



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE ECOLOGÍA
BIOLOGÍA EVOLUTIVA**

**ANÁLISIS DE LA DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE ESPECIES EN MODELOS
NEUTRALES**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

PAULINA TREJO BAROCIO

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. HÉCTOR TAKESHI ARITA WATANABE
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS**

**COMITÉ TUTOR: DR. JUAN ENRIQUE FORNONI AGNELLI
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
DR. DENIS PIERRE BOYER
INSTITUTO DE FÍSICA**

MÉXICO, D.F MAYO, 2014.



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
BIOLOGÍA EVOLUTIVA

**ANÁLISIS DE LA DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE ESPECIES EN MODELOS
NEUTRALES**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

PAULINA TREJO BAROCIO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. HÉCTOR TAKESHI ARITA WATANABE
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS
COMITÉ TUTOR: DR. JUAN ENRIQUE FORNONI AGNELLI
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
DR. DENIS PIERRE BOYER
INSTITUTO DE FÍSICA

MÉXICO, D.F. MAYO, 2014.



Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que el Subcomité de Biología Evolutiva y Sistemática, en su sesión ordinaria del día 13 de mayo de 2013, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de DOCTORA EN CIENCIAS de la alumna TREJO BAROCIO PAULINA con número de cuenta 401061914 con la tesis titulada: "ANÁLISIS DE LA DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE ESPECIES EN MODELOS NEUTRALES.", realizada bajo la dirección del: DR. HÉCTOR TAKESHI ARITA WATANABE:

Presidente:	DR. ALFONSO VALIENTE BANUET
Vocal:	DRA. ELLA GLORIA VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ
Secretario:	DR. DENIS PIERRE BOYER
Suplente:	DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
Suplente	DRA. TANIA ESCALANTE ESPINOSA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 11 de marzo de 2014.

M. del Coro Arizmendi

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

Al apoyo recibido por la beca CONACYT, con número de registro 202588 y el apoyo del proyecto PAPIIT IN225109 DGAPA-UNAM.

Al Tutor de la tesis Héctor Arita T. Watanabe.

A los miembros del Comité Tutor, Denis P. Boyer y Juan Enrique Fornoni Agnelli.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Gracias Dr. Héctor Arita por haber asesorado esta tesis, gracias por el apoyo académico y técnico a Gerardo Rodríguez Tapia, Fabricio Villalobos y a Nicolás Alacaraz Millman, al jurado que revisó este trabajo Dra. Ella Vázquez Domínguez, Dr. Alfonso Valiente Banuet, Dra. Tania Escalante, Dr. Enrique Martínez Meyer, Dr. Denis Boyer.

Gracias a la ayuda de Coca y Patricia Martínez, gracias por el espacio al Instituto de Ecología, a la Dra. Ana Elena y a Gabriela Jiménez Casas.

Gracias por el apoyo de todo tipo a Gaby, Clemen, Sofi, Abuela, Rigel, familia y amigos.

A la Vida, a la Tierra, a la Familia, a los Espíritus, a los Maestros, al Amor.

A ti

Gracias

CONTENIDO

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN	4
CAPÍTULO I	12
The co-occurrence of species and the co-diversity of sites in neutral models of biodiversity	
CAPÍTULO II	27
Modelos neutrales en ecología de comunidades	
CAPÍTULO III	56
Origen, evolución y distribución de los murciélagos filostómidos	
CAPÍTULO IV	81
Modelos neutrales como una hipótesis nula para el grupo Phyllostomidae, patrones de co-distribución y co-diversidad.	
DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES	98
LITERATURA CITADA	103

El objetivo fundamental en los estudios macroecológicos es entender las causas de la variación espacial de la diversidad de especies y esto se relaciona directamente con entender la relación que existe entre la diversidad y la distribución de las especies y los patrones que emergen a partir de esta relación como lo son la co-distribución y la co-diversidad.

Los modelos nulos son una de las herramientas utilizadas para realizar estos estudios, en su desarrollo han surgido propuestas dinámicas, en las cuales se proponen mecanismos generadores de patrones para estudiar el origen y mantenimiento de las especies a diferentes escalas espaciales y temporales.

La dinámica propuesta por la teoría neutral es un modelo mecanicista que genera patrones espaciales y temporales de distribución de especies, con ello permite integrar los procesos demográficos al análisis de las áreas de distribución y la riqueza de especies y facilita el estudio de factores demográficos e históricos, como la migración y la especiación. Los resultados generados por el modelo sirven como una hipótesis nula para analizar la distribución de un grupo biológico particular. El objetivo principal de este trabajo fue analizar la estructura geográfica de las especies en modelos neutrales, específicamente los patrones de co-distribución y co-diversidad.

El primer capítulo consiste en el análisis de los patrones de distribución de las especies en un modelo neutral y se compararon los resultados con los patrones observados de los mamíferos voladores y no voladores de México. El segundo capítulo es una revisión sobre los modelos comunitarios neutrales, su origen y desarrollo, profundizando en la teoría neutral de la biodiversidad y su utilización en trabajos recientes. El tercer capítulo es una revisión que aborda el origen, evolución y distribución de la familia de murciélagos Phyllostomidae. En el último capítulo se presenta la aplicación de modelo neutral como hipótesis nula a un grupo

biológico de estudio, la familia Phyllostomidae, analizando los patrones de co-distribución y co-diversidad.

In macroecological studies the main objective is to understand the causes of spatial variation in species diversity and this is directly related to understanding the relationship between diversity and distribution of species and the patterns that emerge from this relationship as are the co-distribution and co-diversity.

Null models are one of the resources used for these studies, since their development proposals have emerged that consider dynamic models, which are mechanisms pattern generators for the study of the origin and maintenance of species at different spatial and temporal scales.

The dynamics given by the neutral theory is a mechanistic model used to generate spatial and temporal patterns of species distribution, thereby integrating demographic processes allows the analysis of the areas of distribution and species richness and facilitates the study of demographic and historical processes such as migration and speciation. The results generated by the model serve as a null hypothesis to analyze the distribution of a particular biological group. The main objective of this work was to analyze the geographical structure of the species in neutral models specifically patterns of co-distribution and co-diversity in the model.

The first chapter is the analysis of the distribution patterns of species in a neutral model. The second chapter is a review of neutral community models, its origin and development, delving into the neutral theory of biodiversity and its use in recent work.

The third chapter is a review that focuses on the origin, evolution and distribution of the family of bats, Phyllostomidae. The final chapter presents the application of neutral model as null hypothesis of a biological group study, the family Phyllostomidae, analyzing the patterns of co-distribution and co-diversity.

Entender las causas de la variación espacial la diversidad de especies es el objetivo fundamental de los estudios macroecológicos.

La macroecología se ha descrito como una forma de estudiar las relaciones entre los organismos y su ambiente, lo que involucra caracterizar y explicar patrones estadísticos de abundancia, distribución y diversidad, siendo así un campo donde convergen la ecología, la biogeografía, la paleontología y la macroevolución (Brown, 1995), y al mismo tiempo contribuye a estos permitiendo estudiar cuestionamientos de diversa índole (Blackburn and Gaston, 2006). La macroecología ha sido vista también como una búsqueda de principios generales e invariantes que subyacen la diversidad y la variabilidad de los sistemas ecológicos (Marquet, 2002).

El estudio de los patrones espaciales y temporales de la distribución de las especies nos permite entender por qué la distribución de las especies en el planeta no es homogénea y estudiar los mecanismos de origen y mantenimiento de las especies a diferentes escalas espaciales y temporales.

Dada la escala y el propósito de muchos trabajos macroecológicos se dificulta la experimentación directa, por ello se han implementado los modelos nulos como una herramienta utilizada para el estudio de la distribución de las especies. Estos modelos generan patrones aleatorizando datos ecológicos y se diseñan de acuerdo a algún proceso ecológico o evolutivo en particular, por lo que la aleatorización produce un patrón en ausencia del mecanismo ecológico o evolutivo y permite compararlo con el patrón empírico (Gotelli and McGill, 2006). Una crítica común a estos modelos es que no proponen ningún mecanismo particular para la generación del patrón bajo estudio por lo que son modelos que han sido útiles en la caracterización del patrón, pero sigue sin resolverse cuáles son los mecanismos responsables.

Recientemente, se han desarrollado modelos dinámicos los cuales establecen un mecanismo generador de patrones incorporando el modelaje de procesos de especiación, extinción y dispersión (Gotelli et al. 2009). Estos modelos dinámicos en muchos casos están basados en agentes, es decir agentes que funcionan como individuos, y a estos pueden ajustarse parámetros como la tasa de mortalidad, nacimiento, migración, especiación y extinción además de incorporar la identidad específica de cada individuo, los parámetros pueden ajustarse de acuerdo a datos observados o no, lo que permite tener datos sobre la dinámica de poblaciones y de comunidades y compararlos con los datos reales. De esta forma estos modelos son una alternativa para el estudio de la distribución y el mantenimiento de las especies. Los resultados que se generan con modelos mecanicistas pueden interpretarse desde dos puntos de vista distintos; la interpretación débil, donde los resultados del modelo se toman como una hipótesis nula, es decir los resultados son comparables con los datos empíricos pero el mecanismo no se toma forzosamente como el responsable del patrón observado y la interpretación “fuerte”, donde se considera que el mecanismo planteado en el modelo es aquel que subyace al patrón observado y esto permite realizar predicciones sobre el comportamiento del sistema de estudio (Bell, 2001).

Un modelo mecanicista usado en ecología de comunidades es el modelo neutral. Los modelos neutrales en ecología de comunidades tienen sus orígenes en el modelo neutral de genética de poblaciones de Kimura (1971), donde propone que todos los genotipos tienen la misma adecuación, las únicas causas de los cambios en las frecuencias alélicas son las mutaciones, la migración y la estocasticidad demográfica.

El modelo neutral como lo propone Hubbell (2001) en la Teoría neutral de la biodiversidad y biogeografía, además de las ideas de Kimura integra las ideas del modelo de biogeografía de islas de Wilson y MacArthur (1967). El modelo que Hubbell propone se compone de una metacomunidad, un conjunto de comunidades locales relacionadas entre ellas por migración

(McGill et al. 2006), la migración es dependiente de la distancia a la que se encuentran unas de otras y la dinámica del modelo consiste en que todos individuos tienen idénticas propiedades demográficas (Bell, 2001; Chave, 2004), es decir las probabilidades de nacimiento, muerte, inmigración y especiación son las mismas para todos los individuos, esto es lo que Hubbell (2001) define como neutral.

El cambio en la abundancia de especies causado por los eventos de muerte, reproducción, migración y especiación estocástica que siguen las mismas reglas para todos los individuos sin importar a que especie pertenezcan es llamado deriva ecológica (Hubbell, 2001). Este proceso genera patrones espaciales y temporales de la distribución de especies (Bell, 2001), con lo cual el modelo neutral permite integrar los procesos demográficos al análisis de las áreas de distribución y la riqueza de especies, facilita el estudio de factores demográficos e históricos, como la migración y la especiación en el estudio de la conformación de estos patrones de distribución.

En los estudios de ecología de comunidades la estructuración por competencia fue la teoría explicativa predominante, en esta teoría las interacciones biológicas son el elemento que determina la estructuración de la comunidad (Gause, 1934; Hardin, 1960; Hutchinson, 1957).

Los modelos neutrales plantean un enfoque diferente, no utilizan a las interacciones como el factor explicativo de la coexistencia de especies en una comunidad, al considerar que todos los individuos tienen las mismas probabilidades demográficas independientemente de la especie a la que pertenezcan. En otras palabras el modelo neutral asume una equivalencia ecológica de las especies, bajo este supuesto se estudian los patrones en la composición de especies.

El propósito de esto es simplificar el análisis de la dinámica compleja de las comunidades, determinar la importancia de las interacciones en su estructuración y explicar el mecanismo por el cual se conforman, es un enfoque diferente a la estructuración por competencia.

El modelo neutral sirve para estudiar los mecanismos de estructuración comunitaria, mantenimiento y control de la biodiversidad, permite hacer predicciones sobre la abundancia de las especies, la distribución de la diversidad de especies y sus cambios a escalas espaciales y temporales. Es parte de los esfuerzos que se han realizado por desarrollar modelos mecanicistas con bases biológicas que puedan predecir la distribución de las áreas de distribución.

