseudoeurycea mixcoatl	si	E
Bolitoglossa odonelli	-		Pseudoeurycea mixteca	si	
Bolitoglossa platyductyla	si	E	Pseudoeurycea mystax	si	E
Bolitoglossa riletii	si	E	Pseudoeurycea nahuacampatepetl	si	E
Bolitoglossa rostrata	si		Pseudoeurycea nigromaculata	si	E
Bolitoglossa rufescens	si		Pseudoeurycea praecellens	si	E
Bolitoglossa stuarti	si		Pseudoeurycea quetzalanensis	si	
Bolitoglossa veracrucis	si	E	Pseudoeurycea rex	si	
Bolitoglossa yucatanana	si	E	Pseudoeurycea robertsi	no	E
Bolitoglossa zapoteca	si	E	Pseudoeurycea ruficauda	si	
Chiropterotriton arboreus	si	E	Pseudoeurycea saltator	si	E
Chiropterotriton chiropterus	si	E	Pseudoeurycea scandens	si	E
Chiropterotriton chondrostega	si	E	Pseudoeurycea smithi	si	E
Chiropterotriton cracens	si	E	Pseudoeurycea tenchalli	si	E
Chiropterotriton dimidiatus	si	E	Pseudoeurycea teotepec	si	E
Chiropterotriton lavae	si	E	Pseudoeurycea tlahuicloh	si	E
Chiropterotriton magnipes	si	E	Pseudoeurycea tllilicxtil	si	
Chiropterotriton mosaueri	si	E	Pseudoeurycea unguidentis	si	E
Chiropterotriton multidentatus	si	E	Pseudoeurycea werleri	si	E
Chiropterotriton orculus	si	E	Thorius arboreus	si	E
Chiropterotriton priscus	si	E	Thorius aureus	si	E
Chiropterotriton terrestris	si	E	Thorius boreas	si	E
Cryptotriton adelos	si	E	Thorius dubitus	si	E
Cryptotriton alvarezdeltoroi	si	E	Thorius grandis	si	E
Dendrotriton megarhinus	si	E	Thorius infernalis	si	E
Dendrotriton xolocalcae	si	E	Thorius insperatus	si	E
Ensatina eschscholtzii	si		Thorius lunaris	si	E
Ixalotriton niger	si	E	Thorius macdougalli	si	E
Ixalotriton parvus	si	E	Thorius magnipes	si	E
Lineatriton lineolus	si	E	Thorius minutissimus	si	E
Lineatriton orchileucus	si	E	Thorius minydemus	si	E
Lineatriton orchimelas	si	E	Thorius munificus	si	E
Nyctanolis pernix	si		Thorius narismagnus	si	E
Oedipina elongata	si		Thorius narisovalis	si	E
Parvimolge townsendi	si	E	Thorius omiltemi	si	E
Pseudoeurycea ahuitzotl	si	E	Thorius papaloe	si	E
Pseudoeurycea altamontana	si	E	Thorius pennatulus	si	E
Pseudoeurycea amuzga	si	E	Thorius pulmonaris	si	E
Pseudoeurycea anitae	si	E	Thorius schmidti	si	E
Pseudoeurycea aquatica	si	E	Thorius smithi*	-	E

Pseudoeurycea aurantia*	-	E	Thorius spilogaster	si	E
Pseudoeurycea belli	si	E	Thorius troglodytes	si	E
FAMILIA SALAMANDRIDAE					
Notophthalmus meridionalis	si		Taricha torosa	si	
FAMILIA SIRENIDAE					
Siren intermedia	si				
ORDEN GYMNOPHIONA					
FAMILIA CAECILIIDAE					
Dermophis mexicanus	si		Dermophis oaxacae	si	E
CLASE REPTILIA					
ORDEN AMPHISBAENIA					
FAMILIA BIPEDIDAE					
Bipes biporus	si	E	Bipes tridactylus	si	E
Bipes canaliculatus	si	E			
ORDEN CROCODILIA					
FAMILIA ALLIGATORIDAE					
Caiman crocodylus	si				
FAMILIA CROCODYLIDAE					
Crocodylus acutus	si		Crocodylus moreleti	si	
ORDEN SAURIA					
FAMILIA ANGUIDAE					
Abronia bogerti	si	E	Barisia planifrons	si	E
Abronia chiszari	si	E	Barisia rudicollis	si	E
Abronia deppei	si	E	Celestus enneagrammus	si	E
Abronia fuscolabials	si	E	Celestus legnotus	si	E
Abronia graminea	si	E	Celestus rozellae	si	
Abronia leurolepis	si	E	Celestus ingridae	si	E
Abronia lythrochila	si	E	Elgaria cedrosensis	si	E
Abronia martindelcampoi	si	E	Elgaria kingi	si	
Abronia matudai	si	E	Elgaria multicarinata	si	
Abronia mitchelli	si	E	Elgaria nana	no	E
Abronia mixteca	si	E	Elgaria parva	no	E
Abronia oaxacae	si	E	Elgaria paucicarinata	si	E
Abronia ochoterenai	si	E	Elgaria usafa	no	E
Abronia ornelasi	si	E	Elgaria velazquezi	si	E
Abronia ramirezi	si	E	Gerrhonotus infernalis	si	
Abronia reidi	si	E	Gerrhonotus liocephalus	si	E
Abronia smithi	si	E	Gerrhonotus lugoi	si	E
Abronia taeniata	si	E	Gerrhonotus ophiurus	si	E
Anguis ceroni	si	E	Gerrhonotus parvus	si	
Anguis incomptus	si	E	Mesaspis antauges	si	E
Barisia ciliaris	si	E	Mesaspis gadovii	si	E
Barisia herrerae	si	E	Mesaspis juarezi	si	E
Barisia imbricata	si	E	Mesaspis moreleti	si	
Barisia jonesi	si	E	Mesaspis viridiflava	si	E
Barisia levicollis	si	E			
FAMILIA ANNIELLIDAE					
Anniella geronimensis	si	E	Anniella pulchra	si	
FAMILIA CORYTOPHANIDAE					
Basiliscus vittatus	si		Corytophanes percarinatus	si	
Corytophanes cristatus	si		Laemanctus longipes	si	
Corytophanes hernandezi	si		Laemanctus serratus	si	
FAMILIA CROTAPHYTIDAE					
Crotaphytus antiquus	si	E	Crotaphytus nebrius	si	
Crotaphytus collaris	si		Crotaphytus reticulatus	si	
Crotaphytus dickersonae	si	E	Crotaphytus vestigium	si	
Crotaphytus grismeri	si	E	Gambelia copeii	si	
Crotaphytus insularis	si		Gambelia wislizenii	si	
FAMILIA DIBAMIDAE					
Anelytropsis papillosus	si	E			
FAMILIA EUBLEPHARIDAE					
Coleonyx brevis	si		Coleonyx reticulatus	si	
Coleonyx elegans	si		Coleonyx switaki	si	
Coleonyx fasciatus	si	E	Coleonyx variegatus	si	
Coleonyx gypsicolus	si	E			
FAMILIA GEKKONIDAE					

Riqueza y Endemismo, ¿Cuestión de Escalas?

<i>Aristelliger georgeensis</i>	si		<i>Phyllodactylus muralis</i>	si	E
<i>Gehyra mutilata</i>	si		<i>Phyllodactylus partidus</i>	no data	E
<i>Gonatodes albugularis</i>	si		<i>Phyllodactylus paucituberculatus</i>	si	E
<i>Hemidactylus frenatus</i>	si		<i>Phyllodactylus santacruzensis</i>	si	
<i>Hemidactylus mabouia</i>	si		<i>Phyllodactylus tinklei</i>	no data	
<i>Hemidactylus turcicus</i>	si		<i>Phyllodactylus tuberculosus</i>	si	
<i>Peropus mutilatus</i>	si		<i>Phyllodactylus unctus</i>	si	E
<i>Phyllodactylus angelensis</i>	si		<i>Phyllodactylus xanti</i>	si	E
<i>Phyllodactylus bordai</i>	si	E	<i>Sphaerodactylus argus</i>	si	
<i>Phyllodactylus bugastrolepis</i>	si	E	<i>Sphaerodactylus glaucus</i>	si	
<i>Phyllodactylus davisi</i>	si	E	<i>Sphaerodactylus lineolatus</i>	si	
<i>Phyllodactylus delcampoi</i>	si	E	<i>Sphaerodactylus millepunctatus</i>	si	
<i>Phyllodactylus duellmani</i>	si	E	<i>Sphaerodactylus molei</i>	si	
<i>Phyllodactylus homolepidurus</i>	si	E	<i>Thecadactylus rapicaudus</i>	si	
<i>Phyllodactylus lanei</i>	si	E			
FAMILIA GYMNOPHTLAMIDAE					
<i>Gymnophthalmus speciosus</i>	si				
FAMILIA HELODERMATIDAE					
<i>Heloderma horridum</i>	si		<i>Heloderma suspectum</i>	si	
FAMILIA IGUANIDAE					
<i>Ctenosaura acanthura</i>	si	E	<i>Ctenosaura similis</i>	si	
<i>Ctenosaura alfredschmidti</i>	si	E	<i>Dipsosaurus catalinensis</i>	si	E
<i>Ctenosaura clarki</i>	si	E	<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	si	
<i>Ctenosaura conspicuosa</i>	si	E	<i>Iguana iguana</i>	si	
<i>Ctenosaura defensor</i>	si	E	<i>Sauromalus ater</i>	si	E
<i>Ctenosaura hemilopha</i>	si	E	<i>Sauromalus hispidus</i>	si	E
<i>Ctenosaura macrolopha</i>	si	E	<i>Sauromalus klauberi</i>	si	E
<i>Ctenosaura nolascentis</i>	no data	E	<i>Sauromalus slevini</i>	si	E
<i>Ctenosaura oxacana</i>	si	E	<i>Sauromalus varius</i>	si	E
<i>Ctenosaura pectinata</i>	si	E			
FAMILIA PHRYNOSOMATIDAE					
<i>Callisaurus draconoides</i>	si		<i>Sceloporus magister</i>	si	
<i>Cophosaurus texanus</i>	si		<i>Sceloporus marmoratus</i>	si	
<i>Holbrookia approximans</i>	si		<i>Sceloporus megalepidurus</i>	si	E
<i>Holbrookia elegans</i>	si		<i>Sceloporus melanorhinus</i>	si	
<i>Holbrookia lacerata</i>	si		<i>Sceloporus merriami</i>	si	
<i>Holbrookia maculata</i>	si		<i>Sceloporus minor</i>	si	E
<i>Holbrookia propinqua</i>	si		<i>Sceloporus monserratisensis</i>	si	
<i>Petrosaurus mearnsi</i>	si		<i>Sceloporus mucronatus</i>	si	E
<i>Petrosaurus repens</i>	si	E	<i>Sceloporus nelsoni</i>	si	E
<i>Petrosaurus slevini</i>	si	E	<i>Sceloporus oberon</i>	si	E
<i>Petrosaurus thalassinus</i>	si	E	<i>Sceloporus occidentalis</i>	si	
<i>Phrynosoma asio</i>	si		<i>Sceloporus ochoterenae</i>	si	E
<i>Phrynosoma blainvillii</i>	si		<i>Sceloporus olivaceus</i>	si	
<i>Phrynosoma braconnieri</i>	si	E	<i>Sceloporus olloporus</i>	si	
<i>Phrynosoma cerroense</i>	si		<i>Sceloporus orcutti</i>	si	
<i>Phrynosoma cornutum</i>	si		<i>Sceloporus ornatus</i>	si	E
<i>Phrynosoma coronatum</i>	si		<i>Sceloporus palaciosi</i>	si	E
<i>Phrynosoma ditmarsii</i>	si	E	<i>Sceloporus parvus</i>	si	E
<i>Phrynosoma hernandesi</i>	si		<i>Sceloporus pictus</i>	si	
<i>Phrynosoma m'calli</i>	si		<i>Sceloporus poinsetti</i>	si	
<i>Phrynosoma modestum</i>	si		<i>Sceloporus pyrocephalus</i>	si	E
<i>Phrynosoma orbiculare</i>	si	E	<i>Sceloporus salvini</i>	si	E
<i>Phrynosoma platyrhinos</i>	si		<i>Sceloporus samcolemanni</i>	si	E
<i>Phrynosoma solare</i>	si		<i>Sceloporus scalaris</i>	si	
<i>Phrynosoma taurus</i>	si	E	<i>Sceloporus scitulus</i>	si	
<i>Phrynosoma wigginsi</i>	si		<i>Sceloporus serrifer</i>	si	
<i>Sceloporus acanthinus</i>	si		<i>Sceloporus siniferus</i>	si	
<i>Sceloporus adleri</i>	si	E	<i>Sceloporus slevini</i>	si	E
<i>Sceloporus aeneus</i>	si	E	<i>Sceloporus smaragdinus</i>	si	
<i>Sceloporus anahuacus</i>	si	E	<i>Sceloporus smithi</i>	si	E
<i>Sceloporus angustus</i>	si	E	<i>Sceloporus spinosus</i>	si	E
<i>Sceloporus asper</i>	si	E	<i>Sceloporus squamosus</i>	si	
<i>Sceloporus bicanthalis</i>	si	E	<i>Sceloporus stejnegeri</i>	si	E

Sceloporus bulleri	si	E	Sceloporus subpictus	si	E
Sceloporus carinatus	si		Sceloporus sugillatus	si	E
Sceloporus cautus	si	E	Sceloporus taeniocnemis	si	
Sceloporus chaneysi	si	E	Sceloporus tanneri	si	E
Sceloporus chrysostictus	si		Sceloporus torquatus	si	E
Sceloporus clarki	si		Sceloporus undulatus	si	
Sceloporus couchi	si	E	Sceloporus utiformis	si	E
Sceloporus cowlesi	si		Sceloporus vandenburgianus	si	
Sceloporus cozumelae	si	E	Sceloporus variabilis	si	
Sceloporus cryptus	si	E	Sceloporus virgatus	si	
Sceloporus cyanostictus	si	E	Sceloporus zosteromus	si	E
Sceloporus dugesi	si	E	Uma exsul	si	E
Sceloporus edwardtaylori	si	E	Uma notata	si	
Sceloporus exsul	si	E	Uma parapygas	si	E
Sceloporus formosus	si	E	Uma rufopunctata	si	
Sceloporus gadoviae	si	E	Urosaurus auriculatus	si	E
Sceloporus goldmani	si	E	Urosaurus bicarinatus	si	E
Sceloporus grammicus	si		Urosaurus clarionensis	si	E
Sceloporus grandaevus	si	E	Urosaurus gadovi	si	E
Sceloporus halli	si	E	Urosaurus graciosus	si	
Sceloporus heterolepis	si	E	Urosaurus lahtelai	si	E
Sceloporus horridus	si	E	Urosaurus nigricaudus	si	E
Sceloporus hunsakeri	si	E	Urosaurus ornatus	si	
Sceloporus insignis	si	E	Uta concinna	si	E
Sceloporus internasalis	si	E	Uta encantadae	no	E
Sceloporus jalapae	si	E	Uta lowei	no	E
Sceloporus jarrovi	si		Uta mannophora	si	E
Sceloporus lemosespinalis	si	E	Uta nolascensis	si	E
Sceloporus licki	si	E	Uta palmeri	no	E
Sceloporus lineatulus	si	E	Uta squamata	si	E
Sceloporus lundelli	si		Uta stansburiana	si	
Sceloporus macdougalli	si	E	Uta tumidarostra	no	E
Sceloporus maculosus	si	E			
FAMILIA POLYCHROTIDAE					
Anolis allisoni	si		Anolis megapholidotus	si	E
Anolis alvarezdeltoroi	si	E	Anolis microlepidotus	si	E
Anolis anisolepis	si	E	Anolis milleri	si	E
Anolis baccatus	si	E	Anolis naufragus	si	E
Anolis barkeri	si	E	Anolis nebuloides	si	E
Anolis biporcatus	si		Anolis nebulosus	si	E
Anolis breedlovei	si	E	Anolis omiltemanus	si	E
Anolis capito	si		Anolis parvicirculatus	si	E
Anolis carolinensis	si		Anolis pentaprion	si	
Anolis compressicaudus	si	E	Anolis petersi	si	
Anolis crassulus	si		Anolis polyrhachis	si	E
Anolis cumingii	no	E	Anolis pygmaeus	si	E
Anolis cuprinus	si	E	Anolis quercorum	si	E
Anolis cymbops	si	E	Anolis rodriguezi	si	
Anolis dollfusianus	si		Anolis rubiginosus	si	
Anolis duellmani	si	E	Anolis sagrei	si	
Anolis dunni	si	E	Anolis schiedei	si	E
Anolis forbesi	si	E	Anolis schmidti	si	E
Anolis gadovi	si	E	Anolis sericeus	si	
Anolis hobartsmithi	si	E	Anolis serranoi	si	
Anolis isthmicus	si	E	Anolis simmonsii	si	E
Anolis laevis	si		Anolis subocularis	si	E
Anolis lemuringus	si		Anolis taylori	si	E
Anolis liogaster	si	E	Anolis tropidonotus	si	
Anolis macrinii	si	E	Anolis uniformis	si	
Anolis matudai	si	E	Anolis utowanae	si	E
FAMILIA SCINCIDAE					
Mabuya brachypoda	si		Plestiodon ochoteranae	si	E
Mesoscincus altamirani	si	E	Plestiodon parviauriculatus	si	E
Mesoscincus schwartzei	si		Plestiodon parvulus	si	E
Plestiodon brevirostris	si	E	Plestiodon skiltonianus	si	
Plestiodon colimensis	si	E	Plestiodon sumichrasti	si	
Plestiodon copei	si	E	Plestiodon tetragrammus	si	

Riqueza y Endemismo, ¿Cuestión de Escalas?

Plestiodon dugesi	si	E	Scincella assata	si	
Plestiodon fasciatus	si		Scincella caudaequinae	si	
Plestiodon gilberti	si		Scincella cherriae	si	
Plestiodon lagunensis	si	E	Scincella gemmingeri	si	
Plestiodon lynxe	si	E	Scincella incerta	si	
Plestiodon multilineatus	si	E	Scincella lateralis	si	
Plestiodon multivirgatus	si		Scincella silvicola	si	E
Plestiodon obsoletus	si				
FAMILIA TEIIDAE					
Ameiva festiva	si		Aspidoscelis hyperythra	si	
Ameiva undulata	si		Aspidoscelis inornata	si	
Aspidoscelis alpina	si		Aspidoscelis labialis	si	E
Aspidoscelis angusticeps	si		Aspidoscelis laredoensis	si	
Aspidoscelis bacatus	si	E	Aspidoscelis lineattissima	si	E
Aspidoscelis burti	si		Aspidoscelis marmorata	si	
Aspidoscelis calidipes	si	E	Aspidoscelis martyris	no	E
Aspidoscelis canus	si	E	Aspidoscelis maslini	si	
Aspidoscelis carmenensis	si	E	Aspidoscelis mexicana	si	E
Aspidoscelis catalinensis	si	E	Aspidoscelis motaguae	si	
Aspidoscelis ceralripes	si	E	Aspidoscelis opatae	si	E
Aspidoscelis ceralbensis	si	E	Aspidoscelis parvisocia	si	E
Aspidoscelis communis	si	E	Aspidoscelis perplexus	si	
Aspidoscelis costata	si	E	Aspidoscelis picta	si	E
Aspidoscelis cozumela	si		Aspidoscelis rodecki	si	E
Aspidoscelis danheimae	si	E	Aspidoscelis sacki	si	E
Aspidoscelis deppii	si		Aspidoscelis septemvittata	si	
Aspidoscelis espiritensis	si	E	Aspidoscelis sexilineata	si	
Aspidoscelis exsanguis	si		Aspidoscelis sonorae	si	
Aspidoscelis franciscensis	si	E	Aspidoscelis tessellata	si	
Aspidoscelis gularis	si		Aspidoscelis tigris	si	
Aspidoscelis guttata	si	E	Aspidoscelis uniparens	si	
FAMILIA XANTUSIIDAE					
Lepidophyma chicoasense	si	E	Lepidophyma radula	si	E
Lepidophyma dontomasi	si	E	Lepidophyma smithi	si	
Lepidophyma flavimaculatum	si		Lepidophyma sylvaticum	si	E
Lepidophyma gaigeae	si	E	Lepidophyma tarascae	si	E
Lepidophyma lineri	si	E	Lepidophyma tuxtlae	si	E
Lepidophyma lipetzi	si	E	Xantusia bolsonae	si	E
Lepidophyma lowei	si	E	Xantusia extorris	si	E
Lepidophyma micropholis	si	E	Xantusia henschawi	si	
Lepidophyma occulor	si	E	Xantusia sanchezi	si	E
Lepidophyma pajapanense	si	E	Xantusia vigilis	si	
FAMILIA XENOSAURIDAE					
Xenosaurus grandis	si		Xenosaurus phalaroanthereon	si	E
Xenosaurus huehuetla	si		Xenosaurus platyceps	si	E
Xenosaurus juarez	si		Xenosaurus rectocollaris	si	E
Xenosaurus newmanorum	si	E	Xenosaurus tejocote	si	
Xenosaurus penai	si	E			
ORDEN SERPENTES					
FAMILIA BOIDAE					
Boa constrictor	si		Charina trivirgata	si	
FAMILIA COLUBRIDAE					
Adelophis copei	si	E	Oxybelis fulgidus	si	
Adelophis foxi	si	E	Oxyrhopus petola	si	
Adelphicos latifasciatum	si	E	Pantherophis bairdi	si	
Adelphicos nigrilatum	si	E	Pantherophis emoryi	si	
Adelphicos quadrivirgatum	si		Phyllorhynchus browni	si	
Adelphicos sargii	si		Phyllorhynchus decurtatus	si	
Amastridium sapperi	si		Pituophis catenifer	si	
Arizona elegans	si		Pituophis deppei	si	E
Arizona pacata	si	E	Pituophis insulanus	no	E
Bogertophis rosaliae	si		Pituophis lineaticollis	si	
Bogertophis subocularis	si		Pituophis melanoleucus	si	
Chersodromus liebmani	si	E	Pituophis vertebralis	si	E
Chersodromus rubriventris	si	E	Pliocercus andrewsi	si	E
Chilomeniscus savagei	si	E	Pliocercus bicolor	si	E
Chilomeniscus stramineus	si	E	Pliocercus elapoides	si	

<i>Chionactis occipitalis</i>	si		<i>Pliocercus wilmarai</i>	si	E
<i>Chionactis palarostris</i>	si		<i>Pseudelaphe flavirufa</i>	si	
<i>Clelia scytalina</i>	si		<i>Pseudelaphe phaescens</i>	si	E
<i>Coluber constrictor</i>	si		<i>Pseudoficimia frontalis</i>	si	E
<i>Coniophanes alvarezzi</i>	si	E	<i>Pseudoleptodeira latifasciata</i>	si	E
<i>Coniophanes bipunctatus</i>	si		<i>Pseudoleptodeira uribei</i>	si	E
<i>Coniophanes fissidens</i>	si		<i>Pseustes poecilonotus</i>	si	
<i>Coniophanes imperialis</i>	si		<i>Rhadinaea bogertorum</i>	si	E
<i>Coniophanes lateritius</i>	si	E	<i>Rhadinaea cuneata</i>	si	E
<i>Coniophanes melanocephalus</i>	si	E	<i>Rhadinaea decorata</i>	si	
<i>Coniophanes meridanus</i>	si	E	<i>Rhadinaea forbesi</i>	si	E
<i>Coniophanes piceivittis</i>	si		<i>Rhadinaea fulvivittis</i>	si	E
<i>Coniophanes quinquevittatus</i>	si		<i>Rhadinaea gaigeae</i>	si	E
<i>Coniophanes sarae</i>	si	E	<i>Rhadinaea godmani</i>	si	
<i>Coniophanes schmidti</i>	si		<i>Rhadinaea hannsteini</i>	si	
<i>Conophis lineatus</i>	si		<i>Rhadinaea hesperia</i>	si	E
<i>Conophis morai</i>	si	E	<i>Rhadinaea kanalchutchan</i>	si	E
<i>Conophis pulcher</i>	si		<i>Rhadinaea kinkelini</i>	si	
<i>Conophis vittatus</i>	si	E	<i>Rhadinaea lachrymans</i>	si	
<i>Conopsis acuta</i>	si		<i>Rhadinaea laureata</i>	si	E
<i>Conopsis amphisticha</i>	si	E	<i>Rhadinaea macdougalli</i>	si	E
<i>Conopsis biserialis</i>	si	E	<i>Rhadinaea marcellae</i>	si	E
<i>Conopsis conica</i>	si	E	<i>Rhadinaea montana</i>	si	E
<i>Conopsis lineata</i>	si	E	<i>Rhadinaea myersi</i>	si	E
<i>Conopsis megalodon</i>	si	E	<i>Rhadinaea omiltemana</i>	si	E
<i>Conopsis nasus</i>	si	E	<i>Rhadinaea posadasi</i>	si	
<i>Cryophis hallbergi</i>	si	E	<i>Rhadinaea quinquelineata</i>	si	E
<i>Dendrophidion vinitor</i>	si		<i>Rhadinaea schistosa</i>	si	E
<i>Diadophis punctatus</i>	si		<i>Rhadinaea taeniata</i>	si	E
<i>Dipsas brevifacies</i>	si		<i>Rhadinophanes monticola</i>	si	E
<i>Dipsas gaigeae</i>	si	E	<i>Rhinocheilus etheridgei</i>	si	E
<i>Dryadophis cliffoni</i>	no	E	<i>Rhinocheilus lecontei</i>	si	
<i>Drymarchon melanurus</i>	si		<i>Salvadora bairdi</i>	si	E
<i>Drymobius chloroticus</i>	si		<i>Salvadora deserticola</i>	si	
<i>Drymobius margaritiferus</i>	si		<i>Salvadora grahamiae</i>	si	
<i>Enulius flavitorques</i>	si		<i>Salvadora hexalepis</i>	si	
<i>Enulius oligostichus</i>	si	E	<i>Salvadora intermedia</i>	si	E
<i>Eridiphas slevini</i>	si	E	<i>Salvadora lemniscata</i>	si	E
<i>Ficimia hardyi</i>	si	E	<i>Salvadora mexicana</i>	si	E
<i>Ficimia olivacea</i>	si	E	<i>Scaphiodontophis annulatus</i>	si	
<i>Ficimia publia</i>	si		<i>Senticolis triaspis</i>	si	
<i>Ficimia ramirezi</i>	si	E	<i>Sibon dimidiata</i>	si	
<i>Ficimia ruspator</i>	si	E	<i>Sibon linearis</i>	si	E
<i>Ficimia streckeri</i>	si		<i>Sibon nebulata</i>	si	
<i>Ficimia variegata</i>	si	E	<i>Sibon sanniola</i>	si	
<i>Geagras redimitus</i>	si	E	<i>Sonora aemula</i>	si	E
<i>Geophis anocularis</i>	si	E	<i>Sonora michoacanensis</i>	si	E
<i>Geophis bicolor</i>	si	E	<i>Sonora semiannulata</i>	si	
<i>Geophis blanchardi</i>	si	E	<i>Spilotes pullatus</i>	si	
<i>Geophis cancellatus</i>	si		<i>Stenorrhina degenhardti</i>	si	
<i>Geophis carinosus</i>	si		<i>Stenorrhina freminvillei</i>	si	
<i>Geophis chalybeus</i>	si	E	<i>Storeria dekayi</i>	si	
<i>Geophis dubius</i>	si	E	<i>Storeria hidalgoensis</i>	si	
<i>Geophis duellmani</i>	si	E	<i>Storeria storerioides</i>	si	E
<i>Geophis dugesi</i>	si	E	<i>Symphimus leucostomus</i>	si	E
<i>Geophis immaculatus</i>	si		<i>Symphimus mayae</i>	si	E
<i>Geophis incomptus</i>	si	E	<i>Sympholis lippiens</i>	si	E
<i>Geophis isthmicus</i>	si	E	<i>Tantalophis discolor</i>	si	E
<i>Geophis juarezi</i>	si	E	<i>Tantilla atriceps</i>	si	
<i>Geophis juliai</i>	si	E	<i>Tantilla bocourti</i>	si	E
<i>Geophis laticinctus</i>	si	E	<i>Tantilla briggsi</i>	si	E
<i>Geophis laticollaris</i>	si	E	<i>Tantilla calamarina</i>	si	E
<i>Geophis latifrontalis</i>	si	E	<i>Tantilla cascadae</i>	si	E
<i>Geophis maculiferus</i>	si	E	<i>Tantilla coronadoi</i>	si	E
<i>Geophis mutitorques</i>	si	E	<i>Tantilla cuniculator</i>	si	
<i>Geophis nasalis</i>	si		<i>Tantilla deppei</i>	si	E
<i>Geophis nigrocinctus</i>	si	E	<i>Tantilla flavilineata</i>	si	E

Riqueza y Endemismo, ¿Cuestión de Escalas?

Geophis omiltemanus	si	E	Tantilla gracilis	si	
Geophis petersi	si	E	Tantilla hobartsmithi	si	
Geophis pyburni	si	E	Tantilla impensa	si	
Geophis rhodogaster	si		Tantilla jani	si	
Geophis rostralis	si		Tantilla johnsoni	si	E
Geophis russatus	si	E	Tantilla moesta	si	
Geophis sallaei	si	E	Tantilla nigriceps	si	
Geophis semidoliatus	si	E	Tantilla oaxacae	si	E
Geophis sieboldi	si	E	Tantilla planiceps	si	
Geophis tarascae	si	E	Tantilla robusta	si	E
Gyalopion canum	si		Tantilla rubra	si	
Gyalopion quadrangulare	si		Tantilla schistosa	si	
Heterodon kennerlyi	si		Tantilla sertula	si	E
Hypsiglena gularis	no	E	Tantilla shawi	si	E
Hypsiglena torquata	si		Tantilla slavensi	si	E
Imantodes cenchoa	si		Tantilla striata	si	E
Imantodes gemmistratus	si		Tantilla tayrae	si	E
Imantodes tenuissimus	si	E	Tantilla triseriata	si	E
Lampropeltis alterna	si		Tantilla wilcoxi	si	
Lampropeltis catalinensis	si	E	Tantilla yaquia	si	
Lampropeltis getula	si		Tantillita brevissima	si	
Lampropeltis herrerae	si	E	Tantillita canula	si	
Lampropeltis knoblochi	si	E	Tantillita lintoni	si	
Lampropeltis mexicana	si	E	Thamnophis chrysocephalus	si	E
Lampropeltis pyromelana	si		Thamnophis conanti	si	E
Lampropeltis ruthveni	si	E	Thamnophis couchii	no	
Lampropeltis triangulum	si		Thamnophis cyrtopsis	si	
Lampropeltis zonata	si		Thamnophis elegans	si	
Leptodeira annulata	si		Thamnophis eques	si	
Leptodeira frenata	si		Thamnophis errans	si	E
Leptodeira maculata	si	E	Thamnophis exsul	si	E
Leptodeira nigrofasciata	si		Thamnophis fulvus	si	
Leptodeira punctata	si	E	Thamnophis godmani	si	E
Leptodeira septentrionalis	si		Thamnophis hammondii	si	
Leptodeira splendida	si	E	Thamnophis marcianus	si	
Leptophis ahaetulla	si		Thamnophis melanogaster	si	E
Leptophis diplotropis	si	E	Thamnophis mendax	si	E
Leptophis mexicanus	si		Thamnophis nigronuchalis	si	E
Leptophis modestus	si		Thamnophis postremus	si	E
Manolepis putnami	si	E	Thamnophis proximus	si	
Masticophis anthonyi	si	E	Thamnophis pulchrilatus	si	E
Masticophis aurigulus	si	E	Thamnophis rossmani	si	E
Masticophis barbouri	si	E	Thamnophis rufipunctatus	si	
Masticophis bilineatus	si		Thamnophis scalaris	si	E
Masticophis flagellum	si		Thamnophis scaliger	si	E
Masticophis girardi	si		Thamnophis sirtalis	si	
Masticophis lateralis	si		Thamnophis sumichrasti	si	E
Masticophis mentovarius	si		Thamnophis validus	si	E
Masticophis ruthveni	si		Tretanorhinus nigroluteus	si	
Masticophis schotti	si		Trimorphodon biscutatus	si	
Masticophis slevini	si	E	Trimorphodon tau	si	E
Masticophis taeniatus	si		Trimorphodon vilkinsonii	si	
Mastigodryas cliftoni	si	E	Tropidodipsas annulifera	si	E
Mastigodryas melanolomus	si		Tropidodipsas fasciata	si	E
Nerodia erythrogaster	si		Tropidodipsas fischeri	si	
Nerodia rhombifera	si		Tropidodipsas philippi	si	E
Ninia diademata	si		Tropidodipsas sartorii	si	
Ninia sebae	si		Tropidodipsas zweifeli	si	E
Ophedryx aestivus	si		Xenodon rabdocephalus	si	
Oxybelis aeneus	si				
FAMILIA ELAPIDAE					
Micruroides euryxanthus	si		Micrurus latifasciatus	si	
Micrurus bernadi	si	E	Micrurus limbatus	si	E
Micrurus bogerti	no data	E	Micrurus nebularis	si	E
Micrurus browni	si		Micrurus nigrocinctus	si	
Micrurus diastema	si		Micrurus pachecogili	si	E

Micrurus distans	si	E	Micrurus proximans	si	E
Micrurus elegans	si		Micrurus tener	si	
Micrurus ephippifer	si	E	Pelamis platurus	si	
Micrurus laticollaris	si	E			
FAMILIA LEPTOTYPHLOPIDAE					
Leptotyphlops bressoni	si	E	Leptotyphlops humilis	si	
Leptotyphlops dissectus	si		Leptotyphlops maximus	si	E
Leptotyphlops dulcis	si		Leptotyphlops myopicus	si	
Leptotyphlops goudoti	si				
FAMILIA LEPTOTYPHLOPIDAE					
FAMILIA TROPIDOPHEIDAE					
Exiliboa placata	si	E	Ungaliophis continentalis	si	
FAMILIA TYPHLOPIDAE					
Ramphotyphlops braminus	si		Typhlops tenuis	si	
Typhlops microstomus	si				
FAMILIA VIPERIDAE					
Agkistrodon bilineatus	si		Crotalus lepidus	si	
Agkistrodon contortrix	no		Crotalus lorenzoensis	no	E
Agkistrodon taylori	si	E	Crotalus mitchelli	si	
Atropoides mexicanus	si		Crotalus molossus	si	
Atropoides nummifer	si		Crotalus muertensis	no	E
Atropoides occiduus	si		Crotalus oreganus	si	
Atropoides olmec	si	E	Crotalus polystictus	si	E
Bothriechis aurifer	si		Crotalus pricei	si	
Bothriechis bicolor	si		Crotalus pusillus	si	E
Bothriechis rowleyi	si	E	Crotalus ravus	si	E
Bothriechis schlegeli	si		Crotalus scutulatus	si	
Bothrops asper	si		Crotalus simus	si	
Cerrophidion barbouri	si	E	Crotalus stejnegeri	si	E
Cerrophidion godmani	si		Crotalus tigris	si	
Cerrophidion petlalcalensis	si	E	Crotalus tortugensis	no	E
Cerrophidion tzotzilorum	si	E	Crotalus totonacus	si	
Crotalus angelensis	si	E	Crotalus transversus	si	E
Crotalus aquilus	si	E	Crotalus triseriatus	si	E
Crotalus atrox	si		Crotalus viridis	si	
Crotalus basiliscus	si	E	Crotalus willardi	si	
Crotalus catalinensis	si	E	Ophryacus melanurus	si	E
Crotalus cerastes	si		Ophryacus undulatus	si	E
Crotalus enyo	si	E	Porthidium dunni	si	E
Crotalus estebanensis	si	E	Porthidium hespere	si	E
Crotalus exsul	si	E	Porthidium nasutum	si	
Crotalus intermedius	si	E	Porthidium yucatanicum	si	E
Crotalus lannomi	si	E	Sistrurus catenatus	si	
ORDEN TESTUDINES					
FAMILIA BATAGURIDAE					
Actinemys marmorata	si		Rhinoclemmys pulcherrima	si	
Rhinoclemmys areolata	si		Rhinoclemmys rubida	si	E
FAMILIA CHELONIIDAE					
Caretta caretta	si		Lepidochelys kempii	si	
Chelonia mydas	si		Lepidochelys olivacea	si	
Eretmochelys imbricata	si				
FAMILIA CHELYDRIDAE					
Chelydra serpentina	si				
FAMILIA DERMATEMYDIDAE					
Dermatemys mawii	si				
FAMILIA DERMOCHELYIDAE					
Dermochelys coriacea	si				
FAMILIA EMYDIDAE					
Chrysemys picta	si		Trachemys gaigeae	si	
Pseudemys concinna	si		Trachemys nebulosa	si	E
Pseudemys gorzugi	si		Trachemys ornata	si	E
Terrapene coahuila	si	E	Trachemys scripta	si	
Terrapene mexicana	si		Trachemys taylori	si	E
Terrapene nelsoni	si	E	Trachemys yaquia	si	E
Terrapene ornata	si		Trachemys venusta	si	
Terrapene yucatanana	si				
FAMILIA KINOSTERNIDAE					

Riqueza y Endemismo, ¿Cuestión de Escalas?