Una forma usual de analizar los patrones de diversidad y distribución de las especies es utilizando matrices de presencia/ausencia, la presencia se registra con unos y la ausencia con ceros, en la matriz las filas corresponden a los datos para especies, la suma de los elementos de las filas corresponde al área de distribución de las especies y las columnas contienen los datos para los sitios, la suma de los elementos en una columna corresponde a la riqueza de especies para ese sitio, de esta manera la matriz resume los datos de riqueza y área de distribución de las especies (Gotelli, 2000). Ambas son matemáticamente equivalentes, es decir se calculan de la misma forma, como la suma de unos en la matriz y están relacionadas por propiedades estadísticas en la matrices de presencia/ausencia (Arita et al, 2012). Con estos datos pueden compararse los datos empíricos con los generados por modelos nulos o neutrales.

Dos elementos explorables por medio de esta relación entre la diversidad y la distribución de las especies es el patrón de co-distribución entre especies y la co-diversidad de los sitios. La co-distribución o co-ocurrencia, se entiende como la correlación espacial en la distribución de las especies medida como el traslape de las áreas de distribución (Bell, 2003 y 2005). La co-diversidad de los sitios se define como la correlación entre sitios en términos de las especies que comparten. La matriz de presencia ausencia nos permite analizar la co-distribución de las especies y la co-diversidad de los sitios y la interrelación entre ellos. Recientemente se han implementado herramientas para el análisis de la co-diversidad y la co-distribución (Arita et

al, 2008 y Arita et al, 2012) que enriquecen la interpretación de la relación estadística entre estos patrones. Estas herramientas se basan en los estudios de Graves y Rhabek (2005) sobre los patrones de distribución de las aves de Sudamérica, donde analizan el traslape de las áreas de distribución bajo el concepto de campo de dispersión, a partir de ese trabajo Arita et al (2008 y 2012) desarrollaron las herramientas que utilizamos en el presente estudio.

Para realizar el trabajo que aquí se presenta se diseñó un programa que simula la dinámica del modelo neutral y que permite determinar los parámetros de simulación (individuos, celdas, ubicación de las celdas y tasas de nacimiento, muerte, especiación y dispersión). Los resultados generados por la dinámica estocástica sirvieron como una hipótesis nula, analiza los patrones de co-distribución y co-diversidad en el modelo y se comparan con el patrón de distribución de un grupo biológico particular.

El primer capítulo consiste en el análisis de los patrones de distribución de las especies en un modelo neutral, en el cual varía los parámetros de especiación y dispersión, se analizan los patrones de co-distribución y co-diversidad, y se comparan con los datos de los mamíferos mexicanos voladores y no voladores.

El segundo capítulo es una revisión sobre los modelos comunitarios neutrales, su origen y desarrollo, profundizando en la teoría neutral de la biodiversidad y su utilización en trabajos recientes.

El tercer capítulo es una revisión que aborda el origen, evolución y distribución de la familia Phyllostomidae, una familia de murciélagos de hoja nasal del continente americano. La finalidad de la revisión fue sintetizar las hipótesis biogeográficas y ecológicas sobre la diversificación y distribución geográfica de este grupo, para tener un mejor panorama de los procesos responsables de su distribución.

En el último capítulo se presenta la aplicación de modelo neutral como hipótesis nula a un grupo biológico de estudio, la familia Phyllostomidae, analizando los patrones de co-

distribución y co-diversidad. Comparando la distribución observada de las especies de la familia Phyllostomidae con la distribución generada por medio de modelos neutrales.

- Arita, H.T., Christen, A., Rodríguez, P., & Soberón, J. (2008). Species diversity and distribution in presence-absence matrices: mathematical relationships and biological implications. *American Naturalist*, 112, 519-532.
- Arita, H.T., Christen, A., Rodríguez, P. & Soberón, J. (2012). The presence–absence matrix reloaded: the use and interpretation of range–diversity plots. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 282–292.
- Bell, G. (2001). Neutral macroecology. *Science*, 293, 2413-2418.
- Bell, G. (2003). The interpretation of biological surveys. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270, 2531–2542.
- Bell, G. (2005). The co-distribution of species in relation to the neutral theory of community ecology. *Ecology*, 86, 1757–1770.
- Blackburn, T.M. & Gaston, K.J. (2006). There's more to macroecology than meets the eye. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 537-540.
- Brown, J.H. (1995). *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Chave, J. (2004). Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, 7, 241-253.
- Gause, G.F. (1934). *The Struggle for existence*. Baltimore: Williams and Wilkins.
- Gotelli, N.J. (2000). Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, 81, 2606–2621.
- Gotelli, N.J. & McGill, B.J. (2006). Null versus neutral models: what's the difference? *Ecography*, 29, 793-800.
- Gotelli, N.J., Anderson, M.J., Arita, H.T., Chao, A., Colwell, R.K., Connolly, S.R., Currie, D.J., Dunn, R.R., Graves, G.R., Green, J.L., Grytnes J., Jiang, Y., Jetz, W., Lyons, S.K., McCain, C.M., Magurran, A.E., Rahbek, C., Rangel T.F.L.V.B., Soberón J., Webb C. O. &

- Willig, M.R. (2009). Patterns and causes of species richness: a general simulation model for macroecology. *Ecology Letters*, 12, 873-886.
- Graves, G.R. & Rahbek C. (2005) Source pool geometry and the assembly of continental avifaunas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102, 7871-7876.
- Hardin, G. (1960). The competitive exclusion principle. *Science*, 131: 1292-1297.
- Hubbell, S.P. (2001). The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton: Princeton University Press.
- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia Quantitative Biology*, 22, 415-427.
- Kimura, M. & Ohta, T. (1971). Theoretical aspects of population genetics. Princeton: Princeton University Press.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton: University Press, Princeton.
- Marquet, P.A. (2002). The search for general principles in ecology. *Nature*, 418, 723.
- McGill, B.J., Maurer, B.M. & Weiser, M.D. (2006). Empirical evaluation of neutral theory. *Ecology*, 87, 1411-1423.

The Co-Occurrence of Species and the Co-Diversity of Sites in Neutral Models of Biodiversity

Paulina Trejo-Barocio¹, Héctor T. Arita^{2*}

¹ Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F., México, ² Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, México

Abstract

Patterns of co-occurrence of species are widely used to assess the fit of ecological neutral models to empirical patterns. The mathematically equivalent patterns of co-diversity of sites, in contrast, have been considered only indirectly and analyses normally are focused on the spatial distribution of species richness, rather than on the patterns of species sharing. Here we use two analytical tools (range-diversity plots and rank plots) to assess the predictions of simple neutral models in relation to patterns of co-occurrence and co-diversity. Whereas a fully stochastic null model predicts zero average among species and among sites, neutral models generate systems with low levels of covariance among species and high levels of positive covariance among sites. These patterns vary with different combinations of dispersal and speciation rates, but are always linked to the shape, symmetry, and spread of the range-size and species-richness frequency distributions. Non-homogeneous patterns of diversity and distribution arise in neutral models because of the spatial arrangement of sites and their concomitant similarity, which is reflected also in the spread of the range-size frequency distribution. The nearly null covariance among species, in contrast, implies low variance in species richness of sites and very slim frequency distributions. In real world assemblages of Mexican volant and non-volant mammals, patterns of range-size and species-richness frequency distribution are similar to those generated by neutral models. However, when the comparison includes the covariance both for species (co-occurrence) and for sites (co-diversity), empirical patterns differ significantly from the predictions of neutral models. Because of the mathematical links between the covariance in the distribution of species and the variance of species-richness values and between the covariance in species sharing among sites and the variance of range-size values, a full understanding of patterns of diversity calls for the simultaneous analysis of co-occurrence and co-diversity.

Citation: Trejo-Barocio P, Arita HT (2013) The Co-Occurrence of Species and the Co-Diversity of Sites in Neutral Models of Biodiversity. PLoS ONE 8(11): e79918. doi:10.1371/journal.pone.0079918

Editor: Jerome Chave, Centre National de la Recherche Scientifique, France

Received: December 12, 2012; **Accepted:** September 27, 2013; **Published:** November 11, 2013

Copyright: © 2013 Trejo-Barocio, Arita. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Funding: PT-B received a scholarship from Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT 202558). Funding was provided by DGAPA-UNAM through PAPIIT project IN225109. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

* E-mail: arita@cieco.unam.mx

Introduction

Heterogeneity in the distribution of species and their diversity is one of the most obvious patterns in macroecology. Because the size and location of geographical ranges varies much among species, different taxa are found in different places, and patterns of species richness arise as a consequence. By studying spatial and temporal patterns in the distribution of species, biologists try to understand the mechanisms that generate and maintain biological diversity at different spatial and temporal scales [1]. Intuitively, intrinsic differences among species should contribute to higher levels of diversity. If species have different demographic traits, dispersal capabilities, and habitat requirements, those differences inevitably lead to variation in the size and structure of their ranges, and to a concomitant heterogeneity in the distribution of diversity. An important body of research in ecology is aimed at examining differences among species to understand patterns of co-occurrence, and thus, patterns in the distribution of diversity [2,3].

Ecological and evolutionary models have been proposed to test hypotheses regarding the distribution and diversity of species. Null models were conceived to simulate assemblages in which species distribute randomly, but retaining some of the basic differences

among them (e.g., the size of their ranges). The objective of null models is to test for ecological processes, such as species interactions, by generating statistical distributions in the absence of the process of interest and by comparing empirical patterns to that distribution [4]. Other models have examined the dynamics of diversification through stochastic birth and death processes in which no difference is considered among species [5]. In yet another type of stochastic models, researchers conceived processes based on the non-intuitive assumption of no differences in biological traits among individuals of different species [6,7,8]. These models were based on Kimura's neutral models of genetic evolution [9], so they became to be known as ecological neutral models. Neutral models are based on stochastic processes that simulate the origin, dispersal, and death of individuals of different species, with all individuals having exactly the same biological traits regardless of their species. Species assemblages produced by neutral models, in its original form or in modern, more sophisticated versions, are surprisingly similar to real life ecological communities at different spatial scales [8,10,11,12,13], a fact that prompted the proposition of Hubbell's Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography to explain real life patterns of diversity and distribution as the result of purely stochastic

processes [8]. Today, after a little more than a decade since the publication of Hubbell's monograph, the relative role of stochastic processes in shaping local communities and regional assemblages of species is fully debated [14,15,16] and the power of neutral models in explaining real world patterns is still the subject of intensive scrutiny [17,18,19,20].

Comparisons of predictions of neutral models with real life assemblages of species have been based mostly on the frequency distribution of abundance among species, the species-area relationship, the spatial distribution of species richness, and the spatial turnover of species [13,14,15,21,22]. Less frequently, patterns based on the occurrence and co-occurrence of species have been also used to test predictions of neutral models, particularly at large macroecological scales [11,23,24]. Occurrence is normally examined through the analysis of the geographic frequency distribution (RSFD), and co-occurrence can be quantified with various indices that measure the degree of association or segregation in the spatial distribution of species [7,5,24]. A more direct measure of co-occurrence is the covariance between pairs of species in terms of the number of sites in which the two ranges overlap [23,25,26]. A positive covariance indicates association between the two species, whereas a negative covariance suggests spatial segregation. The overall pattern of co-occurrence can be quantified by averaging all pairwise covariance values across all species in the assemblage [25,26], providing additional parameters to contrast predictions of neutral models with real-life data.

If patterns of covariance quantify the co-occurrence of species, then, in exactly the same way, covariance among pairs of sites in terms of the number of species that they share can be used to measure what has been called the co-diversity of sites [23]. Just as the co-occurrence of species is determined by patterns of association or segregation, the co-diversity of sites depends on the degree of similarity or differentiation among localities in terms of species composition [27]. A positive covariance between two sites indicates that they share more species than expected by chance, whereas a negative covariance is evidence of a differentiation in species composition higher than expected by chance. As with species, covariance by sites can be averaged across all sites to produce an overall measure of co-diversity. In contrast with the co-occurrence of species, the co-diversity of sites has not been widely adopted as a comparing parameter for null and neutral models [23]. Instead, diversity is routinely examined with the spatial pattern of species richness, but parameters such as the species richness frequency distribution (SRFD) and the relative size of sites have been basically ignored as testing variables.

It could be argued that the analysis of patterns of covariance among species (co-occurrence) and among sites (co-diversity) should be crucial in testing predictions of neutral models. In the very definition of neutral models, the distribution of species is generated through random processes, so ranges should be independent of each other. Consequently, the expected average covariance between species should be zero, providing a specific prediction to be tested. In contrast, the expected average covariance and the frequency distribution of pairwise covariances between sites cannot be easily derived from the assumptions of spatially-explicit neutral models. This is because the probability of species migrating to localities differs among sites as a function of distance, so sites are not independent and the average covariance between them is bound to be different from zero. Thus, by using the patterns of covariance both for species and for sites, modelers can generate a complete battery of tests to contrast the results of the models against real world patterns.

In this paper, we examine the patterns of co-occurrence and co-diversity under different conditions for simple neutral models. We

also use examples of continental assemblages of mammal species to compare the predictions of the model with real world patterns. We examine the output of the neutral models and the empirical data to illustrate the use of correspondence plots [28,29] and rank plot as powerful visual and analytical tools in quantifying patterns of diversity and distribution. Our expectation was that a totally randomized model would generate patterns with null average covariance both for species and for sites, but we expected that neutral models could generate non-zero covariances for sites, depending on the assumptions of dispersal of the models, but not for species.

Methods

Neutral model

We implemented a model with neutral community dynamics based on Hubbell's neutral theory of biodiversity [7,8]. Our model consisted of a spatially-explicit metacommunity, established on a homogeneous space and formed by a set of species of the same trophic level having exactly equal demographic traits and showing no biotic interactions [11,20]. These conditions were attained by allowing each individual in the metacommunity to be born, die, migrate, and speciate with exactly the same probability as any other individual, regardless of species identity. The modeled space was a square grid of 256 cells, each one harboring at least one individual at all times.

At the start of each simulation, 8,500 individuals were randomly located on this grid and assigned at random to one of 145 species. These initial conditions also represent a reference point corresponding to a system in which the distribution of species and the species richness at sites are totally randomized. These conditions are biologically unreasonable but serve as an extreme null model in which the expected covariances, both for species and for sites, should be null. Thus, the examination of these initial conditions represents a point of comparison for interpreting the conditions at the end of the simulations.

As dictated by the neutral theory, dynamics of the system followed very simple rules. In each simulation cycle, every individual could die with a fixed probability d ($0 < d < 1$). Dead individuals were replaced instantaneously with another individual of the same or of a different species, every species having the same probability of being chosen, so d is here described as a death-birth parameter. This death-birth process maintained the number of individuals constant through the simulations, due to coupling with the zero-sum assumption of classic neutral models [7,8]. A dispersal parameter m ($0 < m < 1$) defined the probability of an individual moving from its original cell to another one at each time step, with higher probability for sites closer to the source cell following a linear function with distance. Finally, a parameter of point mutation speciation ν ($0 \leq \nu \leq 1$) [8], defined the probability that an individual changed its species membership (here "speciating") during one time step. Each simulation consisted of 2,000 cycles of these processes. For the different simulations, we varied the speciation probability ($\nu = 0.0, 10^{-6}, 10^{-5}, 10^{-4}, 10^{-3}$ per unit time) and the dispersal parameter ($m = 0.0, 0.25, 0.5$ per unit time), while keeping the death-birth probability constant ($d = 0.01$ per unit time).

Empirical cases

We examined patterns of distribution and co-diversity for two assemblages of mammalian species at different scales to contrast results of the neutral model with real-world cases. The first assemblage was a set of 130 species of Mexican birds distributed over a grid of 824 0.5x0.5 degree quadrats (approximately

2840 km² at the latitude of Mexico). The second set included the non-volatile mammals of a grid of 62 0.5×0.5 degree quadrats located in Central Mexico, in the limit of the neotropical and neotropical biogeographic regions. In both cases, information on the distribution of species was gathered from museum specimens and data from the primary literature [29,30].

Presence-absence matrices and range-diversity plots

Output from each simulation and from the empirical cases was transferred to species × sites presence-absence matrices. The distribution of S species in N sites can be summarized in an $S \times N$ matrix with elements $\delta_{ij} = 1$ if species i is present in site j , and $\delta_{ij} = 0$ otherwise. We used the R script in reference [26] to extract information on the distribution of species and the diversity of sites through row and column sums of the matrix, respectively. The range size of each species (r_i), defined here as the number of cells in which that species occurs, equals the sum of elements of the matrix along the row corresponding to that species (R-sums). In the same manner, the species richness of a given site (q_j) can be calculated as the sum of elements of the matrix along the column corresponding to that site (Q-sums). By combining R- and Q-analyses, additional parameters can be computed: the range-richness of a species (β_i) is the average number of species occurring in the sites where species i is present and the per-site range size (θ_j) is the average number of sites occupied by the species occurring in site j [25,26].

By plotting $\theta_j = r_j/N$ (the range size of species proportional to the total number of sites) vs $\beta_i = \beta_i/S$ (the proportional species richness of sites in which species i occurs), distribution and diversity can be visualized in a single plot in which each point represents a species. Equivalently, with a plot of $\delta_i = r_i/S$ (proportional species richness) vs $\theta_j = \theta_j/N$ (proportional per-site range size) parameters of diversity and distribution can be displayed simultaneously by sites. These two types of range-diversity plots (RD plots) are necessary to have a complete depiction of a system, as they summarize the complementary but independent patterns of diversity and distribution by species and by sites [25,26].

Range-diversity plots are particularly suited for analyses of co-occurrence and co-diversity because of the statistical relationship between covariance and the parameters of diversity and distribution used in the plots. In an analysis by species, it can be shown that $\beta_i = \rho_i / (\beta_i = \bar{\beta}^*)$, where ρ_i is the average covariance of species i with all species and $\bar{\beta}^*$ is the average proportional species diversity in all sites. In a RD plot depicting θ_j as a function of β_i , species with the same average covariance arrange along hyperbolic curves following this equation, and species with average covariance equal to zero arrange along a vertical line coinciding in the x -axis with the average proportional species richness of all sites [25,26]. Points to the right of this vertical line correspond to species with positive average covariance (overall positive association), and points to the left show species with negative average covariance (overall segregation).

In exactly the same mathematical way, range-diversity plots by sites show the average covariance through the relationship $\theta_j = \rho_j / (\theta_j = \bar{\theta}^*)$. In this case, ρ_j is the average covariance of site j with all sites, and $\bar{\theta}^*$ is the average proportional range size of all species. In the plot by sites, points to the left of a vertical line coinciding with $\bar{\theta}^*$ correspond to sites with negative average covariance (differentiation), and points to the right of the line show sites with average positive covariance (similarity). An important property of presence-absence data is that for any system the average proportional range size of all species equals the average

proportional species richness of all sites (that is, $\bar{\beta} = \bar{\theta}^*$). Moreover, these proportional averages are also equal to the proportional BI of the matrix, that is, the number of occurrences (ones) in the matrix in proportion to the size of the matrix, $\bar{\beta} = \bar{\theta}^* = \bar{\beta} = \frac{1}{S} \sum_i \delta_i$, where the sum is across the whole matrix. As a consequence of this equality, the position of the vertical line of zero covariance is the same in RD plots both for species and for sites, coinciding in the x -axis with the value of $\bar{\beta}^*$ [25,26].

Rank distribution and rank diversity plots

The range-size frequency distribution (RSFD) is generally depicted using histograms [31,32]. Here we show that the derivative rank distribution plots sequences of species ordered from the most widespread to the most restricted and showing their proportional range size (θ_i), displaying more visual and quantitative information amenable to comparisons of co-occurrence patterns (Fig. 1a). First, the area under the curve equals the summation of all proportional ranges, but that sum also equals the average species richness among sites [26]. Second, the area under the line defined by the average proportional range ($\bar{\theta}^*$) also equals that summation (because it is the average multiplied by the number of species) and also show the average richness of sites (1 line), the area of the whole plot is equal to S , the total number of species. This can be seen by noticing that the boundaries for the plot are S in the abscissa and 1 in the ordinate, as the area is clearly equal to S . Another way of seeing this is by imagining a system in which all species occur in all sites, in that case, the rank curve would be a horizontal line along the top of the plot, so $\theta_i = 1$ for all species, and the area under the curve would be $1S = S$. Finally, the area between the horizontal line marked by $\bar{\theta}^*$ and the curve is a measure of unevenness of the RSFD; a system with maximum evenness would have all species occupying exactly $\bar{\theta}^*$ sites and would generate rank plots with no yellow area. Notice that, because the areas of the blue rectangle equals S , dividing the yellow area by the blue area is equivalent to computing the average absolute deviation of range size values from the average, so the parameter $U_{RS} = 1/S \sum_{i=1}^S |\theta_i - \bar{\theta}^*|$ is a measure of unevenness in the range size frequency distribution, and rank distribution plots provide a visual representation of such variable and of the variance in range size.

With exactly the same reasoning, rank diversity plots can be drawn by depicting the species richness frequency distribution (SRFD) as a sequence of sites arranged by their species richness (Fig. 1b). Because $\bar{\beta} = \bar{\theta}^*$ [25], the central location of the curves has to be the same in corresponding rank distribution and rank diversity plots, but the unevenness can vary independently for sites and species. In this case, unevenness is measured as $U_{RD} = 1/N \sum_{j=1}^N |\beta_j - \bar{\beta}^*|$, and, again, the yellow area in Fig. 1b, relative to the blue area, is a visual representation of this variable and of the variance in species richness.

Single-parameter measures of co-distribution and co-diversity

We used Schlüter's variance ratio test, V_{ρ} [33] as quantity in a single parameter the complex patterns of co-occurrence of species. The test is based on the fact that the variance in species richness among sites equals the sum of the variance/covariance matrix of species, so $V_{\rho} = \text{var}(\beta) / \sum_i \rho_i \delta_i$, where $\text{var}(\beta)$ is the variance in species richness among sites and $\sum_i \rho_i \delta_i$ is the summation of the variance within the ranges of species, is a measure of covariance among species [33]. If the average covariance among species equals the average variance within ranges, then $V_{\rho} = 1$; $V_{\rho} < 1$

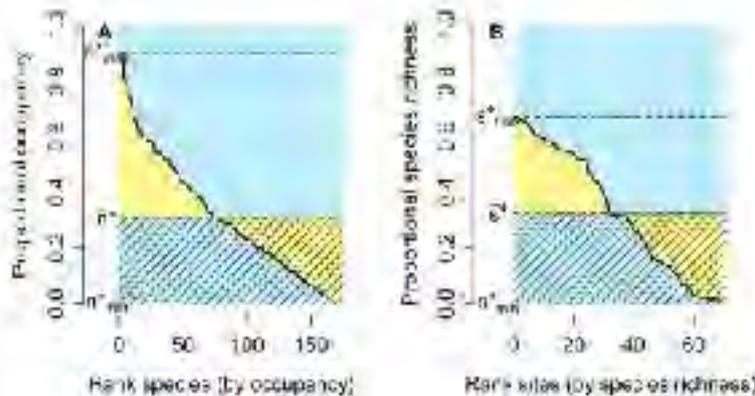


Figure 5. Rank distribution and rank diversity plots. Hypothetical example showing species ranked by their occupancy at single sites (A) and sites ranked by the species richness (B). The area of the blue rectangle equals the number of species (in A) or the total number of sites (in B). Yellow areas represent the union of the range-size (A) or species-richness frequency distribution (B), and the shaded areas are equal to the average species richness of sites for the plot by species (A) or the average range size of species in the plot by sites (B). doi:10.1371/journal.pone.0079918.g005

indicates negative average covariance, and $V_{GR} > 1$ means that the average covariance is positive. We also used the mathematically equivalent parameter V_{GR} (a ratio of the variance in range size and the sum of variance in species richness of sites) to measure the significance of the association among sites [23,25].

We used Pearson's G as a measure of symmetry in asymmetry in the frequency distribution of range size and species richness. G equals $\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n x_i^2 y_j^2 / (n^2 \sigma_x \sigma_y)$ where the x_i are the observations of range size (for species) or species richness (for sites), σ_x and σ_y are the means, and the standard deviation of these observations, and n is the sample size, that is, the number of species or the number of sites. Positive values of G indicate a concentration of values in the left part of a histogram and a long tail to the right of it, whereas G values indicate left-skewed curves.

Results

Initial conditions

The random selection of 2500 individuals to 145 colonies and 200 sites generated a *Staphylococcus aureus* matrix with low RD ($\bar{r} = 0.207$) which implied that mean range size was 20.7% of the colony ($\bar{r} = 53.0h$) and average species richness was 50.7% of species ($\bar{r} = 29.6\bar{S}$). Variance around the mean was very low, generating narrow distributions of range size and species richness (frequency distributions (right-hand histograms in Fig. 2A and B, and rank plots in Fig. 2C and D). Species showed no association or signification (no covariance: $\neq 0.001$), Silliman's $V_{GR} = 0.0007$, and sites showed no similarity in differentiation (pairwise covariance: $\neq 0.001$, $V_{GR} = 0.0008$). These patterns produced RD plots in which points arranged along the vertical central line (no mean covariance), with both columns of mean covariance < 0.001 (Fig. 2A and B).