Claudius angustatus	si		Kinosternon integrum	si	E
Kinosternon acutum	si		Kinosternon leucostomum	si	
Kinosternon alamosae	si	E	Kinosternon oaxacae	si	E
Kinosternon chimalhuaca	si	E	Kinosternon scorpioides	si	
Kinosternon creaseri	si	E	Kinosternon sonoriense	si	
Kinosternon durangoense	si	E	Staurotypus salvini	si	
Kinosternon flavescens	si		Staurotypus triporcatus	si	
Kinosternon herrerae	si	E	Sternotherus odoratus	si	
Kinosternon hirtipes	si				
FAMILIA LOXOCEMIDAE					
Loxocemus bicolor	si		Gopherus berlandieri	si	
Gopherus agassizi	si		Gopherus flavomarginatus	si	E
FAMILIA TRIONYCHIDAE					
Apalone ater	si		Apalone spinifera	si	

III

β de la Herpetofauna Mexicana

Toda la arquitectura se vuelve distante;
ocurió hace mil años, u ocurrirá dentro de mil años. *Ab ovum.*
Pero nosotros estamos aquí hoy, miramos el desorden gris de lo cotidiano
y no sabemos ver ni lo que ocurrió ni lo que ocurrirá,
sin darnos cuenta de que todo está ocurriendo siempre.

Introducción

México se encuentra en una posición privilegiada de diversidad no sólo en cuanto a herpetofauna. En anfibios y reptiles ocupa el segundo lugar a nivel mundial con 370 y 833 especies respectivamente (Flores-Villela y Canseco, 2004; ver capítulo II). También sobresale en diversidad en aves, mamíferos y plantas, por mencionar algunos de los grupos (Mittermeier *et al.* 1997; Rammamorthy *et al.* 1998). Hablar de la megadiversidad del país se ha vuelto la introducción de muchos estudios en ecología y biogeografía, sin embargo, pocos estudios se han enfocado en investigar los procesos involucrados en tal megadiversidad, y menos aún las escalas espaciales y temporales a las que operan estos procesos. ¿Qué es lo que hace a este territorio tan diverso? ¿Cuáles son los procesos involucrados detrás de esta riqueza? ¿Cuál o cuáles son las escalas a las que actúan? Estas son preguntas que atañen a un debate existente tanto en ecología como en biogeografía, cómo es que los procesos locales y regionales generan los patrones de diversidad en las diferentes escalas (Lawton, 1999; Whittaker *et al.* 2001; Arita y Rodríguez, 2001). Arellano y Halfter (2003) hacen hincapié en que los procesos ecológicos, a nivel local ejercen su mayor influencia, por ejemplo: estructuras del nicho, interacciones biológicas, variables ambientales; mientras que a nivel regional los aspectos biogeográficos y evolutivos son los más importantes: dispersión, extinción, especiación, por mencionar algunos. En la mesoescala todos los procesos determinan la diversidad biológica (Ricklefs y Schluter, 1993).

Una manera de estudiar la interacción entre los procesos antes mencionados es a través de la relación local-regional de la diversidad (Ricklefs, 1987; Arita y Rodríguez, 2004). La relación que existe entre las diversidades local y regional es sumamente estrecha pero de fácil aproximación. Todo comienza con definir una localidad y a su vez una región. Este punto ha tenido controversias que siguen sin resolverse. Halfter y Moreno (2005) mencionan que un sitio (o localidad) es el área mínima, en términos de espacio y tiempo, que tiene una muestra de un ensamble funcional o comunidad. Una región está determinada por procesos históricos en común. Rodríguez y Vázquez-Domínguez (2003) hacen una revisión y concluyen que 'la decisión de dónde termina una escala y empieza otra depende del grupo de estudio y de los objetivos del trabajo'.

Whittaker *et al.* (2001) mencionan al respecto que las escalas a las que la diversidad local, la tasa de recambio de especies y la diversidad regional operan, varían entre taxones, pues el objetivo de los estudios ecológicos y biogeográficos es captar de alguna manera la percepción de las especies de su ambiente y los procesos que influyen en la estructuración y distribución. Lo anterior es clave ya que un escarabajo, tiene una percepción distinta del ambiente que un halcón, y éste a su vez de una salamandra. Así, para bacterias una región puede ser un metro cuadrado y una localidad un centímetro cuadrado (Noguez *et al.* 2005) pero para mamíferos grandes o aves rapaces se puede hablar de una región de cientos de kilómetros y una localidad de pocos kilómetros (Arita y Rodríguez, 2002; Lira *et al.* 2006). La dificultad aumenta para definir las escalas local y regional cuando se trabaja con un grupo diverso, dentro del cual existe una gran variación en tamaños corporales o con distintos grupos, ya que dentro de las clases y entre clases puede haber variaciones sustanciales en cuanto al tamaño corporal, hábitos y por lo tanto, percepción del ambiente que les rodea. Tradicionalmente, el establecimiento de las escalas local-regional se ha basado en estudios previos de ámbito hogareño (*home range*) y capacidades de dispersión. Afortunadamente cada vez son más los trabajos en este ámbito para anfibios y reptiles (Bellis, 1965; Kleeberger y Werner, 1982; Semlitsch y Bodie, 2003; Parris, 2006, por citar

algunos), sin embargo, aún es difícil la extrapolación para todos los grupos, ya que varían desde decenas de metros hasta miles de kilómetros en tortugas marinas (Brown, 1993; Ernst y Barbour, 1989), y se vuelve complicado hacer comparaciones con otros reptiles o con anfibios.

La riqueza o número de especies que existen en una región determinada, ha sido denominada diversidad gamma (γ), depende principalmente de procesos históricos y evolutivos, el número de especies en una localidad ha sido llamado diversidad alfa (α) influenciada principalmente por procesos ecológicos (Arellano y Halfter, 2003). El grado de diferenciación entre una localidad y otra, es la tradicionalmente llamada diversidad beta (Whittaker, 1972). Esta última en su definición primaria no sólo tenía que ver con la substitución de especies entre localidades a lo largo de un gradiente sino también en la relación directa entre gamma y alfa (Whittaker, 1972). Para evitar confusiones se utilizará el término beta (β) como la tasa de recambio de especies (*species turnover*) y no como una diversidad, ya que es una medida adimensional relacionada matemáticamente con las diversidades alfa y gamma (Vellend, 2001).

En una región los componentes de la diversidad alfa y beta (α y β), pueden combinarse de distintas maneras para dar un mismo resultado: gamma (γ) (Wilson y Schmida, 1984; Koleff *et al.* 2003). Por ejemplo, cuando en una región determinada todas las localidades tienen comunidades muy ricas (casi todas las especies están en casi todos lados) es llamada región alfa, ya que éste es el componente que más aporta a la diversidad regional, en el caso opuesto cuando las localidades contienen comunidades con pocas especies (la mayoría de las especies se encuentra en pocas localidades) se le llama región beta, porque es este último componente, la tasa de recambio, el que más aporta a la diversidad regional (Arita y León-Paniagua, 1993; Rodríguez, 2006; Rodríguez *et al.* manuscrito).

Partiendo de lo anterior se puede observar que beta está estrechamente relacionada con las áreas de distribución de las especies, definidas como el espacio geográfico que ocupan (para mayor profundidad ver capítulo I), que se encuentran en la región bajo estudio, así, cuando el promedio de las áreas de distribución es grande, ésta es una región alfa, mientras que en una zona donde las especies tienen en promedio áreas de distribución pequeñas, se puede hablar de una región beta. Por lo tanto, el dato básico que se necesita para estudiar el recambio de especies es el área de distribución de las especies involucradas en la región (o ventana) de estudio, ya sea como puntos de recolecta, polígonos continuos estilo Hall (1981) o a través de retículas (Arita y Rodríguez, 2002) o áreas modeladas (Lira *et al.* 2006; Rodríguez *et al.* manuscrito).

En el país más del 60% de la herpetofauna mexicana tiene distribución restringida (Flores-Villela, 1991; Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006; ver Capítulo II). La hipótesis del México betadiverso, como una gran región beta, para explicar la gran diversidad que alberga ha sido planteada con anterioridad pero sólo para mamíferos (Rodríguez *et al.* 2003), se podría hablar también de un país betadiverso en herpetofauna. Por lo que en el territorio mexicano, donde el recambio de especies juega un papel de vital importancia, es necesario estudiar la estructura de la diversidad y los procesos que están detrás, a qué escala tienen su mayor influencia y las implicaciones que este arreglo puede tener ya sea para la conservación, manejo e incluso estudios posteriores de diversidad. Arita y Rodríguez (2001) mencionan que existen cuatro hipótesis que resolver con respecto a la tasa de recambio o β :

1. Beta debe ser mayor en zonas tropicales, dando como cierta la Regla de Rappoport para Norteamérica (Stevens, 1989). Las áreas de distribución promedio de las especies que habitan en lugares muy ricos son en promedio pequeñas, entonces en el sur de México se pueden esperar en general betas altas. Debido a que el recambio (β) es el inverso del promedio del área de distribución, en las zonas donde las áreas de distribución en promedio sean más pequeñas habrá un mayor recambio.

2. En áreas extensas beta debe tener valores grandes, Rosenzweig (1995) propone que áreas de mayor tamaño tienen probabilidades más altas de tener más tipos de hábitats y, por lo tanto, mayor número de especies asociadas a éstos. De hecho el principio central de la teoría evolutiva de la relación especies-área es: entre más área mayor especiación (bajo el supuesto que a mayor área mayor diversificación de hábitats; Losos y Schluter, 2000). Aunque el estudio lo realizaron con lagartijas del género *Anolis* en las Islas del Caribe es sumamente interesante la idea porque en el fondo tiene que ver con el espacio ecológico disponible a ser ocupado y ciertamente con la heterogeneidad ambiental y la percepción del grupo de estudio de ésta heterogeneidad. A mayor heterogeneidad mayor espacio ecológico (Capítulo I, Cuadro 1). Si lo anterior es cierto se espera encontrar mayor recambio en escalas grandes porque abarcan más territorio por unidad de muestreo.

3. A nivel regional beta debe estar asociada a la heterogeneidad ambiental. A nivel local se asocia a las discontinuidades de hábitats y a procesos ecológicos en lugar de históricos (Harrison, 1997). En este apartado se tiene que tener en cuenta cómo se está midiendo la heterogeneidad ambiental. Aproximarse a cuantificar qué tan complejo es un ecosistema no es sencillo. Sin embargo, ha habido varias aproximaciones interesantes (Cadenasso *et al.* 2006). Se han reconocido, además tres ejes principales de la biocomplejidad: espacial, temporal y organizacional (Cottingham, 2002). Para cuantificar la heterogeneidad de un sitio se han propuesto numerosas formas, desde las tradicionales como relacionar la riqueza, uniformidad, varianza y covarianza a distintas escalas (Feagin, 2006), hasta variogramas de imágenes satelitales (Garrigues *et al.* 2006). En todos los casos se menciona la importancia del componente temporal y la dependencia de la escala en la precisión de la medida de heterogeneidad. Nuevamente, éstos se delimitan por los objetivos de cada investigación que se desarrolla.

4. A distintas escalas los patrones de beta deben ser diferentes. La influencia de los diversos factores que determinan la distribución de las especies puede observarse al cambiar la escala de análisis. Debido a la obligada relación que existe entre beta y las áreas de distribución resulta lógico pensar que habrá un efecto de la escala en los patrones de beta (Arita y Rodríguez, 2002).

En los últimos años se han realizado numerosos trabajos sobre el recambio de especies o beta, Koleff *et al.* (2003) hicieron una revisión extensa sobre la gran cantidad de medidas utilizadas y las implicaciones de utilizarlas (Koleff, 2005). Sin embargo, existen pocos trabajos cuyo objetivo principal sea estudiar el recambio de especies en México (β) y muchos que lo abordan de manera secundaria. Aunque cada vez es más frecuente encontrar trabajos que aborden el tema para en el país, porque resulta evidente la importancia de identificar cómo se comportan las medidas de diversidad, a qué escala(s) suceden los cambios más importantes, y qué implicaciones tienen en los procesos que influyen en la diversidad.

El objetivo de este capítulo es analizar el efecto de la escala en el recambio de especies que existe en la diversidad de anfibios y reptiles de México a distintas escalas comparando los patrones e indagar en las causas posibles de los cambios abruptos en los valores de β .

Métodos

Base de datos

Se utilizó la misma base de datos y las mismas áreas modeladas con GARP (Stockwell y Peters, 1999) que en el capítulo anterior. Para los análisis de escalamiento, se utilizaron 5 gradillas que contenían los cuadros de diferentes tamaños (Figura 1): 4 grados, 2 grados, 1°, 1/2°, 1/4°, 1/8°, 1/16° y 1/32°. Primero se hicieron las intersecciones con cada una de las retículas en Arc View 3.2, las consultas se hicieron en Access y finalmente se graficaron los resultados en Excel.

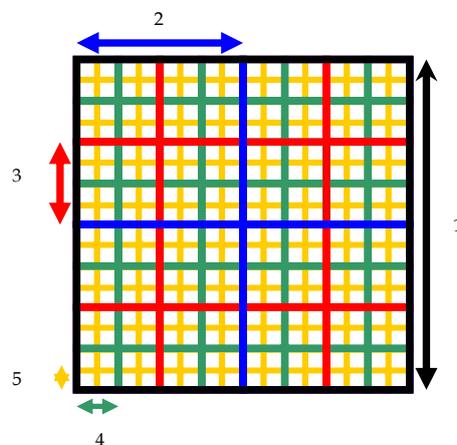


Figura 1. Ejemplo de las retículas que se utilizaron para los análisis de diversidad Beta de la herpetofauna mexicana. Los números representan las escalas en orden descendente donde la primera escala representa el cuadrado de 4 grados, la siguiente 2 grados y así sucesivamente, por efectos de figura no se dibujaron todas las escalas.

Análisis de Beta

Para el análisis de beta se utilizó la metodología propuesta por Arita & Rodríguez (2002) denominada 'Modelo de escalamiento'. Dicho modelo está diseñado para un sistema anidado y multiescalar de cuadrantes. El modelo está basado en la fórmula multiplicativa propuesta por Whittaker (1972) para relacionar las diversidades local y regional, donde beta está determinada por los diferentes efectos relacionados con el uso del hábitat por parte de las especies y la variación espacial de los sitios (Arita y Rodríguez, 2002). Demuestra que la diversidad de especies a cualquier escala depende del tamaño, forma y ubicación de las áreas de distribución y que la diversidad beta es escala dependiente. Se hicieron las consultas necesarias utilizando Arc View 3.2 y Access para conocer el número de especies en cada cuadro a las escalas correspondientes. Con estos datos se obtuvieron los valores de las alfas promedio y a partir de éstas se obtuvo el valor de beta.

$$\beta = \frac{\gamma}{\alpha}$$

En la primera escala el valor de gamma es el número total de especies dentro del área seleccionada, en la siguiente el valor de gamma es el mismo valor de alfa promedio de la escala anterior.

El modelo propone que conforme se van disminuyendo de manera equitativa las áreas la diversidad también disminuye en ese sentido y por lo tanto la relación entre la diversidad local y regional, la tasa de recambio, debería ser constante en todos los cambios de escala (Arita y Rodríguez, 2002). Alejarse de la pendiente implica que hay procesos involucrados que están actuando en las diferentes escalas, que hacen que la tasa de recambio (β) no sea invariante. Identificar los cambios que existan en la pendiente e indagar en los procesos que influyen en los cambios abruptos de la misma o 'quiebres' en las diferentes escalas es de suma importancia en ecología.

Los casos extremos del modelo de escalamiento provienen de llevar precisamente al extremo las definiciones de región alfa y beta (Figura 2). En primer caso (1a) representa cuando cada especie existe en una sola localidad de la escala más pequeña y no se comparte ninguna especie entre los sitios, las alfas promedio en las diferentes escalas alcanzan sus valores mínimos por lo que el recambio es máximo e invariante (1b) y alcanza un valor máximo de 4 a través de todas las escalas por la forma como fue planteado el modelo (1c). El segundo caso representa una región donde todas las especies están en todas las localidades (2a), las alfas promedio en todas las escalas son iguales a la gamma por lo que la pendiente es cero pero igualmente invariante (2b), beta alcanza su mínimo valor 1, esto es porque el logaritmo de 1 es 0 (2c).

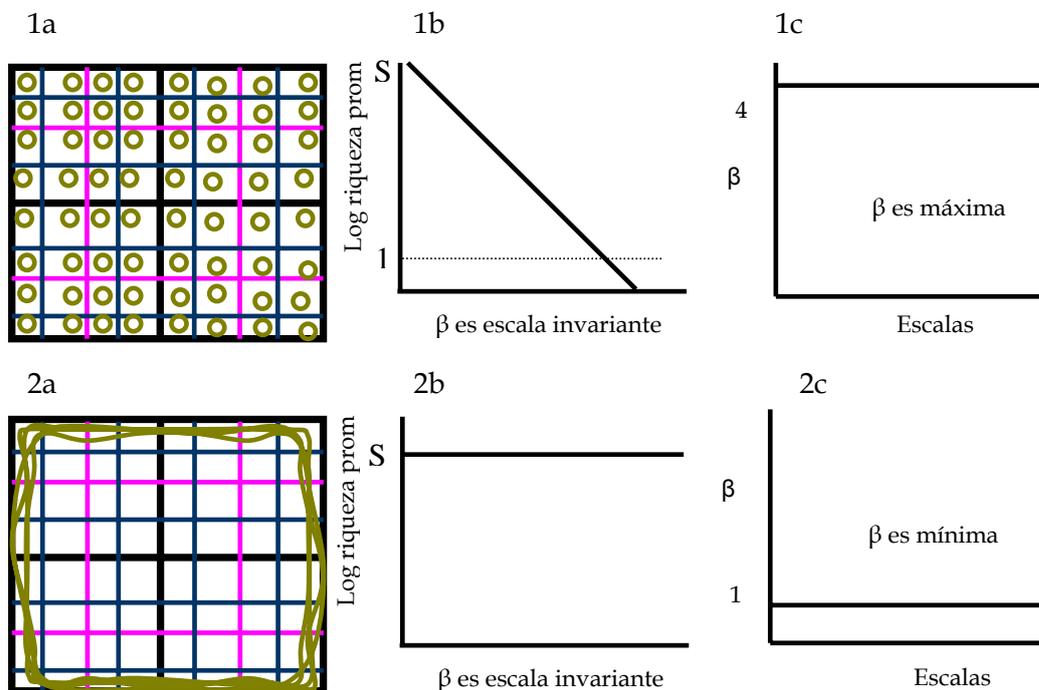


Figura 2. Casos extremos del modelo de escalamiento, 1a) Cada especie en una localidad, 1b) Gráfica del logaritmo de la riqueza en las diferentes escalas, la pendiente es beta, es invariante, 1c) Gráfica de beta entre escalas, el valor es máximo; 2a) Todas las especies se encuentran en todas las localidades, 2b) El logaritmo de la riqueza es el mismo, beta es invariante, 2c) El recambio es nulo, beta alcanza su mínimo valor.