Neutral models

The random case with no speciation ($\mu = 0.0$) and no dispersal ($\sigma = 0.0$) yielded species with the 1% species having very small ranges, producing generalizable matrices with very low RD ($\bar{r} = 0.013$), meaning that on average only 1.3% of species occurred at a given cell, and 1.3% of sites were included in the range of a given species. Points in the RD plot for species are concentrated on the lower part of the graph and along the vertical line, indicating that all species had very small ranges and

average covariance close to zero (Fig. 3 top left panel). Similarly, points for sites concentrated on the lower left corner of the RD plot, indicating very low species richness values and average covariance with other sites close to zero (Fig. 3 top left panel). The resulting rank plots were extremely flat, indicating the very low degree of variation both in range size of species and in species richness of sites (Fig. 5 and 6, top left panels).

Systems with no speciation ($\mu = 0.0$) and increasing rates of dispersal (from $\sigma = 0.0$ to 0.5) produced progressively more species (from 25 to 1992, Table 1), but in all cases the fill of the matrix was extremely low, meaning that all species had very small ranges and distributed very low species richness, and concentrated all points concentrated on the lower left corner of the RD plots, both for species and for sites, regardless of the total number of species (Figs. 3 and 6, left panels). In all these cases, rank plots both for species and for sites were very flat and centered on the lower part of the graph (Figs. 5 and 6, left panels).

Simulations with no speciation ($\mu = 0.0$) and increasing levels of dispersal (from $\sigma = 0.0$ to 0.5) generated systems with increasing RD in the matrix, and with higher variation in the range size of species, as evidenced in the histograms of RD plots in the top panels in Fig. 3 and in the rank plots for species in Fig. 5. In the RD plots by species when at 60.0 points are arranged along the vertical axis, indicating that the average covariance of species is close to zero, a fact also shown by the V_{GR} values very close to 1.0 (0.954, 1.004). In these cases, rank plots by species show increased levels of covariance in range size values but with a nearly symmetric distribution of values. Sites, in contrast, showed less variation of species richness values and overall positive covariance, producing RD results with clusters of points to the right of the vertical line, and rather flat but asymmetric rank plots (Figs. 3 and 6, top panels).

Days in which both speciation and dispersal differentiated from random (non-random) species. The results, number of species in the system increased with higher covariation rates, but also was affected by dispersal, with fewer species resulting from higher dispersal values (Table 1). Except for the cases with the highest dispersal levels ($\sigma = 0.001$), range size varied widely, showing asymmetry in its frequency distribution, particularly for intermediate levels of dispersal (Figs. 3 and 5). Clusters of variation in range size, species-derived linear relationships in regression are indicated by points in the RD plots arranged along the vertical

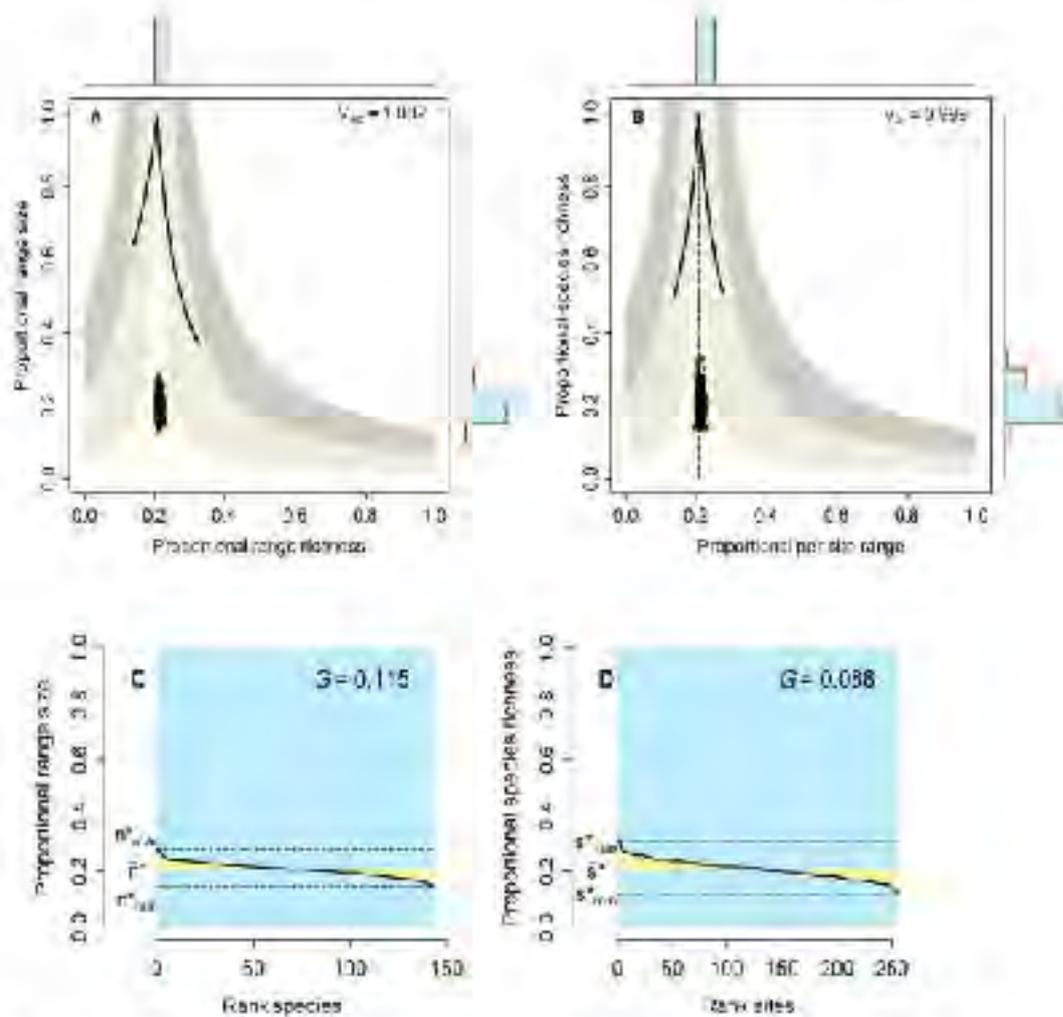


Figure 4 Initial conditions of the neutral models described in the text. Range size frequency plots by species (A) and by sites (B) show the values of Schläpfer's variance-ratio index. Vertical dashed lines correspond to the value of $(V_{rs})_{max} = \alpha = \beta$; solid curves show maximum possible values of richness and range size, and shaded areas show the average covariance of species and of sites from the vertical line upward; limits are covariances $\alpha = 0.01, 0.05, 0.1$. Rank plots depict the ranges (C) and species richness (D) frequency distributions and the value of Pearson's measure of skewness, color is in Figure 1. doi:10.1371/journal.pone.0207951.g004

zero-covariance line (Fig. 3). Sites showed little variation in their species richness values, producing clusters of points in the RD plots (Fig. 4). These clusters were located in all cases to the right of the vertical zero-covariance line, indicating a general positive covariance between site and patch size, species composition, in our case (with $\alpha = 0.2$ and $\beta = 0.0001$), with points located to the sector for average covariance > 0.05 . The rank plots by site evidenced significant species richness frequency distributions showing very little variation (Fig. 5).

Empirical patterns

Patterns of distribution and diversity for the set of Mexican bats and for the mammals of central Mexico were in appearance similar to those of the neutral model, with intermediate levels of skewness and species richness, with points for species arranging close to the vertical zero-covariance and points forming clusters to the positive-covariance sector of RD plots (Fig. 7 and 8). The

range size frequency distribution for Mexican bats (Fig. 7A and C), for example, could not be distinguished from the equivalent distribution in the simulation with $\alpha = 0.5$ and $\beta = 0.000001$ (two-sample Kolmogorov-Smirnov test, two-tailed, $D = 0.367$, $P = 0.163$), and the species richness frequency distribution in the simulation did not differ from that corresponding to the mammals of central Mexico (Fig. 8B and D; $D = 0.153$, $P = 0.077$). A chi-squared, however, revealed significant differences when comparing the corresponding frequency distributions for bat species richness and of range size of mammals of central Mexico in large cases ($N = 10^7$). Moreover, points in RD plots by species scattered far from the general trend, the two empirical cases that in the simulation, generating wider histograms for range richness and higher V_{rs} values (Fig. 7A and 8B). Likewise, points in sites in the corresponding RD plots were more scattered than the empirical cases than in the simulations, and related especially to the area around covariance > 0.1 (Fig. 7B and 8E).

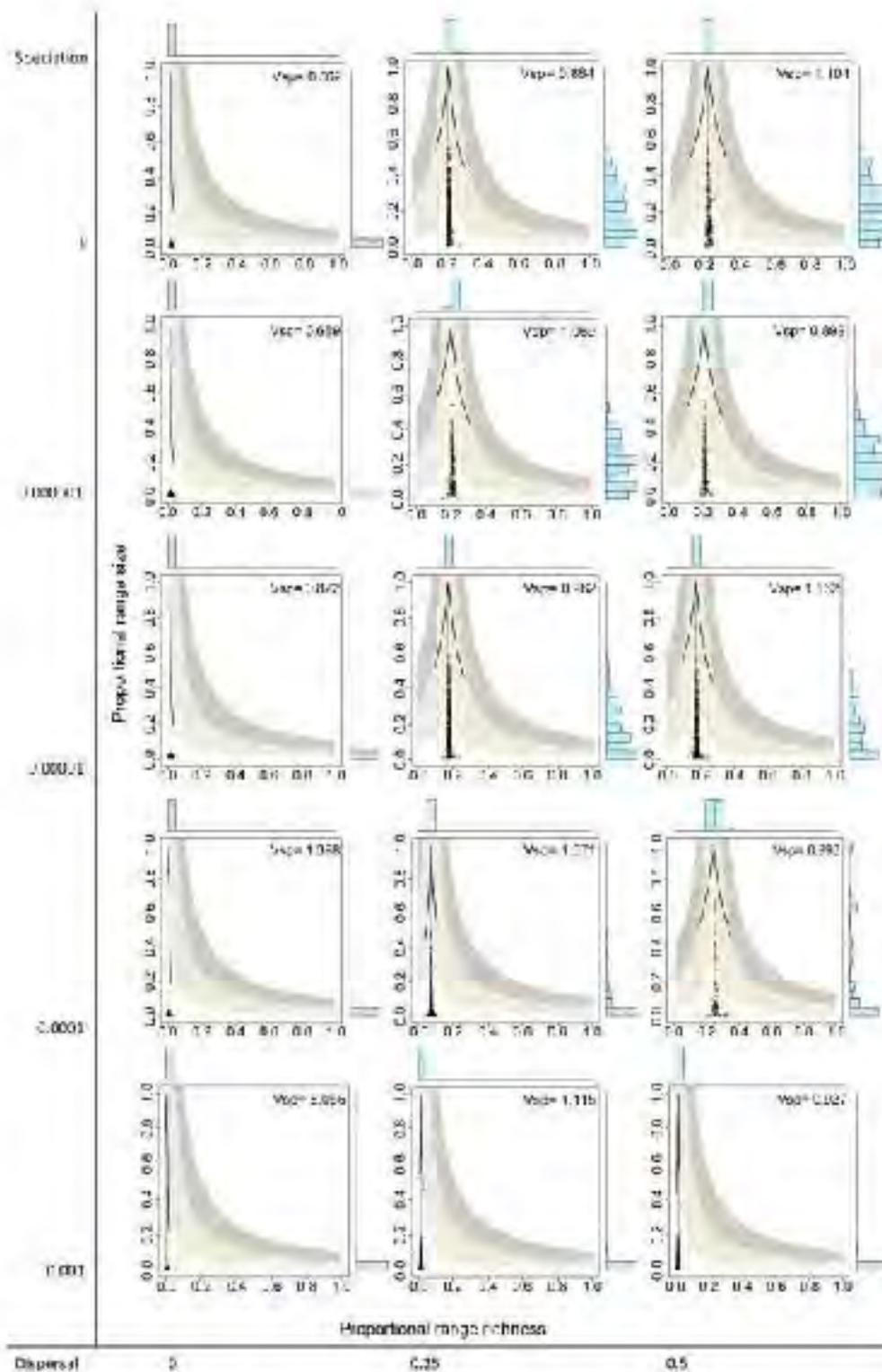


Figure 3. Range-diversity plots by species for different combinations of the speciation and dispersal parameters in neutral models. Information as in figure 2A. [doi:10.1371/journal.pone.0070911.g003](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070911.g003)

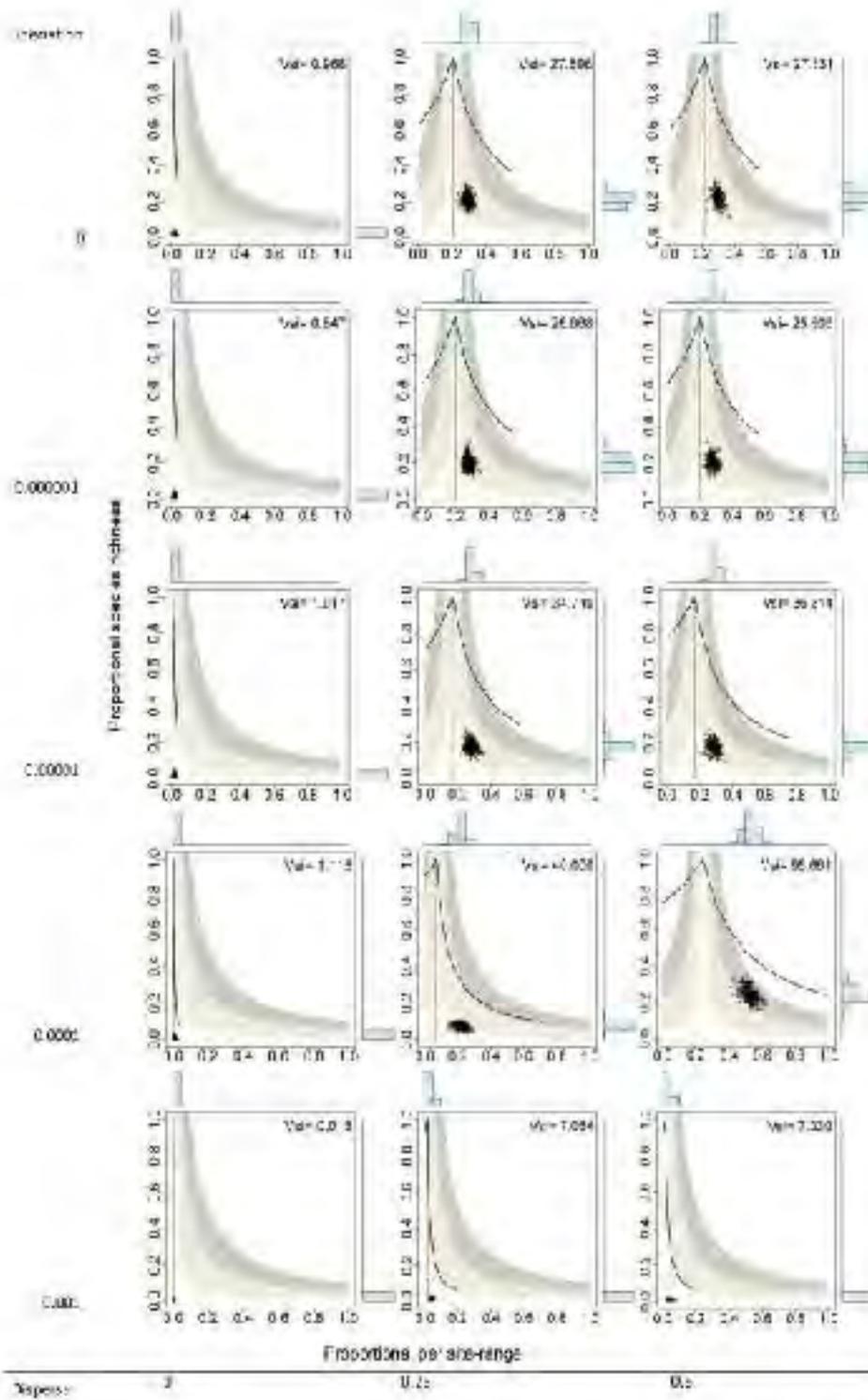


Figure 4. Range-diversity plots by sites for different combinations of the species and dispersal parameters in neutral models. Information as in Figure 2B. doi:10.1371/journal.pone.0079918.g004

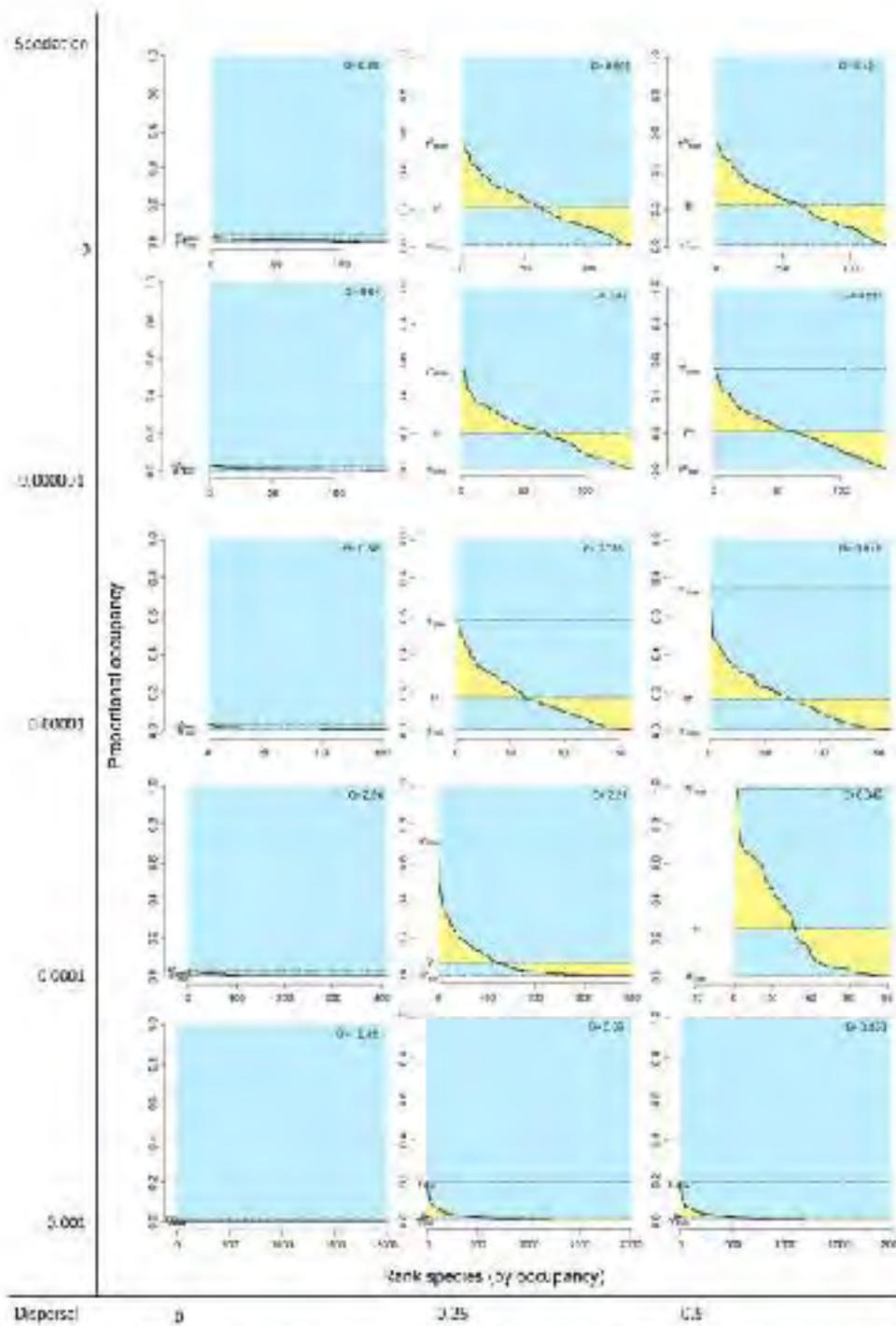


Figure 5. Rank distribution plots by species for different combinations of the speciation and dispersal parameters in neutral models. Information as in Figures 1 and 2C.
[doi:10.1371/journal.pone.0175918.g005](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175918.g005)

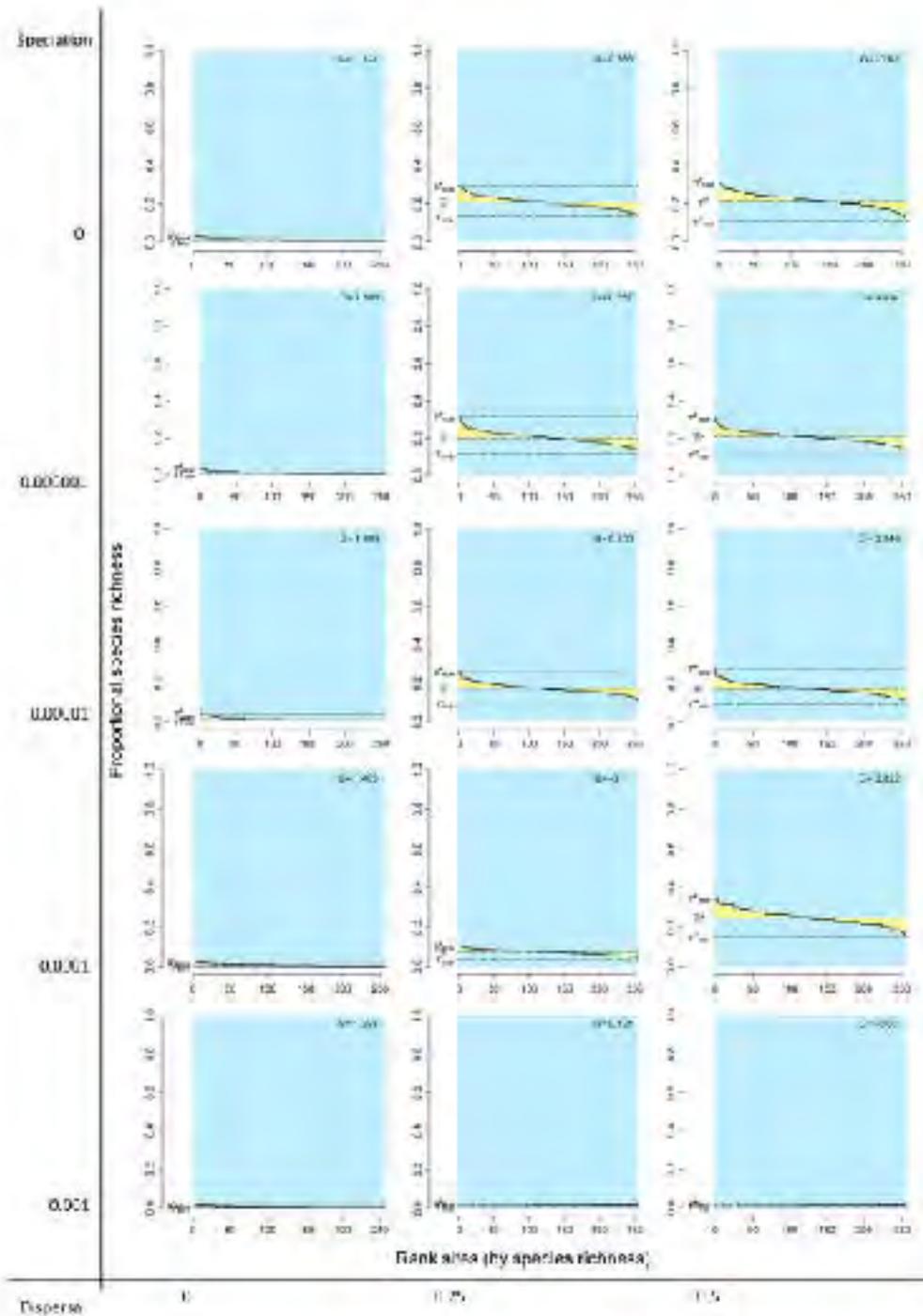


Figure 5. Rank diversity plots by sites for different combinations of the speciation and dispersal parameters in neutral models. Information as in Fig. 4A1 and 2D.
[doi:10.1371/journal.pone.0207918.g005](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207918.g005)

Table 1. Species richness in neutral model simulations with different rates of speciation and dispersal.