Modelo Nulo

Una de las críticas que ha tenido la ecología geográfica o la macroecología es que no pueden ponerse a prueba las hipótesis que plantea, a partir de esta necesidad se han desarrollado métodos para probar dichas hipótesis, que incluyen la generalización de patrones a partir de observaciones y el planteamiento de hipótesis basadas en la teoría, ambos casos sometidos a pruebas estadísticas (Arita y Rodríguez, 2001). También, en los últimos 20 años el uso de los modelos nulos como hipótesis nulas contra las cuales comparar los patrones encontrados en la naturaleza, debido a la imposibilidad de repetición experimental, han tomado gran fuerza (Bell, 2001; Koleff y Gaston, 2001). Los modelos nulos nos permiten crear una representación o escenario de la realidad lo más simple posible contra el cual comparar algo que estamos observando en la naturaleza. Si lo que observamos no se ajusta a este modelo quiere decir que el fenómeno tiene que ver con otros factores diferentes al azar o a un efecto geométrico. Sin embargo, que el patrón observado en la naturaleza sea igual al observado con el modelo nulo, no quiere decir que éste patrón sea, necesariamente, resultado del azar (Gotelli, 2000).

Para contrastar los valores observados obtenidos del modelo de escalamiento, se utilizó un modelo nulo en el que se generan valores esperados de riqueza promedio a las diferentes escalas. Para generar el modelo nulo se partió del siguiente planteamiento teórico: se sabe que existen procesos ya sean ecológicos o evolutivos que determinan la estructura de las comunidades con relación a la riqueza regional y local (Srivastava, 1999). Ahora bien, ¿Qué pasaría si no hubiera limitantes de este tipo? ¿Como serían las relaciones entre las diversidades, es decir, cómo sería beta? Para averiguarlo se planteó un modelo nulo que consiste en generar alfas promedios esperadas a las distintas escalas utilizando las áreas proporcionales de las especies en la última escala.

Partiendo de la derivación que hacen Arita y Rodríguez (2002) donde llegan a que el alfa promedio se puede obtener con la suma de los rangos proporcionales de las especies en cualquier escala (eq. 1). Entonces se pueden calcular las alfas promedio a cualquier escala con sólo tener los valores de los rangos proporcionales.

$$p_{ik} = \frac{n_{ik}}{N} \quad \text{y} \quad \bar{S}_k = \sum_{S=1}^S p_{ik} \quad (1)$$

Donde n_i es el número de sitios ocupados por la especie i , N es el número de cuadros totales en la región, k es la escala a la que se está midiéndolo y S_k es la riqueza promedio en dicha escala y p_i es el número de sitios ocupados por la especie i entre el total, es decir el área de distribución en proporción. \bar{S}_k es la suma de las áreas de distribución proporcionales en la escala k , la cual es el alfa promedio en dicha escala (Arita y Rodríguez, 2002). Por el desarrollo del modelo de escalamiento que subdivide un área en cuatro de manera iterativa, se puede igualmente agrupar los sitios de cuatro en cuatro, partiendo de la escala más fina a la más gruesa, la siguiente escala es $k + 1$. Entonces, la probabilidad de que la especie i esté presente en determinados sitios en la siguiente escala $k + 1$ esta dada por:

$$p_{i-1} = 1 - (1 - p_i)^4$$

por lo tanto el alfa promedio a la escala $k+1$ es

$$\bar{S}_{k+1} = \sum_{i=1}^S [1 - (1 - p_i)^4]$$

La fórmula anterior se puede simplificar de la siguiente manera:

$$\bar{S}_{k+1} = \sum_{i=1}^S [1 - (1 - p_{i,k})^4] = S - \sum_{i=1}^S (1 - p_{i,k})^4 \text{ por lo tanto, } \bar{S}_k = S - \sum_{i=1}^S (1 - p_{i,k+1})^4$$

En la escala siguiente, $k+2$, el alfa promedio se obtiene de la siguiente manera:

$$p_{i,k+2} = 1 - (1 - p_{i,k})^{16}, \text{ o } p_{i,k} = 1 - (1 - p_{i,k+2})^{16}, \text{ por lo tanto}$$

$$\bar{S}_{k+2} = S - \sum_{i=1}^S (1 - p_{i,k})^{16}, \text{ o } \bar{S}_k = S - \sum_{i=1}^S (1 - p_{i,k+2})^{16}$$

En la escala $k+3$:

$$p_{i,k+3} = 1 - (1 - p_{i,k})^{64}, \text{ o } p_{i,k} = 1 - (1 - p_{i,k+3})^{64}, \text{ por lo tanto}$$

$$\bar{S}_{k+3} = S - \sum_{i=1}^S (1 - p_{i,k})^{64}, \text{ o } \bar{S}_k = S - \sum_{i=1}^S (1 - p_{i,k+3})^{64}$$

Entonces la generalización para cualquier escala k es:

$$p_{i,k} = 1 - (1 - p_{i,k+u})^{4^u}, \bar{S}_k = S - \sum_{i=1}^S (1 - p_{i,k-u})^{4^u}$$

donde u es un número natural que denota la diferencia entre las dos escalas consideradas. Ahora bien, los valores esperados se pueden obtener de dos formas: Completamente aleatoria o manteniendo las proporciones de los rangos en la escala más pequeña. En este caso se decidió utilizar las proporciones de las áreas de distribución para que el modelo tuviera algún sentido biológico (Gotelli y Ellison, 2004), de esta forma se está probando si el tamaño de las áreas de distribución es el factor determinante del recambio que existe en una región determinada.

El modelo también se puede desarrollar de manera iterativa, es decir, en un archivo de excel se genera una matriz que con presencias y ausencias aleatorias restringidas a las proporciones de las áreas de distribución, las presencias se van agrupando de cuatro en cuatro conforme se aumenta la escala. Los resultados son prácticamente los mismos con mínimas diferencias por lo que se decidió optar por la vía analítica.

Área de Estudio

Con la idea de capturar parte de la heterogeneidad ambiental de México, los análisis se realizaron en cinco zonas contrastantes del territorio: Sierra Madre Occidental o Noroeste, Desierto de Sonora o Noreste, Eje Volcánico o Centro, Istmo de Tehuantepec o Sureste y la Península de Yucatán (Mapa 1). Se ubicaron las unidades de muestreo en zonas contrastantes y de heterogeneidad distinta, buscando abarcar la mayor parte del territorio. Estas áreas se describen a continuación:

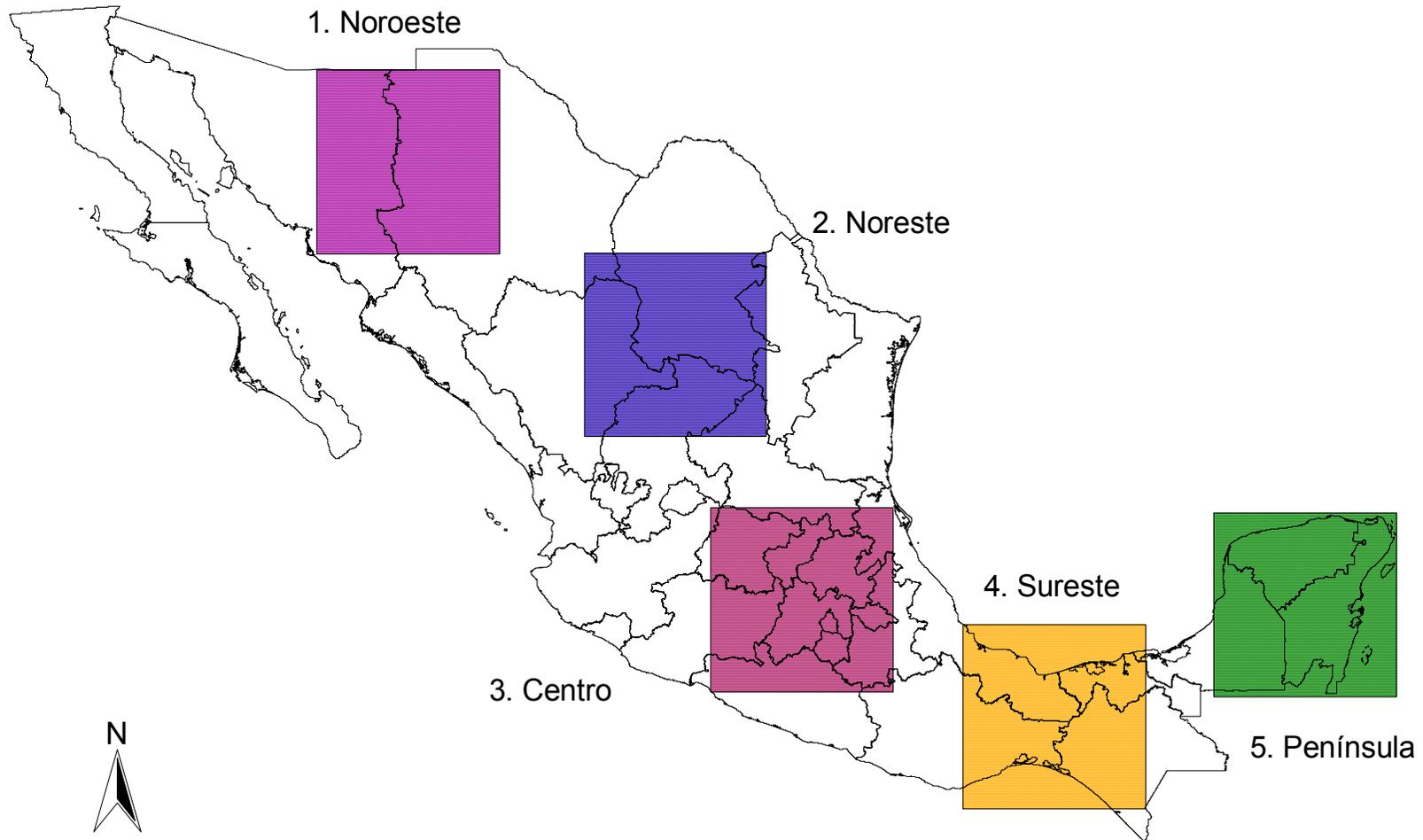
1. Sierra Madre Occidental o Noroeste. Es el cuadro más norteño y se encuentra en los estados de Sonora y Chihuahua. Abarca parte de la sierra que le da su nombre, ya que esta cadena montañosa continúa en Arizona (E. U.) Los tipos de vegetación que comprende son bosque de coníferas y encinos, pastizal, bosque tropical caducifolio, matorral xerófilo y bosque espinoso. El intervalo altitudinal va de los 500 msnm hasta alcanzar una altitud máxima alrededor de los 3000 msn. El terreno es abruptamente quebrado en varias regiones, lo que hace que la variación de la temperatura sea extrema.

2. Altiplano o Noreste. Ubicado como su nombre lo indica en el Altiplano central, abarca parte de los estados de Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, Durango, Zacatecas y San Luis Potosí. Los tipos de vegetación que contiene son bosque de coníferas y encinos, pastizal, bosque tropical caducifolio, matorral xerófilo. El clima predominante es seco templado o cálido con lluvias de temporal. Al Este alcanza parte de la Sierra Madre Oriental.

3. Eje Volcánico o Centro de la República. Se ubica en el centro del país abarcando parte de los estados de Guanajuato, Querétaro, San Luis Potosí, Estado de México, Distrito Federal, Morelos, Cuernavaca, Puebla, Veracruz, Michoacán, Guerrero y pequeñas porciones de los estados de Jalisco y Oaxaca. Los tipos de vegetación potencial son bosque de coníferas y encinos, pastizal, matorral xerófilo, bosque espinoso, bosque mesófilo de montaña, bosque tropical perennifolio, caducifolio y subcaducifolio, vegetación acuática y subacuática. Tiene una orografía interesante pues abarca una gran cantidad de volcanes incluyendo el Popocatepetl, uno de los sitios más altos del territorio, también comprende todo el bajío y varias sierras como la Sierra Gorda de Querétaro, la del norte de Guerrero, etc. Las variadas condiciones orográficas y de vegetación son un indicativo de la diversidad de climas.

4. Istmo de Tehuantepec o Sureste. Se localiza en los estados de Oaxaca, Veracruz, Chiapas, Tabasco y parte de Campeche. Los tipos de vegetación potenciales son bosque de coníferas y encinos, pastizal, bosque espinoso, bosque mesófilo de montaña, bosque tropical perennifolio, caducifolio y subcaducifolio, vegetación acuática y subacuática. Abarca la parte más angosta del país, con una historia biogeográfica compleja como su topografía, tiene como sus tipos de vegetación lo indican una gran variedad de climas.

5. Península de Yucatán. Abarca los estados de Campeche, Yucatán y Quintana Roo. Bosque Espinoso, Bosque Tropical Perennifolio, Caducifolio y Subcaducifolio, vegetación acuática y subacuática. Se caracteriza por ser una planicie de roca caliza cuya mayor elevación alcanza lo 200 msnm. El clima es bastante homogéneo cálido con lluvias todo el año, aunque es más seco en la parte norte.



Mapa 1. Zonas seleccionadas para el análisis de escalamiento de la diversidad de los anfibios y reptiles de México. Cada área mide 4° Lat-Long y está dividida como se muestra en los métodos.

Resultados y Discusión

Las áreas de distribución de anfibios en las regiones Centro y Sureste presentan una gráfica en forma de curva hueca (Arita y Rodríguez, 2001) o 'j' invertida (Figura 3). Este es un patrón encontrado con anterioridad (Rapoport, 1982; Flores-Villela, 1991; Gaston, 1996), que significa que la mayoría de las especies tienen áreas de distribución pequeñas y muy pocas especies tienen áreas grandes. Sin embargo, en las regiones Noroeste y Noreste se distribuyen casi homogéneamente con una proporción un poco mayor para las especies que ocupan menos del 5% de la región (Figura 3). En la península se presentan dos picos en la distribución de frecuencias, uno para las especies con áreas pequeñas, aquellas que ocupan del 15 al 25 % del área, y otra de especies con áreas grandes, que abarcan del 55 al 75% del área.

Las diferencias en la riqueza de especies de las distintas regiones en las diferentes escalas se puede apreciar en la figura 4 (escala semilog) donde se observa que la región más rica de anfibios en todas las escalas es el Sureste seguido por el Centro, región más pobre es la Península de Yucatán curiosamente los valores de riqueza se mantienen muy semejantes en todas las escalas y al partir de la segunda escala es el Noreste la región que se mantiene en el último lugar de especies. Estos mismos valores pero en escala logarítmica se pueden observar en la figura 5, donde las pendientes que unen cada escala son los valores de beta para cada región. En la figura 6 se presentan los valores de beta, es decir, el recambio que existe entre las escalas, cada valor está representando el cociente entre las riquezas promedio de dos escalas adyacentes. Si las líneas se mantuvieran horizontales sin importar la posición en y de las mismas, indicaría que beta es invariante a lo largo de todas las escalas. Como se puede observar, la única región que se aproxima a esta posición, además de estar muy cerca del valor mínimo de recambio posible es la Península de Yucatán, el resto de las regiones presentan diferentes valores en orden descendente conforme disminuye el área de muestreo (aumenta la resolución) hasta alcanzar valores cercanos a 1. La región que presenta los valores más altos de recambio es el Sureste con un descenso fuerte al cambiar de 1 a $1/2^\circ$ y de $1/2^\circ$ a $1/4^\circ$, en este lapso el Centro presenta los mayores valores de recambio.

Para las regiones del Centro y Sureste los reptiles presentan una curva hueca (Arita y Rodríguez, 2001) en la gráfica de frecuencia de áreas de distribución (Figura 7), en la región del Noroeste también hay más áreas de distribución pequeñas y van disminuyendo conforme aumenta el porcentaje del área, sin embargo, esta disminución es menos abrupta que en las regiones anteriores. En las regiones Noreste y Península presentan un patrón muy similar al que citan Arita y Rodríguez (2002) para mamíferos donde existen dos aumentos en la frecuencia de especies, con áreas de distribución pequeña y con áreas de distribución grandes, y pocas especies presentan áreas de distribución mediana.

Los valores de riqueza en las diferentes escalas para reptiles se encuentran representados en la figura 8, la cual se encuentra en escala semilogarítmica. Al igual que en anfibios el Sureste es la región más rica a lo largo de las 8 escalas muestreadas, sin embargo, en el Centro los reptiles presentan un patrón diferente al de anfibios, pues es en ésta región en la que se presentan los valores más bajos de riqueza a las escalas más pequeñas. La Península de Yucatán es la que presenta menor riqueza regional (a 4 grados), pero el Noreste es la región con los promedios más bajos en las tres escalas

siguientes, siendo superada por el Centro en las últimas cuatro regiones. En la figura 9 se pueden observar los patrones de riqueza en escala logarítmica, donde los valores de las pendientes que unen a las diferentes alfas promedio representan a beta. Los reptiles presentan los mayores valores de recambio en el Centro (Figura 10) a diferencia de los anfibios que presentaron el mayor recambio en el Sureste. Todos los valores de beta disminuyen conforme cambia la escala, y de la misma forma que los anfibios en las últimas escalas presentan valores cercanos a 1.

A pesar de presentar los patrones presentados en las gráficas de frecuencias, los valores promedios de las áreas de distribución son más bajos que en otros grupos de vertebrados terrestres (Soberón *et al.*, en prep.), es decir, en promedio los anfibios y los reptiles tienen áreas de distribución más pequeñas que las aves y los mamíferos. Lo anterior se refleja en los valores de beta de las áreas muestreadas del país (Cuadros 2 y 4). El promedio de las áreas de distribución de las regiones disminuye hacia el sur, por lo que aumenta el valor de beta, sin embargo, no se puede hablar de un efecto Rappoport porque éste hace referencia a áreas completas de distribución y en este caso las áreas de distribución se encuentran 'cortadas' por la región de estudio. La excepción a este gradiente es la Península de Yucatán cuyos promedios de área de distribución alcanzan los máximos valores, además, es la zona más pobre con 22 especies de anfibios y 110 de reptiles (Cuadros 1 y 3), siendo la región que tiene los valores más bajos de recambio.

En resumen, los patrones de beta observados varían dependiendo del grupo y de la región analizada. En las regiones analizadas beta varía con la escala. Es importante mencionar que en todos los casos tanto para anfibios como para reptiles en las escalas más pequeñas, es decir, a partir de un octavo de grado, los valores de recambio convergen hacia uno. Como se vió anteriormente un valor de uno en beta significa que no hay recambio. Lo anterior nos indica que para estos grupos ya estamos obteniendo alfas reales. Como menciona Levin (1992) no hay una sola escala correcta, pues éstas dependen del objetivo del estudio. En este caso particular, no sólo se detectó a qué escala se presentan los cambios más importantes, también se pudo determinar a qué escala tiene sentido hablar de diversidad local tanto para anfibios como para reptiles, esta escala es de suma importancia (Halfter y Moreno, 2005).

Cuadro 1. Valores de la riqueza promedio de anfibios a distintas escalas con las desviaciones estándar en los diferentes zonas escogidas. Excepto en la primer escala, o cuatro grados, donde el valor observado es gamma (Riqueza total).

Escalas	Noroeste		Noreste		Centro		Sureste		Península Yucatán	
	α prom.	DE	α prom.	DE						
4°	36	0	27	0	105	0	148	0	22	0
2°	26.75	5.32	17.75	0.96	54.50	8.10	74.50	26.19	19.25	1.26
1°	20.56	4.26	12.94	2.74	34.44	8.34	43.13	17.08	17.00	2.20
1/2°	17.06	4.02	10.75	2.41	25.28	6.63	32.61	11.28	15.43	2.20
1/4°	15.05	4.09	9.70	2.19	20.52	5.33	27.26	9.02	14.00	3.30
1/8°	13.79	4.16	9.09	2.23	18.15	4.75	23.88	7.90	13.47	3.06
1/16°	12.89	4.26	8.70	2.23	16.58	4.63	21.80	7.23	13.46	2.55
1/32°	12.22	4.32	8.45	2.27	15.54	4.67	20.49	6.88	13.06	2.90

Cuadro 2. Valores de beta de anfibios a distintas escalas en los diferentes sitios bajo estudio.

	Noroeste	Noreste	Centro	Sureste	Península Yucatán
1,2	1.346	1.521	1.927	1.987	1.143
2,3	1.301	1.372	1.583	1.728	1.132
3,4	1.205	1.203	1.362	1.322	1.102
4,5	1.134	1.108	1.232	1.196	1.101
5,6	1.091	1.067	1.130	1.142	1.039
6,7	1.070	1.045	1.095	1.095	1.001
7,8	1.055	1.030	1.067	1.064	1.030

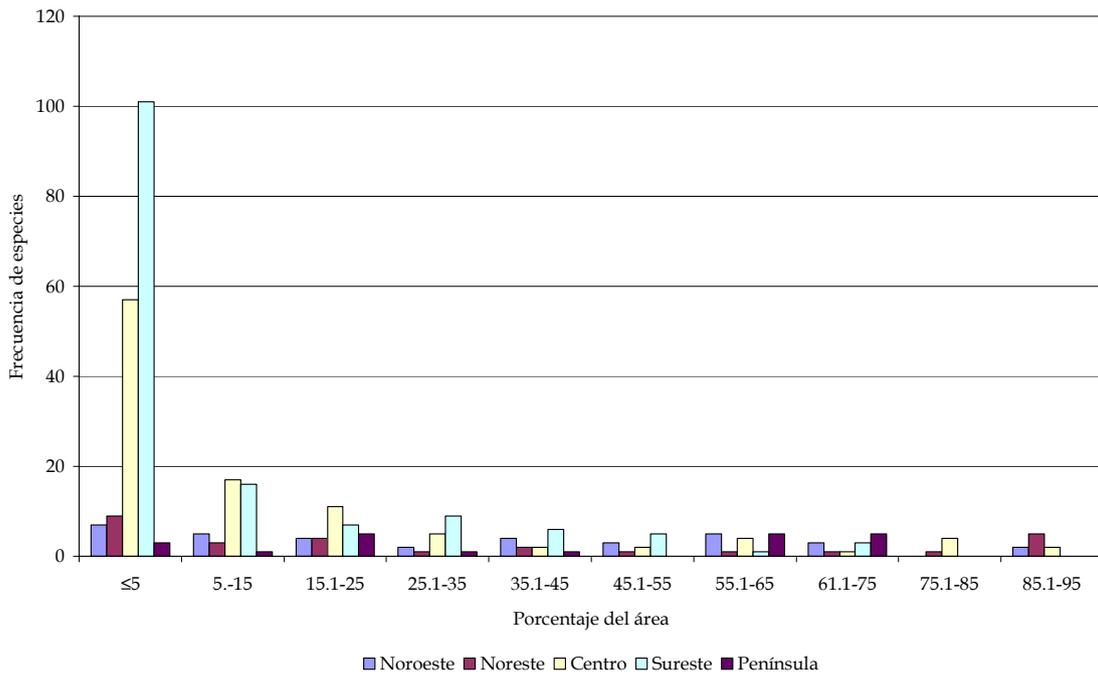


Figura3. Frecuencia de las áreas de distribución de las especies de anfibios dentro de las regiones muestreadas.

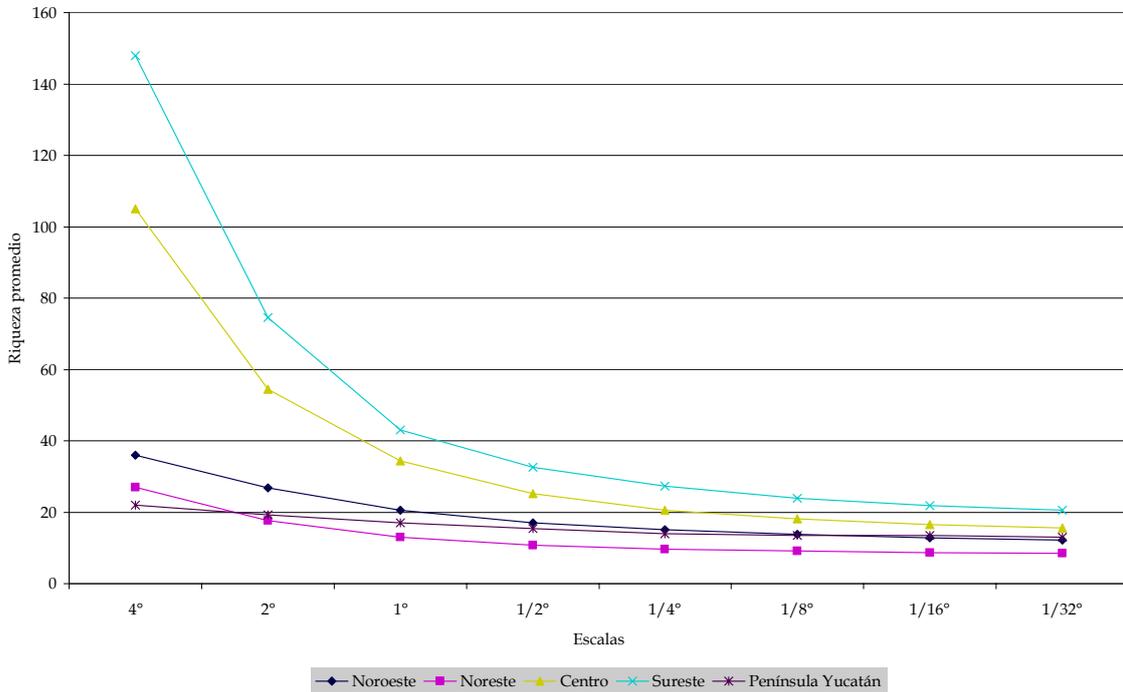


Figura 4. Gráfica semilogarítmica de riqueza - escalas de las cinco áreas estudiadas para anfibios.

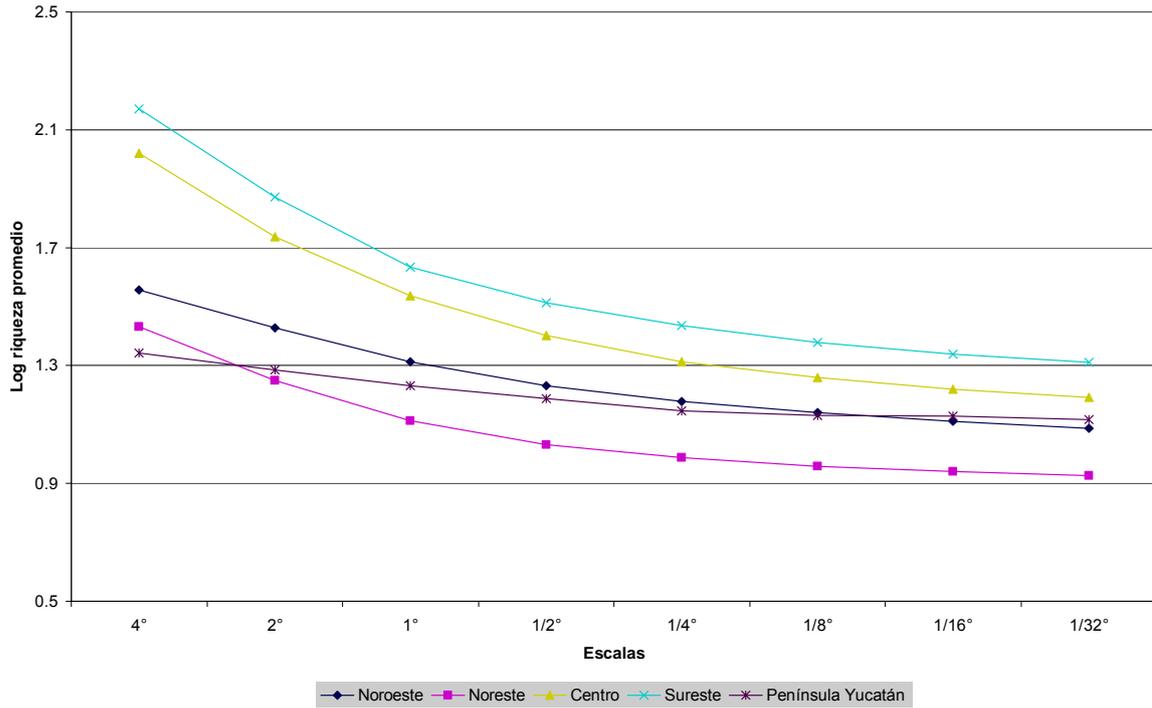


Figura 5. Gráfica logarítmica de riqueza - escalas de las cinco áreas estudiadas para anfibios.

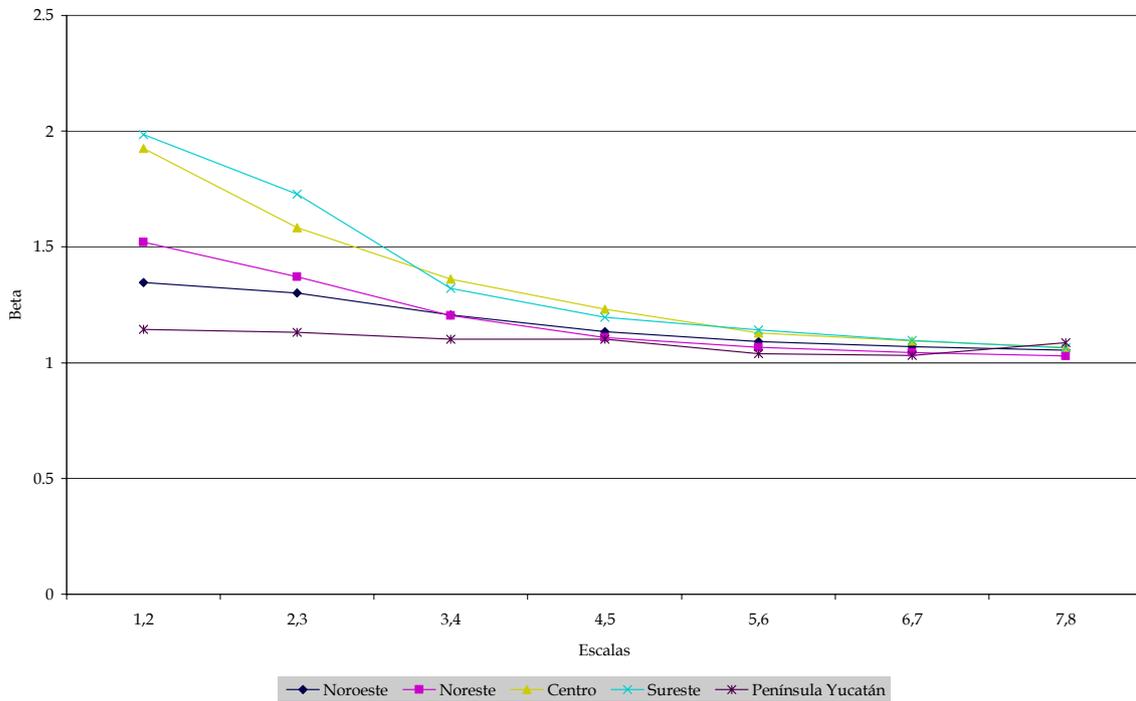


Figura 6. Escalamiento de Beta en las cinco regiones estudiadas para anfibios. Beta está definida como la razón de la diversidad (alfa promedio) a escalas adyacentes.

Cuadro 3. Valores de la riqueza promedio de reptiles a distintas escalas con las desviaciones estándar en los diferentes zonas escogidas. Excepto en la primer escala, o cuatro grados, donde el valor observado es gamma.

Escalas	Noroeste		Noreste		Centro		Sureste		Península Yucatán	
	α prom.	DE	α prom.	DE	α prom.	DE	α prom.	DE	α prom.	DE
4°	138	0	137	0	256	0	296	0	110	0
2°	93.00	14.17	87.75	14.57	135.50	17.48	175.00	40.64	88.50	7.94
1°	71.13	9.84	63.38	11.44	85.81	15.36	116.56	35.96	73.27	10.28
1/2°	57.91	9.41	52.80	10.94	60.73	15.39	92.15	25.96	60.43	11.02
1/4°	49.97	9.84	47.19	9.61	48.67	13.24	77.49	22.19	53.95	11.17
1/8°	45.18	10.08	43.70	9.19	42.47	11.98	67.62	20.45	51.07	10.31
1/16°	41.79	10.44	41.50	9.05	38.68	11.45	61.44	19.25	49.39	9.59
1/32°	39.32	10.76	40.06	8.96	36.20	11.23	57.32	18.47	48.27	9.30

Cuadro 4. Valores de beta de reptiles a distintas escalas en los diferentes sitios bajo estudio.

	Noroeste	Noreste	Centro	Sureste	Península Yucatán
1,2	1.484	1.561	1.889	1.691	1.243
2,3	1.308	1.385	1.579	1.501	1.208
3,4	1.228	1.200	1.413	1.265	1.212
4,5	1.159	1.119	1.248	1.189	1.120
5,6	1.106	1.080	1.146	1.146	1.056
6,7	1.081	1.053	1.098	1.101	1.034
7,8	1.063	1.036	1.068	1.072	1.023

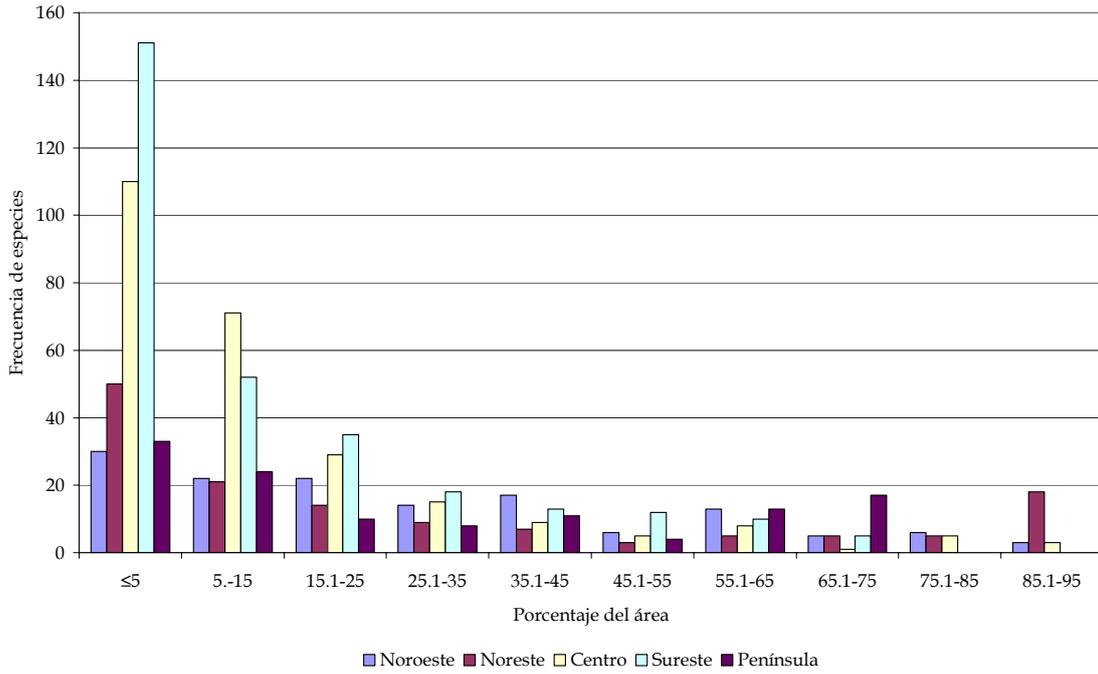


Figura 7. Frecuencia de las áreas de distribución de las especies de reptiles dentro de las regiones muestreadas.

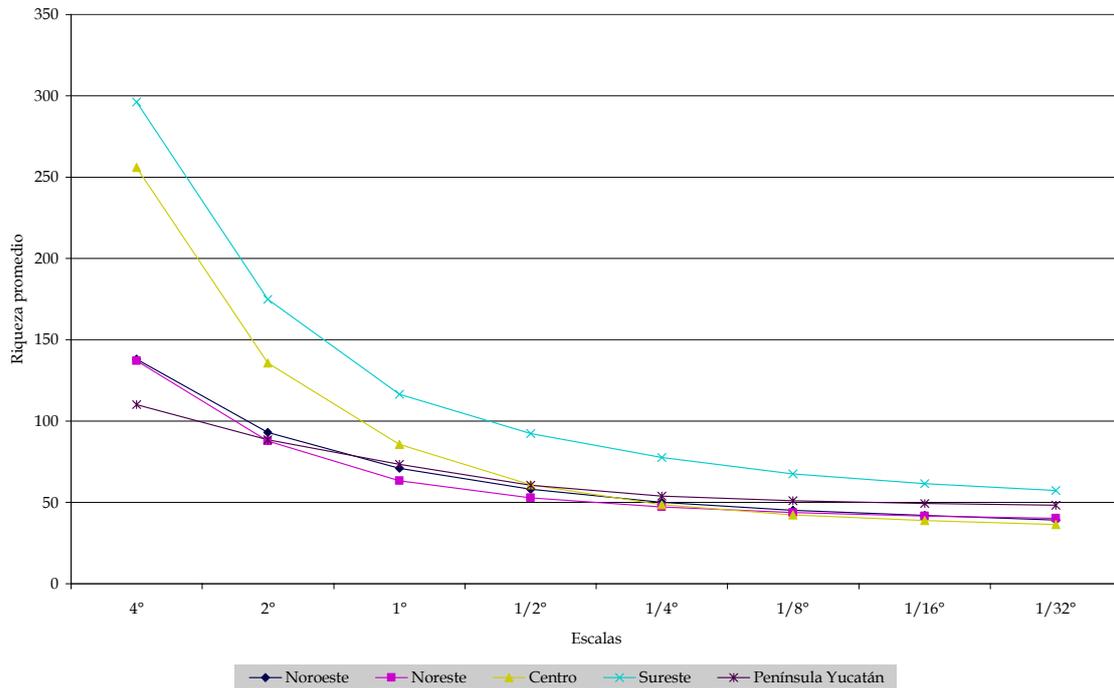


Figura 8. Gráfica semilogarítmica de riqueza - escalas de las cinco áreas estudiadas para reptiles.