Speciation rate (ν)	Dispersal rate (ν_m)		
	0.0	0.25	0.5
0.0	130	133	136
0.0001	130	137	135
0.001	154	161	162
0.01	309	307	311
0.05	697	697	707

doi:10.1371/journal.pone.0079511.t001

Discussion

Initial conditions

Initial conditions give us a glimpse of a system with no ecological or evolutionary processes and totally ruled by chance. Under these extreme conditions, species and sites are expected to be statistically independent among each other, at least at their range size and species richness values, respectively. Thus, the biologically unreasonable model serves not to test the significance of real world patterns but to examine the performance of the analytical tools on a fully randomized case (Fig. 2). Typically, the model shows that the average covariance among sites and among species is close to zero because sampling units (species and sites) are statistically independent as determined by the randomization. Statistical error in the sampling procedure generates 4 variations around expected values of range size (20.7% of cases) and species richness (20.7% of species) which produced the rank plots with very thin yellow areas (Fig. 2 C and D). Average covariance

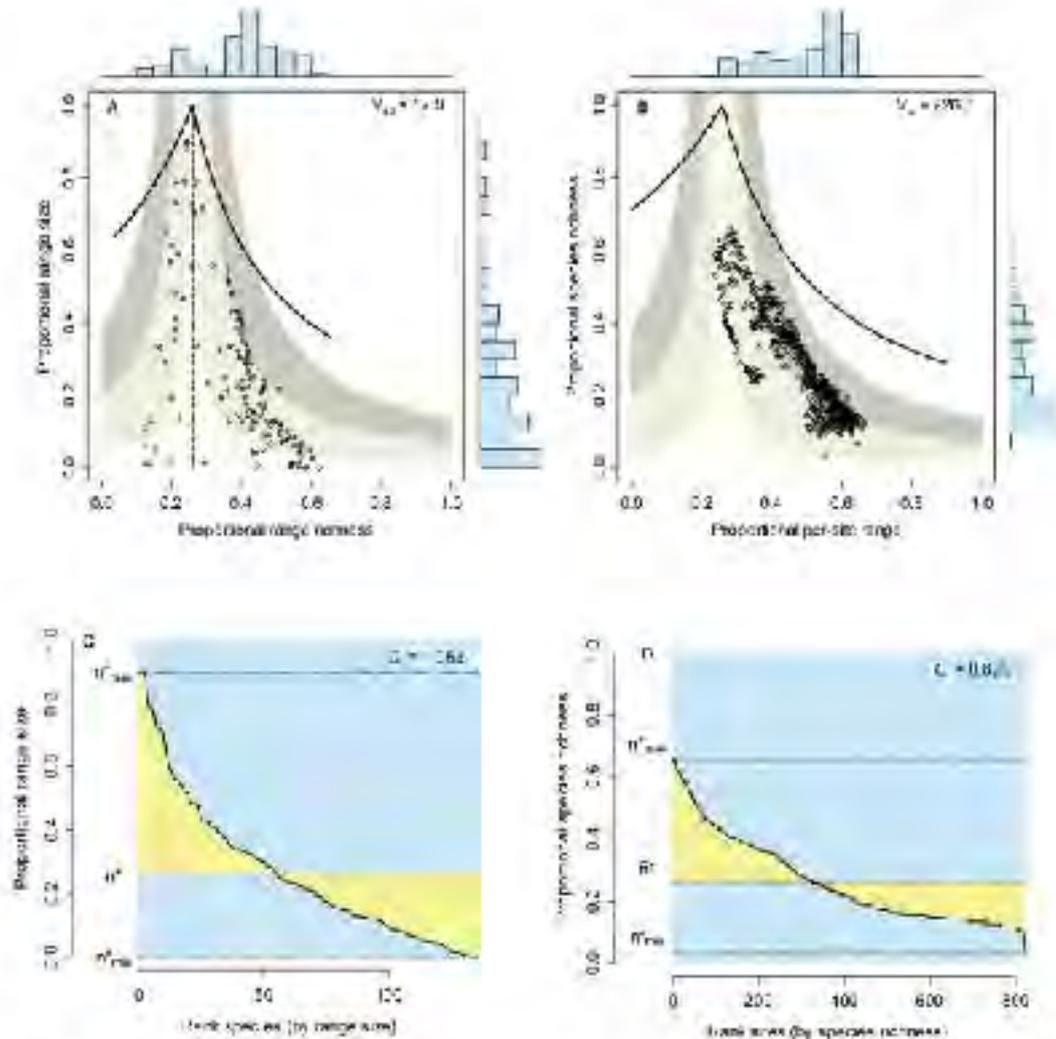


Figure 2. Range-diversity and rank plots for the set of Mexican bats. Information on (C) plots (A and B) is in Figure 3A and B; information on rank plots as in Figures 1, 2C, and D. doi:10.1371/journal.pone.0079511.g002

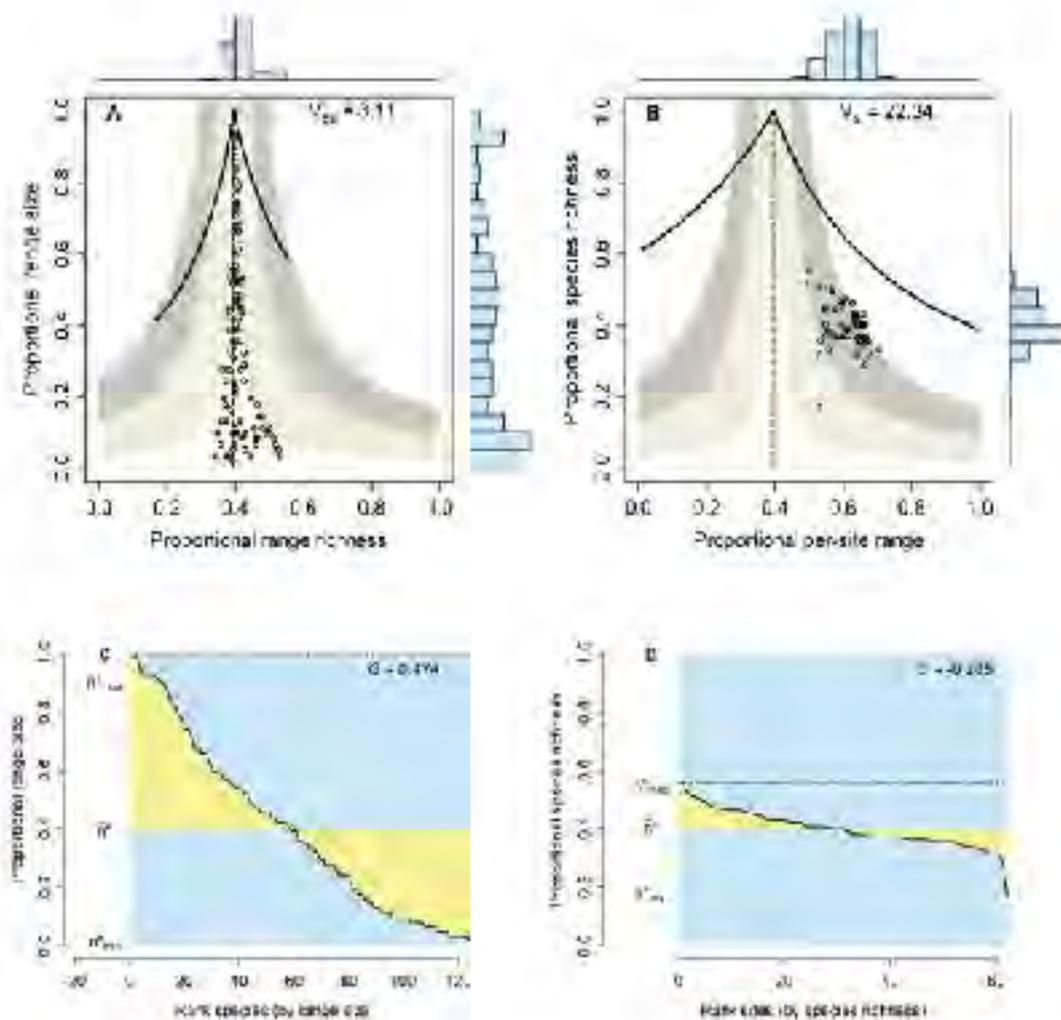


Figure 8. Range diversity and rank plots for the set of non-volant mammals of central Mexico. Information on RD plots (A) and (B) as in Figure 2A and B. Information on rank plots as in Figures 7, 2C, and D. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191109.g008>

between pairs of species and between pairs of sites was indeed equal to zero, as shown by the points in (B) plots arranged along the vertical dashed lines in Fig. 2A and B and by the values of $Schuler's P$ being equal to 1.0. The unselective random assignment of individuals to sites and species do not provide an adequate null model for real-world patterns, but allows the examination of conditions before the processes defined by the neutral models have any effect on patterns of diversity and distribution. After forming the neutral models, any deviation from the pattern generated by the randomized model will indicate the effect of the biological processes simulated in the neutral models.

The effect of speciation and dispersal

Neutral models allow the comparison of the stochastic processes of speciation and dispersal that modify the fully randomized initial conditions. Recent research has shown that varying the rules of dispersal in neutral models can produce patterns that differ considerably from the predictions established by early models and that, in some cases, are more similar to real

world patterns [12,34]. However, these models incorporate finite dispersal rates, as dispersal capability, or at sites, and as probabilities of receiving dispersing individuals that depart from the original concept of neutral models that do not include any difference among species. To avoid confounding patterns generated by the neutral processes with those generated by differences among species or sites, we chose to limit our analyses to models as originally conceived.

When both speciation and dispersal were set to zero (Figs 2 and 6, top left panels), the system was driven solely by the effect of the stochastic death-birth process. This process can lead some species to extinction, but cannot generate new species and only changes the distribution of existing species through local extinction or species replacement. Under these circumstances results of simulations yielded systems with very few species that were very sparsely distributed, as the overall average local species richness and average abundance were both very low (3% of species and 1.3% of sites, respectively). In the absence of dispersal, the events at each site are independent of changes in other sites, so the

average covariance between pairs of sites has to be null. Similarly, because the distribution of each species is independent of what happens with other species, species are expected to represent statistically independent units.

The location of points in range-diversity plots reveals all these patterns (Figs 3 and 4, top left panels). Points for species are low, concentrated on the lower part of the plot (low species richness), and arranged along the vertical line (zero average covariance, meaning no association or segregation). The number of sites remains the same in all simulations, but in this case the corresponding points are also located in the lower part of the plot and along the vertical line, indicating cells with low species richness and no association between each other. The high concentration of points in the RD plots and the rather low rank curves (Figs 5 and 6, top left panels) show the low variation in range size among species and of species richness between sites.

Simulations with $\nu=0.0$ showed the combined effect of speciation and dispersal on patterns of distribution and richness. Speciation alters patterns of diversity by two mechanisms. Besides its direct role in balancing extinction to maintain biological diversity by generating new species [3], speciation also has an effect on the patterns of range size by favoring species with small ranges, thus producing symmetrical RSFDs, as evidenced by the higher skewness in simulations with higher speciation rates (Fig 5 and 6). In runs of the model with $\nu=0$, extinction of species was frequent, species richness was low (Table 1), and the RSFD tended to be truncated, having low or none widespread species and showing low skewness (Figs 4 and 6). Intermediate levels of speciation produced RSFDs with longer tails towards larger ranges.

In dynamical models of diversity, dispersal has the direct effect of increasing the ranges of species and the indirect effect of diminishing differences in composition among sites [35]. We detected this effect in the higher R_s values, and thus of R_s values, at higher levels of dispersal. This trend can be seen in RD plots with the vertical line located more to the right (higher ν values) in simulations with higher levels of dispersal (Figs 3 and 4). In extreme cases, very high levels of dispersal can lead to a pattern in which every species occurs in all sites, in which case all species richness values and all range sizes are exactly equal. Such case would generate RD plots with all points overlapped at the extreme top right part of the graph, and rank plots with the curve along the top limit.

The combined effects of speciation and dispersal determine the final outcome in terms of species richness and the shape of the RSFD. In general, higher rates of speciation and lower rates of dispersal generated systems with higher species richness and RSFDs that were more positively skewed (that is, with a higher number of restricted ranges), but the combined effect is more evident at intermediate values of speciation and dispersal. Because of the mathematical relationship between parameters of diversity and distribution, a similar combined effect of speciation and dispersal can be seen in the SRFDs (Figs 4 and 6). Again, higher speciation and lower dispersal tend to generate SRFDs that are more skewed, but the effect is less noticeable than for the RSFDs.

Patterns of co-occurrence and co-diversity

Our simulations generated distributional ranges that were independent of each other, as indicated by the V_{ij} values being close to 1.0 and by the mean of the variance-covariance matrix in all cases being ± 0.001 . As shown by the RD plots, stochastic deviations from this pattern depend to a large extent on the number of species and on the shape of the range-size and species-richness frequency distributions (Fig 3). In all cases, points

arranged along the vertical line determined by $R_i = \nu/\nu$, indicating that the average covariance of single species with the rest of the community was in all cases close to 0.0. The variance in the distribution of each species is determined by its range size, and for presence-absence data it is in fact equal to the binomial variance $Np_i(1-p_i)$, so it is >0 except for species occupying all sites, and is maximal for intermediate range sizes. If covariances are positive and the mean of the variance-covariance matrix is close to zero, then at least some of the covariance values have to be negative. These deviations can be seen in the points in RD plots not lying exactly on the vertical line of zero covariance, but remaining very close to it.