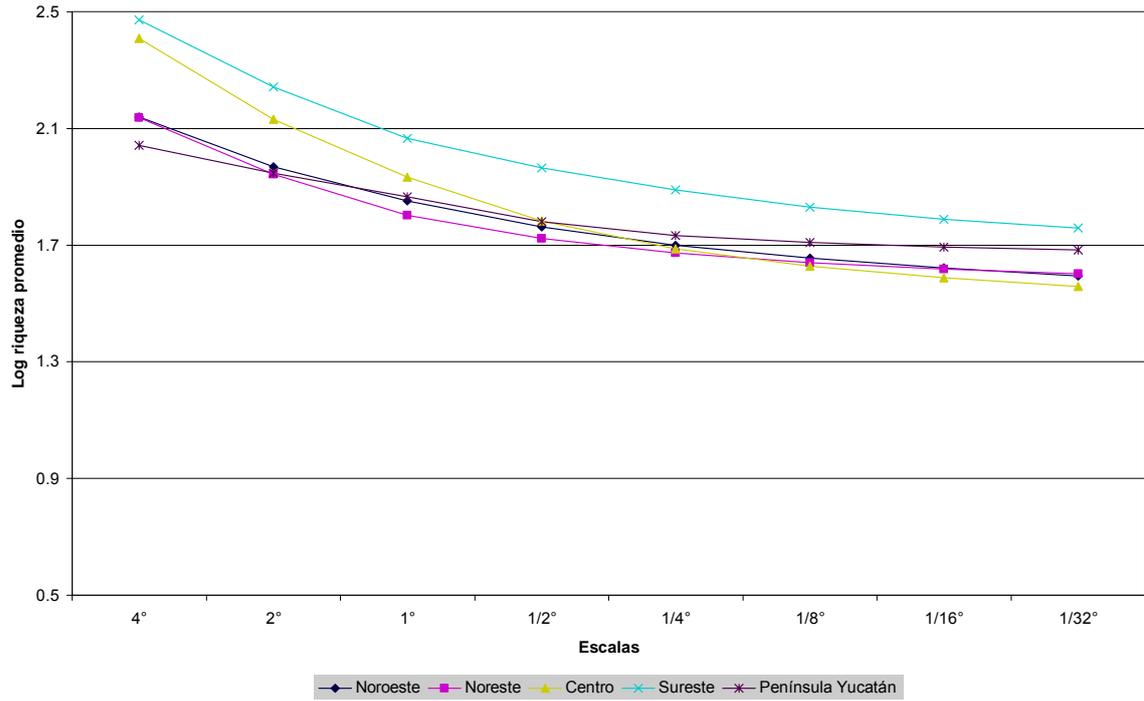


Figura 9. Gráfica logarítmica de riqueza - escalas de las cinco áreas estudiadas para reptiles.

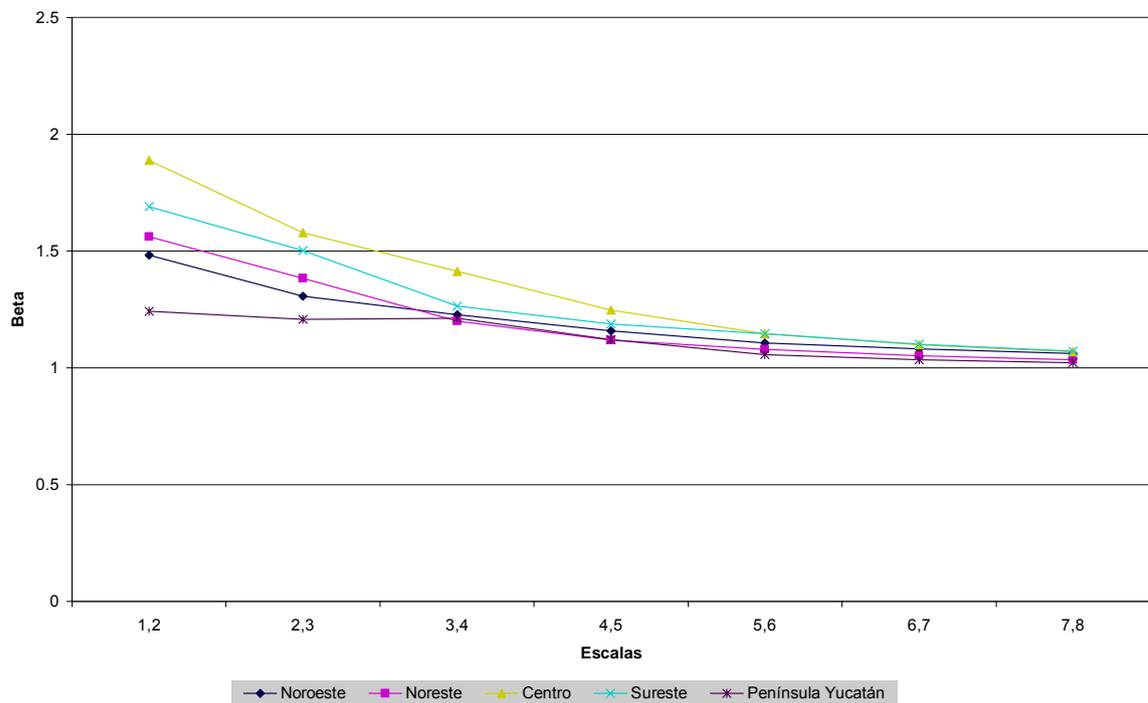


Figura 10. Escalamiento de Beta en las cinco regiones estudiadas para Reptiles. Beta está definida como la razón de la diversidad (alfa promedio) a escalas adyacentes.

Regiones

Noroeste

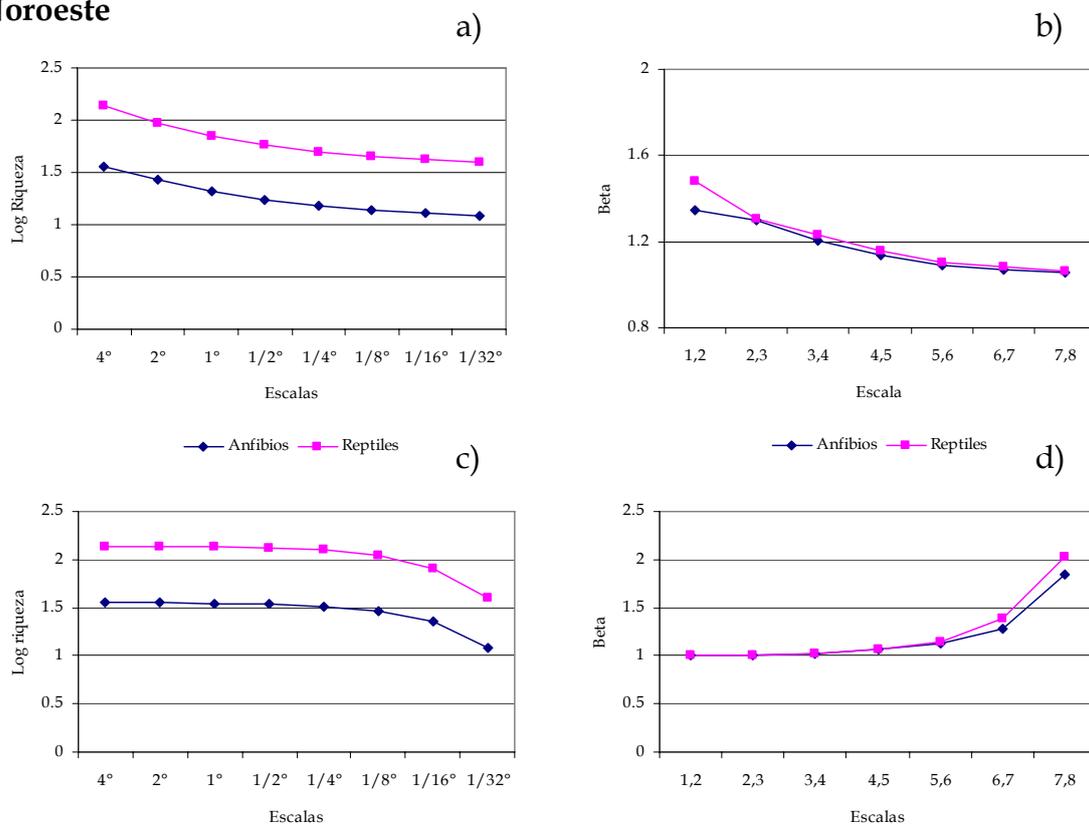


Figura 11. a) Gráfica logarítmica de riqueza – escalas de zona Noroeste para anfibios y reptiles, b) Escalamiento de Beta para ambos grupos en la misma zona. c) Resultados del modelo nulo para la riqueza esperada y d) Valores de beta esperados para las distintas escalas.

En la figura 11a podemos observar que el patrón de riqueza para el Noroeste es semejante para ambos grupos aunque exista diferencia en el número de especies. Los reptiles presentan una riqueza total de 138 especies mientras que en anfibios sólo hay 36 (Cuadros 1 y 3), esta diferencia es casi de un orden de magnitud, que no necesariamente correspondería al número de especies en ambos grupos ya que los reptiles duplican el número de especies de anfibios, sin embargo, sí tiene sentido biológico: por sus características, los reptiles pueden vivir en ambientes mucho más secos que los anfibios.

En la figura 11b podemos observar que, con excepción de la primera escala, donde el recambio es mayor en reptiles, beta es prácticamente igual para ambos grupos, es decir que la suma de las proporciones de las áreas que ocupan en las siguientes escalas es semejante, también hablaría de un promedio de áreas de distribución muy parecido. Sin embargo, el promedio del área de distribución de las especies de anfibios (~ 66,862 km²) es mayor que el de las de reptiles (~ 56,082 km²), esto da como consecuencia que beta sea ligeramente mayor para reptiles en todos los cambios de escala (Cuadros 2 y 4) aunque el patrón general sea similar. En las figuras 11c y 11d podemos observar los patrones generados con el modelo nulo a las diferentes escalas tanto de alfas esperadas como de betas esperadas respectivamente, ambas gráficas muestran patrones muy diferentes a los observados. En el primer caso, la riqueza esperada se mantiene casi

constante en las primeras escalas para disminuir abruptamente en las últimas. En el segundo caso, en la gráfica de la beta obtenida a través del modelo nulo (Figura 11d), los valores en lugar de disminuir aumentan conforme la escala decrece, comportándose de manera inversa que con los datos observados.

Noreste

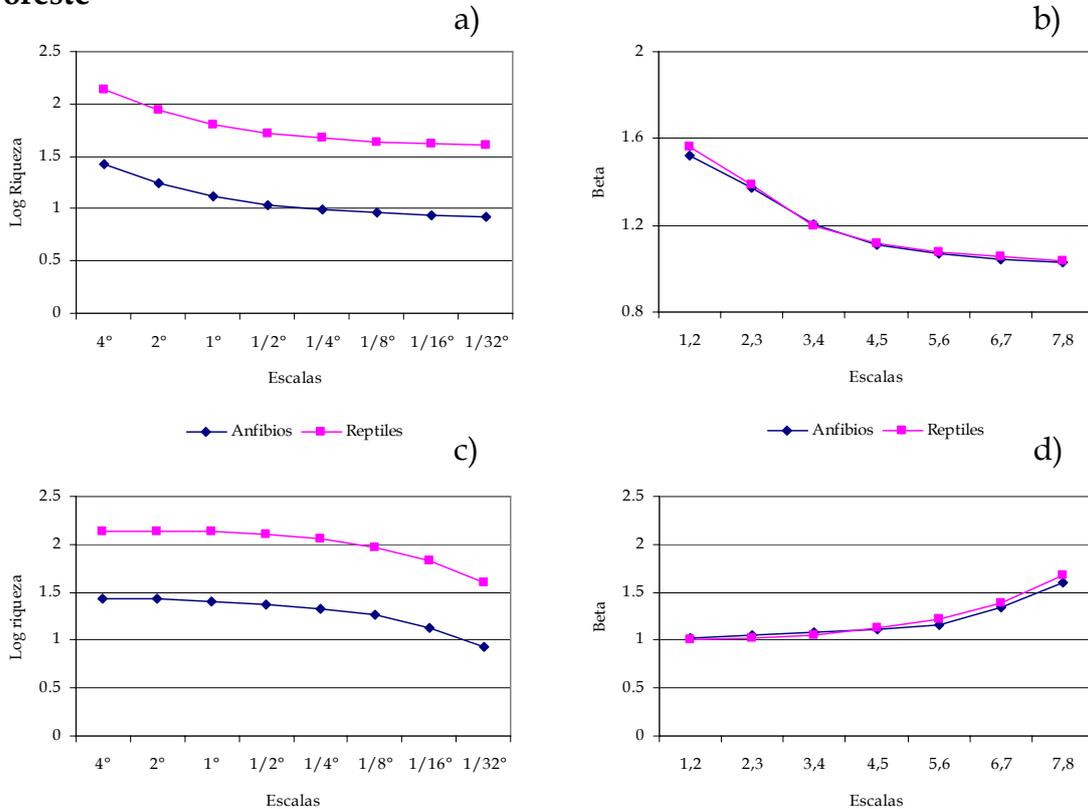


Figura 12. a) Gráfica logarítmica de riqueza – escalas de zona Noreste para anfibios y reptiles, b) Escalamiento de Beta para ambos grupos en la misma zona, c) Resultados del modelo nulo para la riqueza esperada y d) Valores de beta esperados para las distintas escalas.

En el Noreste la diferencia en número de especies pasa el orden de magnitud, los anfibios tienen 27 especies mientras que los reptiles 137 (Cuadros 1 y 3). El patrón que siguen tanto anfibios como reptiles en las distintas escalas es muy similar, tanto en la riqueza como en la gráfica de beta (Figuras 12 a y b respectivamente). Lo anterior significa que la tasa de recambio es casi igual en ambos grupos sin que importe el número de especies totales, pero esta diferencia se puede observar claramente en la figura 12a. El modelo nulo hace que las formas de las curvas de la riqueza esperada sean cóncavas y no convexas como en los datos observados, y que el valor de beta aumente conforme disminuye la escala (Figuras 12 c y d). En esta zona el promedio del área de distribución de los anfibios (~ 61,552 km²) también es más grande que en reptiles (~ 57,490 km²), de la misma manera que en el Noroeste la beta de los reptiles es mayor que la de los anfibios en todas las escalas con excepción del cambio entre la escala 3 y 4 (Cuadros 2 y 4).

En estas regiones (Noroeste y Noreste) parecería lógico que existieran números bajos de anfibios por las condiciones de humedad y temperatura. Aunque por la heterogeneidad de ambientes y tipos de vegetación que se encuentran en las áreas muestreadas se podría pensar en números más altos de riqueza. Sin embargo, los

estados colindantes en Estados Unidos tienen también números parecidos de especies, Arizona registra 23 especies de anfibios y 106 de reptiles (Arizona Herptiles, 2004) y Texas tiene 65 especies de anfibios y 145 de reptiles (Texas Memorial Museum, 2000), aunque éstos números sean mayores puede explicarse la diferencia por el tamaño del estado, es decir el área es mayor.

Centro

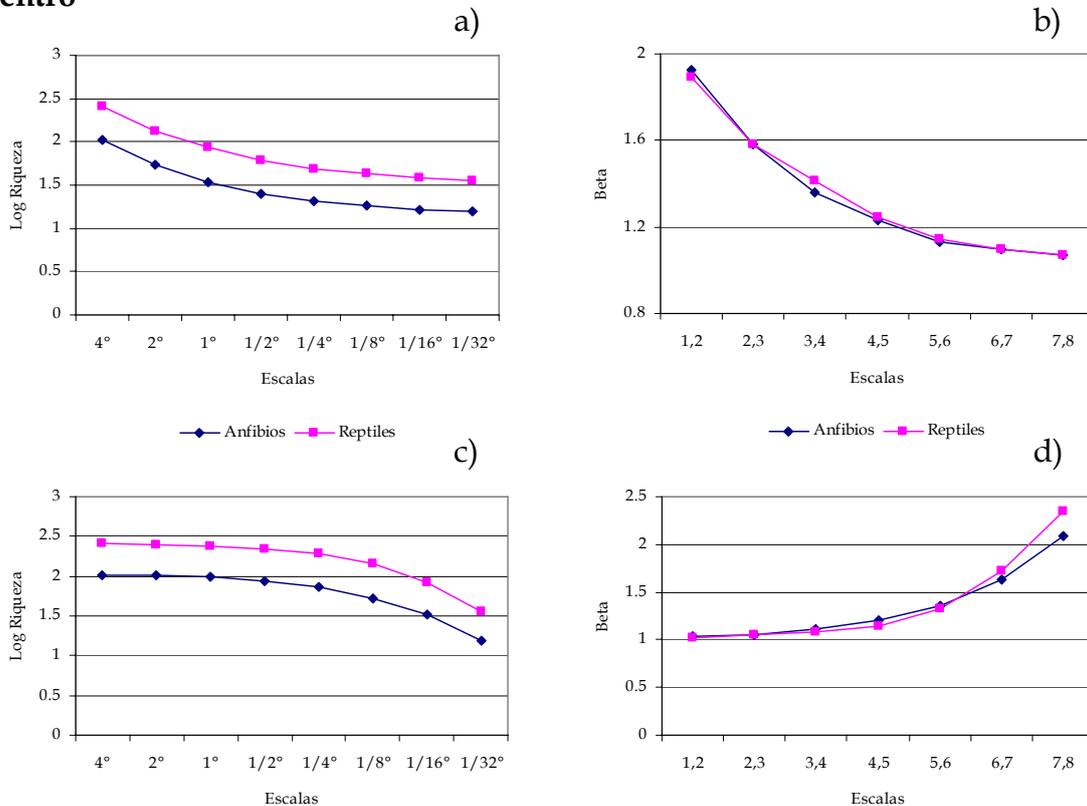


Figura 13. a) Gráfica logarítmica de riqueza – escalas de zona Centro para anfibios y reptiles, b) Escalamiento de Beta para ambos grupos en la misma zona, c) Resultados del modelo nulo para la riqueza esperada y d) Valores de beta esperados para las distintas escalas.

Hay 105 especies de anfibios y 256 de reptiles en el Centro (más del doble de especies de reptiles que de anfibios) los patrones que presentan ambos grupos prácticamente son iguales (Figuras 13 a y b), con escasas diferencias, éstas se pueden observar en la gráfica de beta en los cambios de escalas 1 a 2 y 2 a 3 donde ésta es ligeramente mayor en anfibios y en las escalas restantes los reptiles presentan un mayor recambio (Cuadro 2 y 4). Las gráficas obtenidas con el modelo nulo (figuras 13 c y d) presentan el mismo patrón que en las regiones anteriores.

El tamaño promedio de las áreas de distribución para anfibios es aprox. 29,042 km², en reptiles es de aprox. 27,805 km² reflejándose en el comportamiento de beta. Es importante notar que las desviaciones estándar se mantienen en proporción en ambos grupos. En esta zona existe un aumento significativo de la riqueza para los dos grupos, en anfibios aumenta casi cuatro veces, mientras que en reptiles es un poco menos del doble (Cuadro 1 y 3). Se observa un gradiente latitudinal diferencial en ambos grupos, esto puede estar influido también por las diferencias en la heterogeneidad ambiental de las áreas muestreadas. También es claro el efecto Rapoport (Wiens, 1989), disminución en las áreas de distribución conforme baja la latitud y, en este caso

también podríamos asociarlo a la forma del país, más estrecha al sur. Aunque dicho efecto se refiere a las áreas de distribución completas y no a las intersectadas por una región, los promedios de áreas de distribución sí disminuyen, y sólo es aplicable a Norteamérica (Gaston *et al.* 1998)

Sureste

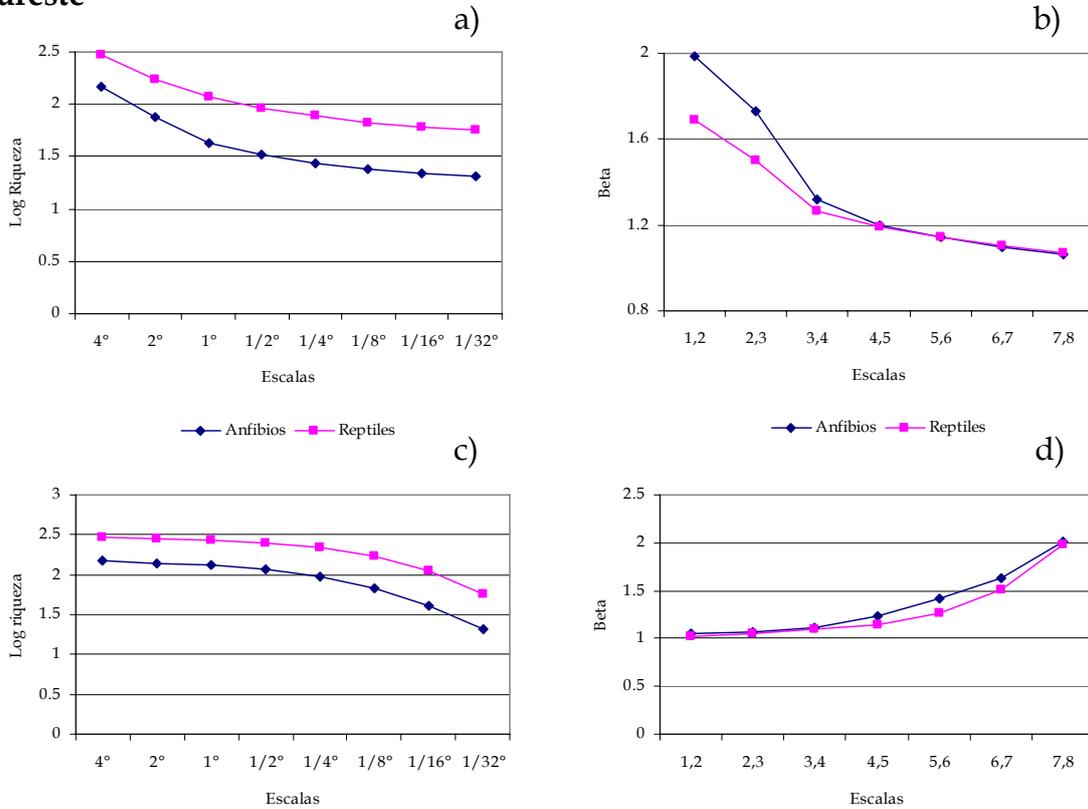


Figura 14. a) Gráfica logarítmica de riqueza – escalas de zona Sureste para anfibios y reptiles, b) Escalamiento de Beta para ambos grupos en la misma zona. c) Resultados del modelo nulo para la riqueza esperada y d) Valores de beta esperados para las distintas escalas.

El sureste mexicano es el cuadro con mayor riqueza de todas las regiones muestreadas, también es el más sureño, cumpliéndose de ésta manera con un gradiente latitudinal significativo en el aumento de la riqueza. Existe el doble de especies de reptiles que de anfibios, 148 para éstos últimos y 296 para los primeros. Esta región abarca la parte más angosta del país y también es una de las más heterogéneas. El patrón que presentan tanto en la gráfica de riqueza (Figura 14a) como en la de beta (Figura 14b) es distinto en las primeras escalas, a partir de la cuarta escala (1/2° y 4,5) se comportan de la misma forma. El promedio en las áreas de distribución de anfibios es de 18,701 km² aprox. y de alrededor de 26,182 km² en reptiles, las diferencias en el tamaño de las áreas de distribución (casi un 30%), se reflejan en el recambio que existe en casi todas las escalas siendo mayor para anfibios (Cuadros 2 y 4), excepto en las dos últimas. Las curvas del modelo nulo siguen los mismos patrones que en las regiones anteriores (Figuras 14 a y b).

Campbell (1984) presentó evidencias a favor de los cambios climáticos ocurridos durante el Pleistoceno para explicar la gran diversidad herpetofaunística del sureste mexicano, además, esto tendría una consecuencia directa en el tamaño de las áreas de distribución, las cuales son más pequeñas que en el resto de las regiones. Aunque existen muchos artículos que hacen generalizaciones sobre la función de los refugios

pleistocénicos a nivel global (Willis y Whittaker, 2002), hacen falta más estudios sobre la biogeografía de la herpetofauna mexicana y la influencia de los cambios climáticos ocurridos en el pleistoceno utilizando técnicas moleculares que nos permitan hacer inferencias más robustas sobre lo ocurrido durante ese periodo de tiempo, ya que distintos grupos tienen respuestas diferentes al ambiente además de las capacidades diferenciales de dispersión.

Península

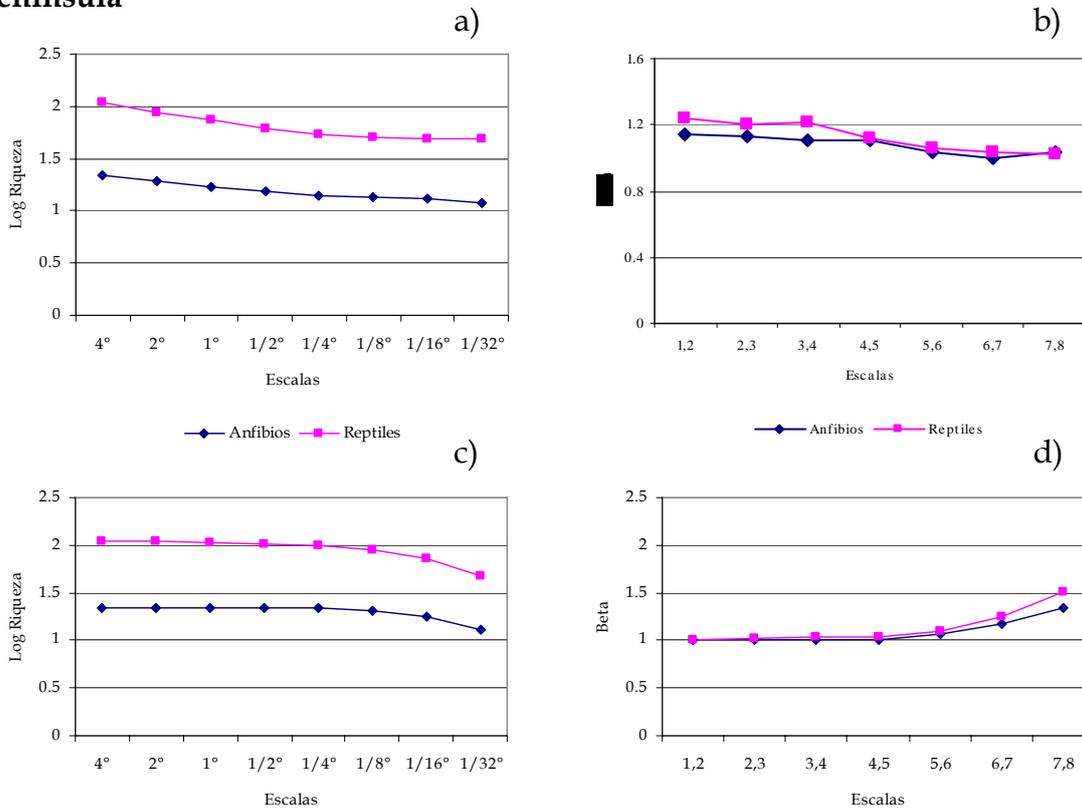


Figura 15. a) Gráfica logarítmica de riqueza – escalas de zona de la Península de Yucatán para anfibios y reptiles, b) Escalamiento de Beta para ambos grupos en la misma zona, c) Resultados del modelo nulo para la riqueza esperada y d) Valores de beta esperados para las distintas escalas.

En la Península de Yucatán el comportamiento de la riqueza es semejante en ambos grupos pese a que existen diferencias substanciales en los valores (Figura 15a). La riqueza de reptiles es mayor que la de anfibios, 110 y 22 especies respectivamente, en la escala más fina (1/32°), los anfibios cuentan con 12 especies y los reptiles con 48 en promedio, las desviaciones estándar son proporcionales (Cuadros 1 y 3). El tamaño promedio del área de distribución de anfibios en esta región (~ 80,012 km²) es más grande que en reptiles (~ 59,111 km²). La tasa de cambio o beta entre las escalas en general va en decremento, sin embargo en las escalas 3,4 para reptiles y 7,8 para anfibios existe un ligero incremento (Figura 15b). Esta región es la que menos especies tiene de herpetozoos y la que menos recambio presenta a lo largo de todas sus escalas. Las formas de las curvas de las gráficas con el modelo nulo son similares a las de las regiones anteriores sólo que los valores de ambas son más bajos, por lo que las curvas son menos pronunciadas (Figuras 15 c y d).

En todas las regiones, tanto en anfibios como en reptiles, los valores más importantes de recambio se presentan en las primeras cuatro escalas, siempre en decremento. Es decir, de 4 a 2, de 2 a 1, de 1 a 1/2 grado. A un cuarto de grado, en general los valores de las pendientes disminuyen aún más presentándose una disminución importante en las pendientes que conforman la curva. En ambos grupos las zonas del Sureste y Centro presentan pendientes muy altas en los cambios de las primeras escalas, a partir de un cuarto de grado las pendientes son pequeñas y muy semejantes con el resto de las regiones. Para anfibios el Sureste es la región que presenta mayor recambio en las primeras escalas, a partir de la tercera escala presentan valores muy semejantes de recambio con la región del Centro. En el caso de reptiles la región que presenta los valores más altos de recambio es el Centro seguida por el Sureste. La península de Yucatán es la que presenta los valores más bajos de recambio en ambos grupos. Las regiones Noroeste y Noreste se mantienen en valores intermedios de recambio con un comportamiento muy similar entre los grupos y entre las regiones. En escalas pequeñas el alfa promedio de los anfibios, entre 10 y 20 especies, es muy parecido en cualquier zona de la República. En reptiles sucede algo muy semejante, en la escala más fina la riqueza varía entre 40 y 60 especies aproximadamente.

Es interesante notar que los promedios de las áreas de distribución son, en general, mayores en anfibios que en reptiles, esto podría ser un indicador de la riqueza local de especies. Bajo el concepto de comunidad cerrada (Wiens, 1989) o de membresía limitada de Elton (1932), entre menor sea el promedio de las áreas de distribución mayor va a ser el número de especies en la región y viceversa, entre mayor sea el promedio del área de distribución habrá menos especies porque existe un límite máximo de especies a nivel local. Por ejemplo, en la región Noroeste hay menos anfibios pero están en casi todos lados, en cambio reptiles hay más pero más restringidos. Lo anterior está directamente relacionado con la tasa de recambio (para mayor detalle ver capítulo I), en el primer caso beta será mayor que en el segundo.

Por otro lado, ¿Qué es lo que determina el número de especies presentes en una comunidad?, para ahondar en esta dirección se necesita estudiar la densidad poblacional de las especies que conforman las comunidades de distintos sitios, para poder correlacionarla con la 'saturación' de las comunidades o con la 'membresía limitada', pensando en el espacio ecológico disponible a utilizar. Esto está directamente relacionado con la heterogeneidad espacial, ya que a mayor heterogeneidad mayor espacio ecológico. Al utilizar cuadros del mismo tamaño evitamos problema de área geográfica, pero no de hábitat. Saber qué tanto está influyendo la heterogeneidad en el patrón es el siguiente paso a dar.

Uno de los casos más interesantes es la región Sureste, donde se han registrado el doble de especies de reptiles que de anfibios, sin embargo, el promedio de las áreas de distribución es el mismo, lo que implica que existe el mismo recambio. Ahora bien, surge la pregunta ¿Por qué hay más especies de reptiles a escala local? ¿Es porque hay más especies de reptiles a nivel regional? ¿O tiene que ver más con los tipos de interacciones o de formas de explotar los recursos? Es decir, la forma en la que se reparten los recursos (gremios) estructurando las comunidades de ambos grupos diferencialmente (Williams y Hero, 1998; Altig y Johnston, 1989; Toft, 1985), un ejemplo es el trabajo realizado por Gomez de Silva (2005) para determinar el límite inferior de una comunidad de aves en el cual muestra que cuando los recursos son limitados sólo existe 'cabida' para una especie de cada gremio. Esto quiere decir que si el espacio ecológico al cual tiene acceso un grupo es pequeño, habrá menos especies que estarán

determinadas por la repartición de los recursos existentes. Lo anterior tiene que ver con la historia filogenética del grupo y con los requerimientos ecológicos de cada clase. Esto podría implicar que el espacio ecológico en las regiones estudiadas que pueden ocupar los anfibios es menor que el de reptiles en la actualidad y/o en el territorio, aunque pudo haber sido de manera diferente en otros tiempos.

En relación con las cuatro hipótesis mencionadas al principio del capítulo se puede concluir: 1. Efectivamente beta es mayor en zonas tropicales, las áreas de distribución proporcionales a las regiones sí disminuyen hacia el sur, con excepción de la península. Sin embargo, es arriesgado dar como cierta la Regla de Rappoport (Stevens, 1989) para anfibios y reptiles debido a que ésta se refiere a áreas de distribución completas y no seccionadas. 2. Para anfibios y reptiles se cumple la hipótesis de que beta debe ser mayor en áreas extensas (Rosenzweig, 1995), en todas las regiones muestreadas beta fue disminuyendo conforme disminuía la extensión promedio de los cuadros analizados, contrario a lo que mostraba el modelo nulo. 3. Sobre la hipótesis tres, la cual dice que a nivel regional beta debe estar asociada a la heterogeneidad ambiental mientras que a nivel local se asocia a las discontinuidades de hábitats y a procesos ecológicos en lugar de históricos, es difícil hacer aseveraciones debido a que no medimos ninguno de estos factores, sin embargo, las regiones más heterogéneas (Centro y Sureste), sí presentan los valores más altos de recambio en las primeras escalas (regional) pero en las últimas escalas (locales) el recambio es prácticamente el mismo en todas las regiones, tanto en anfibios como en reptiles, y son a éstos niveles donde tienen influencia los procesos ecológicos (Harrison, 1997). 4. Por último, los patrones de beta tanto en anfibios como en reptiles son diferentes a distintas escalas y siempre van en decremento, es decir, en ningún caso beta es autosimilar, aunque en las últimas escalas los valores pueden llegar a ser muy parecidos y cercanos a uno.

En el trabajo desarrollado por Pineda y Halffter (2004, 2005) para determinar el aporte de los componentes alfa y beta de la diversidad a la gamma, realizado en fragmentos de bosque en los alrededores de Veracruz, concluyen que el recambio es el componente más importante. Cabe mencionar que el fragmento más grande que tienen es de 122 ha. La escala más pequeña que se utilizó en este análisis es de alrededor de 12 km² (un km² tiene 100 hectáreas). Pineda *et al.* (2005a, 2005b) documentan la respuesta de tres grupos indicadores (anuros, escarabajos coprófagos y murciélagos) en la transformación del hábitat en la misma zona, sus resultados muestran que existe un alto recambio entre hábitats transformados y conservados, debido a que la composición de los grupos cambia, sin embargo, hacen énfasis en la respuesta diferencial de los mismos. También, trabajando en fragmentos de selva en Veracruz Urbina Cardona y Reynoso (2005) mencionan que en el borde hay mayor recambio, insisten en la agrupación por hábitat preferencial y modo reproductivo para la inferencia en los patrones espaciales, la escala a la que trabajan es paisaje parcelas 0.1 km². Todos estos trabajos se realizaron a escalas espaciales mucho más pequeñas que las utilizadas en la presente investigación trabajan con hábitats perturbados o remanentes, y además, en todos encuentran alto recambio. Como se mencionó en el capítulo anterior, se está trabajando con registros históricos y el supuesto es que las especies han permanecido en los sitios donde fueron recolectadas. Bajo este supuesto las escalas a las que se encontró que tenía sentido hablar de diversidad local o alfa, son mucho más grandes que los fragmentos analizados en los estudios anteriores. Sería muy interesante poder hacer muestreos en sitios de vegetación prístina para corroborar

que las escalas a las que ya no encontramos recambio, efectivamente no lo hay, o es mínimo, y no es un efecto del tipo de datos utilizados. Sólo de esta forma se podría decir que los recambios existentes a escalas menores son por efectos antrópicos.

Existen otros trabajos que implican el estudio de la diversidad beta para el país con diferentes grupos: con mamíferos (Arita y Rodríguez, 2002; Rodríguez *et al.* 2003) ; con anfibios (Pineda y Halffter, 2004, 2005; Pineda *et al.* 2005a, 2005b), con cactáceas (Hernández Oria, 2006), con opuntias y agaves (Golubov *et al.* 2005), con escarabajos (Favila, 2005), con comunidades de plantas (Pérez-García *et al.* 2005; Trejo, 2005), con mariposas (Soberón *et al.* 2005) y con herpetofauna (Flores Villela *et al.* 2005) cuyas metodologías son tan variadas que es difícil comparar resultados. Sin embargo, todos ellos encuentran valores altos de recambio, asociados a distintos factores por ejemplo: áreas de endemismo o la heterogeneidad espacial tomada de diversas maneras. Todos ellos apuntan a un México betadiverso y los altos valores de recambio encontrados en cuatro de las 5 regiones muestreadas del país tanto en anfibios como en reptiles, como resultados de la presente investigación contribuyen a dicha afirmación.

Regresando al contexto teórico de lo regional -local se ha interpretado que una relación proporcional entre la diversidad local y regional, es decir, con una pendiente invariante, se ha interpretado como una comunidad insaturada con fuertes límites evolutivos en riqueza local. Por otro lado, no tendría que haber correlación en una comunidad saturada, donde la riqueza local está limitada por procesos ecológicos (Srivastava, 1999). En este sentido, al observar los resultados, se puede hablar de comunidades saturadas tanto en anfibios como en reptiles de México. Ahora bien, cuando las escalas de análisis no son las adecuadas para un grupo se pueden obtener resultados que son, en realidad, artefactos. Si en la región bajo estudio se incluyen diferentes tipos de hábitats las curvas se pueden malinterpretar como saturadas.