Another implication of the relationship between range size and variance is that even if the ranges of species are independent of each other, non-neutral patterns of co-diversity can be generated, in some cases being undistinguishable from empirical patterns [23,36]. Differences between the results of the neutral models and the initial conditions point to the effect of stochastic processes (as opposite to simple randomizations) in generating non-random patterns even in interaction-free species assemblages. The relationship between variance and covariance by species and by sites can be seen clearly in the patterns of co-diversity in RD plots (Fig 4). Because dispersal in our models was a *continuous* distance, sites were not statistically independent of each other because closer cells were more likely to interchange species than more distant cells. In simulations with intermediate or high dispersal rates and intermediate speciation, sites clearly deviated to the right from the vertical line indicating zero covariance (Fig 4) and the system showed very high V_{ij} values and low dispersion in the species richness frequency distributions, producing very flat rank curves (Fig 6).

Simulations with high dispersal rates and intermediate speciation rates show more clearly the interaction between patterns of variance-covariance between species and sites. With $\nu=0.5$ and $\nu=0.001$, the model generated a RSFD quite similar to the highly skewed curves that characterize natural assemblages, which have many species with small ranges and a few species with very large ranges [31,32]. The high variance of this kind of distribution is reflected in the variance-covariance matrix by sites, because the sum of elements of this matrix equals the variance in range size of species [33,37]. The effect on sites is a very high average covariance, that is, a positive co-diversity that can be seen in the points in the RD plot being shifted to the right of the vertical line and in the area of average covariance between 0.5 and 0.1 (Fig 4). In the opposite direction, the low variance shown in the SRFD determines a low level of variance-covariance in the ranges of species, resulting in points being arranged along the vertical line marking an average zero covariance (Fig 3).

Comparison of patterns of co-occurrence and co-diversity in our simulations reveals an asymmetry in the output of neutral models. Neutral models generate systems in which average covariance among species is almost null, but average covariance among sites is always positive. That is, species are independent of each other in their geographic distribution but sites show varying levels of positive similarity.

One could imagine neutral models based on sites instead of on species. In these models, events taking place in each site would be independent of other sites, and the assignment of individuals to species would depend on their phylogenetic closeness. In this case, covariance among sites would be close to zero and covariance among species would be positive. From a mathematical standpoint, these new kind of neutral models would be identical to regular neutral models, because species-based models could generate the results of site-based models simply by transposing

the process-structure context. In such kinds of models, the historical relationships between richness and range size allow the generation of non-random patterns (positive covariance) through the action of stochastic processes involving independent entities (species or sites).

Comparing neutral and real world patterns

Empirical examples in Figs. 7 and 8 show that neutral models can generate patterns that closely resemble those of real world assemblages. Certain combinations of dispersal and speciation ($\alpha = 0.5$, $\nu = 0.00001$) can increase the range size frequency distribution for Mexican bats (Fig. 7A, right panel) and the species richness frequency distribution for mammals of central Mexico (Fig. 8A, right panel). However, the SRFD for bats and the RSPD for mammals differ significantly from the predictions of the neutral model. These two empirical examples show the importance of considering different patterns when comparing neutral models with real life assemblages.

The importance of a multi-pattern approach is even more clear when considering patterns of covariance. The mammals of central Mexico show a very low level of average covariance (non-overlapping), as shown by the points in Fig. 8A arranged along the vertical zero-covariance line and by the relatively low V_{α} value. However, the corresponding RD plot by sites (Fig. 8E) shows higher values of covariance than those generated by the neutral models. In the case of Mexican bats (Fig. 7), both patterns of covariance (by species and by sites) show much more dispersion than the neutral models. These examples demonstrate the importance of examining patterns of covariance among species and among sites to assess the performance of neutral models in comparisons with real world assemblages.

All neutral models examined here generate systems in which the species are independent of each other in terms of their distributions, thus producing RD plots with points arranged along the vertical zero-covariance line (Fig. 8). In contrast, models with intermediate and high dispersal values generate systems in which the covariance among sites is positive (Fig. 4). In most cases, average covariances range from 0.01 to 0.05, and in one case covariances range from

0.05 to 0.1 (Fig. 4). These contrasting patterns for species and for sites stress the necessity of incorporating both patterns in comparisons of neutral models with real world assemblages. Examining one or the other in isolation could lead to empirical results if the chosen pattern happens to resemble the predictions of neutral models.

The covariance-covariance matrices for species and for sites are tied by mathematical relationships that determine the overall mean covariance, but the individual pairwise values of covariance can show a great deal of variation depending on the way species distribute among sites [25,26]. Thus, deviations of patterns of covariance by sites and by species from expectations of neutral models are evidence of biological factors that modify the patterns of association/segregation among species and of similarity/dissimilarity among sites. In the case of Mexican bats, for example, the positive and negative pair wise covariances are generated by species distributing mostly in the neotropical region, mostly in the neartic region, or in the transition zone between the two regions. This kind of patterns, produced by historical or ecological factors, cannot be reproduced with simple neutral models. The examination of RD plots for patterns of co-occurrence of species and on diversity of sites is therefore a powerful tool to assess the predictions of neutral models.

Acknowledgments

We thank David P. Sayer, Juan Francisco González-Rodríguez-Tapia, and Fabrice Véliz for helpful discussions and comments on earlier versions of the paper. Nicolás Alonso-Molina provided technical support in programming. This work is part of the doctoral dissertation of PT-B presented to Programa in Genetic Biology of the National Autonomous University of Mexico (UNAM).

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: PT-B HTA. Performed the experiments: PT-B. Analyzed the data: PT-B HTA. Contributed reagents/materials/analysis tools: HTA. Wrote the paper: PT-B HTA.

References

1. Huberway M. (2013) Species diversity in space and time. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
2. Gotelli N. (2001) Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 82: 265–274.
3. Gotelli N.J., Mohlen J. (2007) Species co-occurrence: A new analysis of J. M. Diamond's assembly rule model. *Ecology* 88:219–226.
4. Gotelli N.J., Mohlen J. (2010) Null model neutral models: what's the difference? *Ecography* 33: 393–400.
5. Fox R. (2008) Both distributional mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 39: 1–7.
6. Caswell H. (1995) Community structure - Neutral model analysis. *Ecological Monographs* 65: 15–34.
7. Hubbell SP. (2007) A unified theory of biogeography and relative species abundance: simple applications to tropical rain forest and coral reefs. *Conserv Biol* 21: 39–47.
8. Hubbell SP. (2014) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton: Princeton University Press.
9. Kinoshita M., Ota T. (2012) Theoretical aspects of population genetics. Princeton: Princeton University Press. 220 p.
10. Abades C., Valente R. (2007) A general framework for neutral models of community structure. *Ecology Letters* 10: 120–127.
11. Bell G. (2010) Neutral macroecology. *Science* 328: 112–115.
12. Emswiler SS, Karubaj JGGH. The spatial distribution of common neutral models of biodiversity. *PLoS ONE* 6:e18111.
13. Chao J. (2006) Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* 9: 241–253.
14. Leigh PJ (2007) Neutral theory: a critical perspective. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 2075–2091.
15. Hubbell J, Hubbell BR, Morón RB (2011) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten. *Trends in Ecology & Evolution* 26: 340–348.
16. Wernicke JL, Hubbell J, Morón RB (2012) The neutral niche debate: A philosophical perspective. *Acta Mathematica* 69: 23–51.
17. Alonso D, Morón RB, Morón A. (2008) The merits of neutral theory. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 471–473.
18. Clark JS (2011) The niche versus neutral theory. In: *The Unified Neutral Theory of Biodiversity*. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 330–332.
19. Hubbell J, Hubbell BR, Foster RB (2007) The case for ecological neutral theory. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 208–213.
20. Hubbell BR, Foster RB (2012) Global correlations in tropical tree species richness and abundance reject neutrality theory. *Science* 326: 464–467.
21. Hubbell J. (2013) A test of the unified neutral theory of biodiversity. *Science* 322: 88–93.
22. McGill BJ, Maurer BA, Veecher MD (2007) Empirical evaluation of neutral theory. *Ecology* 88: 1131–1123.
23. Bell G. (2007) The contribution of species to richness in the neutral theory of community ecology. *Ecology* 88: 1127–1133.
24. Hubbell SP (2008) Species coexistence: how and neutral models: reviewing J. M. Diamond's assembly rule. *Oikos* 117: 403–408.
25. Arava HE, Gámez A, Rodríguez J, Sánchez J. (2013) Species diversity and distribution in process-structure context: mathematical relationships and biological implications. *American Naturalist* 182: 714–725.
26. Arita HE, Gámez A, Rodríguez J, Sánchez J. (2012) The process-structure context: a unified theory and interpretation of regional diversity plots. *Global Ecology and Biogeography* 21: 232–243.
27. Jost L, Chao A, Gámez A. (2011) Computational simplicity and biodiversity. In: *Measuring B, W. (Ed) E, of taxa. Biology of Diversity: Genetic diversity assessment and conservation*. Oxford: Oxford University Press, pp. 66–84.

10. Chesson JF, Ellner JB (2002) Field theory in biogeography: a spatially explicit model for predicting patterns of biodiversity. *Ecology Letters* 5: 907–919.
11. Arita HT, Pajunen T, Pouch A, Rodriguez J, Santos del Pozo K (2007) Geographical range size and the conservatism of Mexican mammals. *Conservation Biology* 21: 82–90.
12. Arita HT, Rodriguez P (2002) Geographic range, taxonomic rate and the scaling of species diversity. *Biogeography* 25: 741–770.
13. Brown JH, Sorenson GL, Safirran DM (2004) The geographic range: Area, shape, abundance, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 35: 407–428.
14. Gaston KJ (2003) *Structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford: Oxford University Press.
15. Solimar D (2006) A uniform test for detecting species associations, with some possible applications. *Ecology* 87: 400–407.
16. Liu J, Zhou S-G (2011) Asymmetry in species regional dispersal ability and the neutral theory. *PLoS ONE* 6: e20118.
17. Gurell N, Avelino M, Azeiteiro J, Clark DB, et al. (2008) Pattern and cause of species richness: a general simulation model for macroecology. *Ecology Letters* 11: 1021–1030.
18. Red G (2002) The interpretation of biological diversity. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 269: 2501–2512.
19. Pielou EC (1975) *Mathematical ecology*. Wiley-Interscience, New York.
20. Pielou EC (1977) *Ecology: a mathematical approach*. John Wiley & Sons, New York.

Modelos neutrales en ecología de comunidades: una revisión

P. Trejo-Barocio y H.T. Arita

P. Trejo-Barocio (paulina.trejo@gmail.com), Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán 58090, México— H. T. Arita (arita@oikos.unam.mx), Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 27-3, CP 58090, Morelia, Michoacán, México.

RESUMEN

Los modelos neutrales en ecología de comunidades se han empleado en el estudio de cuestionamientos fundamentales sobre los mecanismos de estructuración, mantenimiento y control de la biodiversidad.

Los modelos neutrales comunitarios están basados en procesos demográficos estocásticos considerando dos procesos fundamentales de la dinámica comunitaria; la migración y la especiación. Estos modelos pueden hacer predicciones acerca de la diversidad de especies, su abundancia y sirven en el estudio de patrones ecológicos en un marco biogeográfico, permitiendo analizar los procesos y sus efectos a diferentes escalas espacio-temporales.

Los conceptos, supuestos, predicciones e implicaciones de los modelos neutrales se han explorado de manera analítica y empírica por diversos autores. A pesar de las limitaciones que se han encontrado para probar con datos empíricos los resultados generados con modelos neutrales, es evidente su contribución en los estudios ecológicos. Permiten incorporar un mayor realismo biológico a estudios ecológicos teóricos y con ellos se puede lograr una síntesis entre las teorías sobre la estructuración comunitaria, la macroevolución y la macroecología.

SUMMARY

Neutral models in community ecology have been used in the study of fundamental questions about the mechanisms of structuring, maintenance and monitoring of biodiversity.

Neutral community models are based on stochastic demographic processes, consider two fundamental processes of community dynamics, migration and speciation. These models can make predictions about species diversity, abundance and are used in the study of ecological patterns in a biogeographical context, to analyze processes and their effects at different spatial and temporal scales.

The concepts, assumptions, predictions and implications of neutral models are explored analytically and empirically by several authors. Despite the limitations that have been found to prove with empirical results generated with neutral models, their contribution is evident in ecological studies. Can incorporate more realistic theoretical biological and ecological studies they can achieve a synthesis between the theories of community structure, macroevolution and macroecology.

RESUMO

Modelos neutros em ecologia de comunidades têm sido usados no estudo de questões fundamentais sobre os mecanismos de manutenção, estruturação e monitoramento da biodiversidade.