Se puede suponer que comunidades en distintos ambientes se saturan de la misma manera (Cornell, 1985). Esto quiere decir que se saturan con la misma forma de curva, o también con los valores de la curva. Si se observan los resultados obtenidos en este estudio (Gráficas y cuadros) las curvas presentes en las diferentes regiones son muy similares, de hecho la única que se sale del patrón en las primeras escalas es la región Sureste. Lo más interesante es que, aunque los valores no son los mismos, los patrones de las curvas son muy semejantes hablándonos de una posible saturación de comunidades en la herpetofauna mexicana. Sin embargo, en este supuesto puede existir el artefacto que el mismo Cornell (1993) menciona, una correlación local-regional fuerte puede resultar cuando en unos hospederos hay más espacio que en otros, en este caso que los espacios geográficos comparados en la escala más pequeña no sean iguales. El artefacto que menciona Cornell es muy posible que exista en los datos analizados, ya que no se utilizó una proyección *equal-area*, por lo que faltaría análisis posteriores para comprobar la saturación de las comunidades de herpetozoos.

Halfter y Moreno (2005) mencionan que al hablar de gamma (diversidad regional) se tiene que tener una historia geomorfológica y evolutiva en común, y no es simplemente tomar un área grande. Lo anterior es para enfatizar que al hablar de gamma verdaderamente se estén involucrando procesos históricos. En este sentido habrá que explorar en grupos más delimitados, quizás a nivel de Familias, donde compartan más características, para poder establecer el límite inferior de una región y hablar de gammas reales. El valor de gamma en cada zona se construye de diferentes

formas a partir de los componentes de la diversidad, es por eso que la gamma determina a la alfa y a la beta, pero de la misma forma gamma está condicionada por los valores de alfa y beta (Arellano y Halffter, 2003). En los anfibios y reptiles de México se puede decir que la beta es la que aporta más al valor de gamma, con excepción de la Península donde la alfa es el componente que más contribuye al valor de gamma.

Modelo Nulo

El tamaño promedio de las áreas de distribución es una medida de la tasa de recambio que existe en el país, debido a que β es el inverso de dicho valor (Rodríguez *et al.* 2003; Soberón *et al.* 2005), así si el promedio es grande, entonces beta será pequeña. Sin embargo, con ésta sola medida no se puede inferir nada de cómo son los patrones de recambio a distintas escalas, esto quedó demostrado cuando las gráficas resultantes del modelo nulo (valores esperados) mostraron patrones de riqueza y de recambio muy diferentes a los observados.

El modelo nulo desarrollado en la presente investigación implica que las áreas pueden no tener continuidad alguna, esto puede tener un efecto importante en las gráficas de riqueza escalas. Por lo anterior es importante desarrollar un modelo que implique sólo la deformación y la aleatorización de las áreas de distribución pero que mantenga su continuidad aunque eso no necesariamente se cumpla de forma constante en la naturaleza. Asimismo con el modelo desarrollado estamos rompiendo cualquier tipo de correlación espacial, es decir, los patrones de diversidad y de recambio están influenciados enormemente por esta correlación.

Conclusiones

Este es el primer trabajo para México en el que se abordan 8 escalas (desde 4° hasta 1/32°) y 2 clases completas para cinco regiones en todo el País. Los patrones encontrados son, en general, muy semejantes en ambas clases en las diferentes regiones muestreadas. Las regiones más ricas y que presentan los mayores valores de recambio son el Sureste y el Centro, tanto para anfibios como para reptiles. La región más pobre en cuanto a riqueza y a recambio es la Península de Yucatán para ambos grupos. Se encontró que las escalas a las que tiene sentido hablar de diversidad local se encuentran por debajo de 1/8 de grado, esto es un resultado que vale la pena resaltar debido al constante debate que existe respecto a la definición del tamaño de 'localidad' y 'región' al abordar los diferentes análisis de la relación especies-área en ecología. Sin embargo, es importante tomar en cuenta la dinámica tanto natural como inducida de las comunidades y hacer más trabajos, no sólo de inventario, a nivel local. Con los resultados obtenidos en estos análisis se puede concluir que beta es escala dependiente y que México es un país betadiverso en cuanto a anfibios y reptiles se refiere.

Por otro lado, al obtener gráficas tan distintas a los patrones observados con el modelo nulo manteniendo fijo el tamaño del área de distribución, tanto de los anfibios como de los reptiles, implican que el recambio o beta no es el resultado directo del tamaño *per se* de las áreas de distribución sino también de su ubicación espacial y la continuidad de las mismas. Lo cual no se había tomado en cuenta en las derivaciones hechas con anterioridad.

Literatura citada

- Altig, R. y G. F. Johnston. 1989. Guilds of anuran larvae: Relationships among development modes, morphologies, and habitats. *Herpetological Monographs* 3: 81-109.
- Arellano, L. y G. Halfter 2003. Gamma Diversity: Derived from and a determinant of alpha diversity and beta diversity. An analysis of three tropical landscapes. *Acta Zoológica Mexicana* 90:27-76
- Arita, H. y L. León-Paniagua. 1993. Diversidad de mamíferos terrestres. *Ciencias. Número Especial* 7:13-22
- Arita, H. y P. Rodríguez. 2001. Ecología Geográfica y Macroecología. 63-80. En: Llorente B., J. & J. J. Morrone (eds). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. CONABIO-Facultad de Ciencias, UNAM. México. 277p.
- Arita, H. y P. Rodríguez. 2002. Geographic range, turnover rate and the scaling of species diversity. *Ecography* 25: 541-550.
- Arita, H. y P. Rodríguez. 2004. Local-Regional relationships and the geographical distribution of species. *Global Ecology and Biogeography* 13: 15-21.
- Arizona Herptiles. 2004. <http://www.gc.maricopa.edu/biology/aznature/pages/herps.html>
- Bell, G. 2001. Neutral Macroecology. *Science* (293): 2413 -2418.
- Bellis, E. D. 1965. Home range and movements of the wood frog in a northern bog. *Ecology* 46 (1/2): 90-98.
- Brown W. S. 1993. Biology Status and management of the timber (*Crotalus horridus*): A guide for conservation. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. *Herpetology Circulation*. 22: 1-72.
- Cadenasso, M. L., S. T. A. Pickett y J. M. Grove. 2006. Dimensions of ecosystem complexity: Heterogeneity, connectivity, and history. *Ecological Complexity* 3: 1-12.
- Campbell, J. A. 1984. A new species of *Abronia* (Sauria: Anguinae) with comments on the herpetography of the highlands of southern Mexico. *Herpetologica* 40 (4): 373-381.
- Cornell, H. V. 1985. Species Assamblages of Cynipid Gall Wasp are not saturated. *The American Naturalist* 126 (4): 565-569
- Cornell, H. V. 1993. Unsaturated patterns in species assemblages: the role of regional processes in setting local species richness. 243-252 p. R. E. Ricklefs y D. Schluter (Eds). En: *Species diversity in ecological communities*. University Chicago Press.
- Cottingham, K. 2002. Tackling biocomplexity: the role of people, tools, and scale. *BioScience* 52: 793-799.
- Elton, C. 1932. Territory among woods ants (*Formica rufa* L.) at Picket Hill. *The Journal of Animal Ecology* 1(1): 69-76.
- Ernst C.H. y R. W. Barbour. 1989. *Turtles of the World*. Washington (DC): Smithsonian Institute Press. Estados Unidos.
- Favila, M. E. 2005. Diversidad alfa y beta de los escarabajos del estiércol (Scarabeinae) en Los Tuxtlas, México. Capítulo 16: 209-219. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff, and A. Melic (Eds). *Sobre Diversidad Biológica: El Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gama*. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. 242 p.
- Feagin, R. A. 2006. Heterogeneity versus homogeneity: A conceptual and mathematical theory in terms of scale-invariant and scale-covariant distributions. *Ecological Complexity* 2: 339 - 356.
- Flores-Villela, O. A. 1991. Análisis de la distribución de la herpetofauna de México. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. UNAM. 269 pp.
- Flores-Villela, O. A. y L. Canseco-Márquez. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana*. 20(2): 115-144.
- Flores-Villela, O., L. Ochoa-Ochoa y C. Moreno. 2005. Gradientes latitudinales y longitudinales de diversidad beta en anfibios y reptiles. Capítulo XX. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff, and A. Melic (Eds). *Sobre Diversidad Biológica: El Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gama*. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. 242 p.
- Garrigues, S., D. Allard, F. Baret y M. Weiss. 2006. Quantifying spatial heterogeneity at landscape scale using variograms models. *Remote Science and Environment* 103: 81-96.

- Gaston, K.J., 1996. Species-range-size distributions: patterns, mechanisms and implications. *TREE* 11(5): 197-201
- Gaston, K.J., T.M. Blackburn y J.I. Spicer. 1998. Rapoport's rule: time for an epitaph? *TREE* 13 (2):70-74.
- Golubov, J., M. C. Mandujano y F. Mandujano. 2005. Diversidad alfa y beta en *Opuntia* y *Agave*. Capítulo 17: 221-230. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff, and A. Melic (Eds). *Sobre Diversidad Biologica: El Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gama*. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. 242 p.
- Gomez de Silva, H. 2005. Límites inferiores de la diversidad alfa de aves de México y contribuciones de comunidades con baja diversidad. Capítulo 8. 97-108 pp. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff, and A. Melic (Eds). *Sobre Diversidad Biologica: El Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gama*. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. 242 p.
- Gotelli, N.J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81(9): 2606-2621.
- Gotelli, N. J. y A. M. Ellison. 2004. *A primer in ecological statistics*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Halffter, G. y C. Moreno. 2005. Significado biológico de las diversidades Alfa, Beta y Gamma. 5-18 p. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff, and A. Melic (Eds). *Sobre Diversidad Biologica: El Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gama*. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. 242 p.
- Hall, E. R. 1981. *The Mammals of North America*. John Wiley & Sons Inc. Vols. I y II. New York 1175 p.
- Harrison, S. 1997. How natural habitat patchiness affects the distribution of diversity in Californian serpentine chaparral. *Ecology* 78 (6): 1898-1906.
- Hernández-Oria. 2006. Diversidad beta en cactáceas. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma del Estado Hidalgo.
- Kleeberger, S. R. y J. K. Werner. 1982. Home range and homing behavior of *Pletodon cinereus* of Northern Michigan. *Copeia*, 2: 409-415.
- Koleff, P. 2005. Conceptos y medidas de la diversidad beta. 19-40. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff, and A. Melic (Eds). *Sobre Diversidad Biologica: El Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gama*. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. 242 p.
- Koleff, P. y K. Gaston. 2001. Latitudinal gradients in diversity: real patterns and random models. *Ecography* 24: 341-351.
- Koleff, P., K. J. Gaston y J. J. Lenon. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*. 72: 367-382.
- Lawton, J. H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* 84: 177-192
- Levin, S A. 1992. The problem of a pattern and scale in ecology. *Ecology* 73(6): 1943-1967.
- Lira, A., J. Soberón, A. G. Navarro-Sigüenza, Y. Nakasawa y A. T. Peterson. 2006. Scale-dependency of Diversity Components Estimated from Primary Biodiversity Data and Distribution Maps. *Diversity and Distributions*.
- Losos, J. B. y D. Schluter. 2000. Analysis of an evolutionary species-area relationship. *Nature*. 408:847-850.
- Mittermeier, R. A., C. G. Mittermeier y P. Robles Gil. 1997. Megadiversidad, los países biológicamente más ricos del mundo. CEMEX, México. 501p.
- Noguez, A. M., H. Arita, A. E. Escalante, L. J. Forney, F. García-Oliva y V. Souza. 2005. Microbial Macroecology: highly structure prokaryotic soil assemblages in a tropical deciduous forest. *Global Ecology and Biogeography*. 14: 24-248.
- Ochoa-Ochoa, L. y O. Flores-Villela. 2006. Áreas de diversidad y endemismo de la herpetofauna mexicana. UNAM-CONABIO. México, D.F. 211 p.
- Parris, K. 2006. Urban amphibians assemblages as metacommunities. *Journal of Animal Ecology* 75: 757-764.
- Pérez-García, E. A., J. A. Meave y J. A. Gallardo-Cruz. 2005. Diversidad beta y diferenciación florística en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco del sur de México. Capítulo 10: 123-142. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff, and A. Melic (Eds). *Sobre*

- Diversidad Biológica: El Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gama. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. 242 p.
- Pineda, E., y G. Halffter. 2004. Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. *Biological Conservation* 117: 499-508.
- Pineda, E., y G. Halffter. 2005. Relaciones entre la fragmentación del bosque de niebla y la diversidad de ranas en un paisaje de montaña de México. Capítulo 13. 165-176. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff, and A. Melic (Eds). *Sobre Diversidad Biológica: El Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gama*. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. 242 p.
- Pineda, E., C. E. Moreno, F. Escobar y G. Halffter. 2005a. Frog, bat and duna beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, México. *Conservation Biology* 19: 400-410.
- Pineda, E., C. E. Moreno, F. Escobar y G. Halffter. 2005b. Transformación del bosque de niebla en agroecosistemas cafetaleros: cambios en las diversidades alfa, beta y gamma de tres grupos faunísticos. Capítulo 14: 177-190. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff, and A. Melic (Eds). *Sobre Diversidad Biológica: El Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gama*. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. 242 p.
- Rammamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa. 1998. *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford University Press, New York.
- Rapoport, E.H. 1982. *Areography: geographical strategies of species*. Pergamon, Oxford.
- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*. 235: 167-171
- Ricklefs, R. E y Schluter, D. 1993. *Species diversity in ecological communities*. Chicago Press, Chicago.
- Rodríguez, P. 2006. Escalas, diversidad beta y areas de distribución de los mamíferos de América del Norte. Tesis Doctoral. UNAM. 66p
- Rodríguez, P., H. Arita, O. Flores-Villela, A. Lira-Noriega, M. Munguía, A. Navarro-Sigüenza, L. Ochoa-Ochoa, V. Sánchez-Cordero, y J. Soberón. Diversidad beta de los vertebrados de México, con énfasis en el corredor Biológico Mesoamericano. Escrito 25 p.
- Rodríguez, P., J. Soberon, and H. Arita. 2003. El componente beta de la diversidad de mamíferos de Mexico. *Acta Zoologica Mexicana* 89:241-259.
- Rodríguez, P. y E. Vázquez-Domínguez. 2003. Escalas y Diversidad de Especies. 109-114 p. En: En: Morrone, J. J. & J. Llorente B. (eds). *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. CONABIO-Facultad de Ciencias, UNAM. México. 307 p.
- Rosenzweig, M. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, England. 436 pp.
- Semlitsch, R. D. y J. R. Bodie. 2003. Biological criteria for buffer zones around wetlands and riparian habitats for amphibians and reptiles. *Conservation Biology* 17 (5): 1219-1228.
- Soberón, J., J. Llorente, and A. M. Luis. 2005. Estimación del componente beta del número de especies de Papilionidae y Pieridae (Insecta: Lepidoptera) de México por métodos indirectos. 231-237p. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff, and A. Melic (Eds). *Sobre Diversidad Biológica: El Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gama*. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. 242 p.
- Soberon, J., P. Koleff, H. Arita, P. Rodríguez, A. Lira, O. Flores, L. Ochoa, T. Peterson, A. Navarro-Sigüenza. ¿Cómo se distribuyen espacialmente las especies? Escrito.
- Srivastava, D. 1999. Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potenciales. *Journal of Animal Ecology*. 68: 1-16.
- Stevens, G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist* 133: 240-256.
- Stockwell D.R.B. and D. Peters 1999. The GARP Modeling System: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science* 13:2 143-158.
- Texas Memorial Museum at UT Austin. Herpetology Collection. 2000.
- <http://www.zo.utexas.edu/research/txherps/>
- Toft, C. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia* 1: 1-21

- Trejo, I. 2005. Análisis de la diversidad de la selva baja caducifolia en México, Cap. 9: 111- 122 p. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff, and A. Melic (Eds). *Sobre Diversidad Biologica: El Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gama*. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. 242 p.
- Urbina-Cardona, N. y V. H. Reynoso. 2005. Recambio de anfibios y reptiles en el gradiente del potrero-borde-interior en Los Tuxtlas, Veracruz, México. Cap. 15: 191-204. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff, and A. Melic (Eds). *Sobre Diversidad Biologica: El Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gama*. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. 242 p.
- Vellend, M. 2001. Do commonly used indices of β -diversity measure species turnover? *Journal of vegetation science* 12: 545-552.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurements of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- Whittaker, R. J., K. J. Willis, and R. Field. 2001. Scale and species richness: toward a general hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28:453-470.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.
- Williams, S. E. y J. M. Hero. 1998. Rainforest frogs of the Australian wet tropics: guild classification and the ecological similarity of declining species. *Biological Science*. 265 (1396): 597-602.
- Willis, K.J. y R. J. Whittaker. 2002. The refugial debate. *Science*, 287: 1406-1407.
- Wilson, D. E. y A. Schmida. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology*. 72:1055-1064.

Conclusiones Generales

Los anfibios y reptiles son un modelo magnífico para estudiar patrones de diversidad y endemismo, debido a que en general presentan un tamaño restringido de área de distribución.

Se pudo observar que pese a que el gradiente latitudinal de la riqueza es una de las reglas generales en biología, también es grupo y escala dependiente. Se encontró que solo a escalas gruesas se observa claramente un gradiente latitudinal de riqueza en el país. La relación que existen entre riqueza y endemismo también varía con la escala comportándose diferencialmente para cada grupo, mientras que en anfibios es alta disminuyendo lentamente al bajar, en reptiles disminuye rápidamente al reducir la escala .

Se encontró que β varía con la escala y con el grupo. También se pudo encontrar las escalas a las que tiene sentido hablar de localidades para anfibios y reptiles en el sentido de unidades evolutivas mencionadas en 2004 por Halfter y Moreno. En el caso de anfibios y reptiles el alto valor de β subraya que el papel que juega el recambio en la conformación de la megadiversidad es de suma importancia.

Finalmente haber explorado los patrones de diversidad a diferentes escalas, con dos clases distintas y bajo dos enfoques, República y zonas de muestreo, dan las bases para confirmar que los patrones de diversidad, endemismo y recambio son grupo y escala dependientes. Lo cual es de suma importancia no sólo en planes de conservación en el largo plazo, sino para entender que existen procesos evolutivos y ecológicos particulares dependiendo de la escala y del grupo, que actúan para la dispersión y el mantenimiento de las especies como menciona Levin en 1992.

Estamos rodeados del enigma y
lo poco que entendemos racionalmente
es la excepción a un mundo enigmático.

La razón es la excepción, no la regla.

El enigma nos nutre, nos sostiene, porque nos asombra;
y el asombro *-maravillarse-* es el mar que rodea la isla de la lógica...

Constancia y otras novelas para vírgenes, Carlos Fuentes