Modelos comunitários neutros são baseados em estocásticos processos demográficos, considere dois processos fundamentais da dinâmica da comunidade, migração e especiação. Estes modelos podem fazer previsões sobre a abundância das espécies, diversidade e são usados no estudo de padrões ecológicos em um contexto biogeográfico, para analisar os processos e seus efeitos em diferentes escalas espaciais e temporais. Os conceitos, hipóteses, previsões e implicações de modelos neutros são exploradas analiticamente e empiricamente por vários autores. Apesar das limitações que têm sido encontrados para provar com resultados empíricos gerados com os modelos neutros, a sua contribuição é evidente em estudos ecológicos. Pode incorporar mais realistas teóricos estudos biológicos e ecológicos que podem alcançar uma síntese entre as teorias de macroevolução comunidade, estrutura e macroecologia.

palabras clave: neutralidad, deriva ecológica, metacomunidad, patrones ecológicos.

Modelos neutrales

El propósito de los modelos neutrales en la ecología de comunidades es explorar y explicar el mecanismo por el cual se conforman las comunidades biológicas. Estos modelos permiten simplificar el análisis de la dinámica comunitaria y determinar la importancia de las interacciones biológicas en la estructuración de la comunidad.

En los estudios ecológicos sobre comunidades la teoría explicativa predominante ha sido la estructuración por competencia, por lo que interacciones biológicas de índole negativo son las que determinan la composición y abundancia de especies de la comunidad (Gause, 1934; Hardin, 1960; Hutchinson, 1957; Lewin, 1983). En cambio, los modelos neutrales, al no utilizar a las interacciones como factor explicativo de la coexistencia de especies asumen una serie de condiciones que son la base de la presente revisión.

Estos modelos tienen una dinámica demográfica estocástica, la cual se establece con base en los procesos que generan los patrones bajo estudio. El modelo se considera neutral porque es neutral respecto a cualquier otro factor que no esté considerado (Caswell, 1976), en el caso particular de un modelo neutral en ecología de comunidades es neutral respecto a las interacciones entre las especies.

En un inicio la neutralidad sirvió para investigar de manera teórica los mecanismos por los cuales se mantiene la biodiversidad, siendo el interés principal describir la distribución de las abundancias de las especies (Kendall, 1948; May, 1975). Sin duda uno de los trabajos pioneros y de gran relevancia en esta área de estudio lo constituye el trabajo de Caswell (1976), quien utiliza un modelo donde asume la ausencia de interacciones entre las especies y compara los resultados del modelo con los patrones observados de abundancia, composición y diversidad en comunidades naturales, encontrando que los modelos muestran patrones que en principio sólo se esperaban en la presencia de interacciones entre las especies, este interesante resultado promueve la consecuente exploración de estos modelos.

Los modelos neutrales se han desarrollado con diferentes metodologías y han sido empleados en el estudio de diversos patrones ecológicos. Uno de los modelos más recientes y controversiales fue propuesto por Hubbell (2001), y que denominó como Teoría neutral de la biodiversidad. Esta se formuló fusionando dos ideas fundamentales; el modelo neutral del equilibrio insular de MacArthur y

Wilson (1967) y la deriva génica de la Teoría neutral de la evolución (Kimura, 1971); es una propuesta ambiciosa que pretende unificar la ecología, la biogeografía y la evolución.

La teoría propone un mecanismo para explicar el origen, mantenimiento y pérdida de la biodiversidad en un contexto biogeográfico (Hubbell, 2001), permitiendo hacer predicciones sobre los patrones básicos de biodiversidad (Chave, 2004), como la distribución de la abundancia relativa de las especies, la relación entre la diversidad y el área, el recambio espacial (Ricklefs, 2006) y temporal de la composición de la comunidad de especies (Holt, 2006); y otras relacionadas con modos de especiación, los patrones filogenéticos y filogeográficos. Es una teoría mecanicista que ha sido parte de una gran controversia, que en principio se centra en el supuesto de neutralidad que se contrapone a la idea predominante en ecología de comunidades donde la diversidad de la comunidad local se explica por las interacciones ecológicas entre las especies y por otro lado la controversia se refiere a las predicciones de la teoría que no en todos los casos han sido comprobadas empíricamente, pero a su vez esta teoría es uno de los trabajos más recientes y ambiciosos sobre la estructuración comunitaria y el mantenimiento de la biodiversidad, que ha sido fundamental en el desarrollo de modelos neutrales para el estudio de las comunidades ecológicas.

La neutralidad

Hubbell (2001) define neutral como la suposición de una equivalencia ecológica *per capita* de todos los individuos de todas las especies en una comunidad trófica definida, esto supone que todos los individuos de todas las especies son iguales en sus probabilidades demográficas de nacimiento, muerte, migración y especiación.

En los primeros modelos la neutralidad se consideró a nivel de especie el modelo de MacArthur y Wilson (1967) considera las comunidades como un sistema abierto donde las especies pueden migrar de manera constante fuera y dentro de la comunidad, asumiendo que fuera de la comunidad hay una poza regional de donde migran las especies, en la comunidad la dispersión y extinción local de las especies son los dos procesos importantes de la dinámica y ambos son estocásticos, de ellos depende la diversidad de especies y su equilibrio; el supuesto principal del modelo es que todas las especies tienen la misma probabilidad de migrar por ello se considera un modelo neutral. En trabajos

posteriores la neutralidad se da a nivel de individuos, donde todos tienen las mismas probabilidades demográficas (Borda-de-agua *et al.*, 2007).

El supuesto de que todos los individuos tengan las mismas probabilidades demográficas o neutralidad, se considera poco realista en los sistemas ecológicos, aún así se ha demostrado que puede ser una propiedad emergente; las especies que no son inicialmente equivalentes pueden evolucionar hacia una equivalencia ecológica, esto se observa en comunidades ricas en especies, densas dependientes y con inmigración (Gravel *et al.*, 2006; Holt, 2006; Hubbell, 2005, 2006; Leibold y McPeck, 2006; Scheffer y van Nes, 2006).

La neutralidad del sistema se observa cuando se presenta una equivalencia ecológica o funcional, lo cual indica que las diferencias entre los individuos que pertenecen a diferentes especies en una comunidad no se reflejan en las probabilidades de pertenecer o persistir en ella (Adler *et al.*, 2007) y puede desarrollarse cuando la dispersión limitada persiste en el tiempo evolutivo (Hubbell, 2006), cuando las especies no son objeto de la exclusión competitiva y coexisten por un largo periodo de tiempo, es decir que se desarrollan en el mismo régimen selectivo y para ello se requiere de factores que previenen la exclusión competitiva.

Dinámica

La dinámica de comunidades establecida en modelos neutrales ha variado a lo largo de los distintos estudios. Por ejemplo, en un principio las interacciones biológicas no son tomadas en cuenta, el sistema se conforma por poblaciones que colonizan una comunidad, de forma estocástica, las poblaciones persisten temporalmente y eventualmente se extinguen (Caswell, 1976).

De forma muy similar la dinámica planteada esencialmente por la teoría neutral de la biodiversidad (Hubbell, 2001) es un proceso demográfico estocástico basado en individuos, en un espacio representado con una serie de celdas que forman una gradilla. Cada celda puede presentar un estado del sistema o una infinidad de ellos, la idea supone que una comunidad sólo cambia por deriva ecológica, análogamente a la deriva genética (Kimura, 1971). En otras palabras esto significa considerar una comunidad con un número fijo de individuos donde se producen cambios debido a la migración o inmigración de individuos entre las celdas o comunidades y la suma de esos cambios en cada paso temporal siempre es cero, es decir el número de individuos se mantiene constante (Hubbell,

2001), como resultado de esta dinámica se pueden observar patrones espaciales y temporales de la composición de especies (Bell, 2001).

Metacomunidad

Al conjunto de comunidades ligadas por la dispersión de múltiples especies se le define como metacomunidad (Gilpin y Hanski, 1991; Wilson, 1992). Leibold *et al.* (2004) hacen una amplia revisión sobre el concepto de metacomunidad identificando cuatro diferentes enfoques a lo largo de la historia de la ecología: la dinámica de parches, la selección de especies, el efecto de masa y el neutral. Estos enfoques difieren en la importancia que le dan a los diferentes procesos en la metacomunidad (Tabla I), el enfoque neutral puede ser visto como la hipótesis nula de los otros tres (Bell, 2001).

En los primeros modelos neutrales (Caswell, 1976; Hubbell, 1979; Hubbell y Foster 1986) no se hace referencia a la metacomunidad, la dinámica es únicamente comunitaria. Hubbell (2001), utiliza el concepto de metacomunidad para referirse a individuos y especies tróficamente similares en un conjunto regional de comunidades locales, es una unidad biogeográfica evolutiva en la cual la mayoría de los miembros se origina, vive y se extingue; un ejemplo puede ser la región en la que la mayoría de las especies pasan su tiempo de vida evolutiva (Hubbell y Lake, 2003). Bell (2003) aclara que el término de metacomunidad se refiere a comunidades de especies ecológicamente similares, y no se aplica a comunidades complejas tróficamente que contengan depredadores, presas, parásitos, mutualistas, o en las cuales hay interacciones positivas.

Es un concepto que relaciona diferentes escalas espacio-temporales, considera comunidades locales que están embebidas en la metacomunidad, lo cual facilita el estudio de la retroalimentación entre escalas, la dinámica espacial se da por la interacción y demografía de las comunidades locales (Leibold *et al.*, 2006), las comunidades son un sistema abierto donde las especies son libres de dispersarse, hay una relación entre ellas debido a que no son independientes (Maurer y McGill, 2004). El modelaje de la metacomunidad es de dos tipos; espacialmente explícita o espacialmente implícita. En el primer caso se considera un número de comunidades locales con una referencia espacial determinada, las cuales están relacionadas entre ellas por migración, la metacomunidad es la suma de las comunidades locales (McGill *et al.*, 2006). Con este enfoque es posible hacer predicciones

referentes a la distribución de las especies en un contexto espacial, como la relación especies-área, la diversidad y la uniformidad de las especies (Bell, 2001 y 2003).

En el caso del modelo de una metacomunidad espacialmente implícita, se trabaja con una comunidad local y una metacomunidad, la metacomunidad es prácticamente independiente de la comunidad local, se asume tan grande que los cambios ocurren muy lentamente por lo que prácticamente no cambia, pero lo suficientemente pequeña para que todos sus individuos tengan las mismas probabilidades demográficas, este tipo de modelaje es poco realista, (McGill *et al.*, 2006).

Desde los primeros trabajos y el trabajo de Caswell (1976), se han implementado diferencias en la metodología al modelar la dinámica neutral, se han utilizado modelos de lotería (Chesson y Warner, 1981) donde las especies son colocadas al azar en el espacio, otros donde se enfatiza el espacio finito del modelo (Durrett y Levin, 1994; Hubbell, 1995; Hubbell y Foster, 1986), o la dinámica de las especies por difusión (Diserud y Engen, 2000) y en otros casos por percolación (He y Hubbell, 2003). El modelado de la dinámica se ha trabajado de dos formas; una es la solución analítica y la otra las simulaciones Monte Carlo, es decir la generación de números aleatorios de forma computacional para determinar la dinámica de los individuos dentro de la simulación, esto requiere gran capacidad y tiempo computacional. Las simulaciones se llevan a cabo durante las iteraciones necesarias para llegar a un equilibrio dinámico, donde la dinámica dependiendo de los valores de los parámetros demográficos no cambia significativamente o está fluctuando alrededor de valores promedio.

Dispersión y especiación en modelos neutrales

Los modelos neutrales pueden incluir en su dinámica diferentes procesos como la dispersión y la especiación, estos procesos tienen un efecto en la distribución y el mantenimiento de las especies en la metacomunidad. La dispersión es un proceso demográfico que influye en la distribución y la abundancia de los organismos (Johnson y Gaines, 1990), los modelos de poblaciones y de comunidades han demostrado que las distancias de dispersión determinan a diferentes escalas la tasa de expansión de las áreas de distribución de las especies, la dinámica metapoblacional, la estructura genética y la diversidad de especies (Hubbell, 2001, 2003; Levin *et al.*, 2003; McGill *et al.*, 2006).

El modelaje de la dispersión se ha propuesto de diversas formas por distintos autores, cada una genera diferentes patrones espaciales de la distribución de las especies (Tabla II).

En los modelos neutrales se predice que la composición de especies varía espacialmente a lo largo de las comunidades a causa de la dispersión limitada (Hubbell, 2001), la diferencia en la composición de especies entre dos comunidades incrementa con la distancia entre ellos (Maurer y McGill, 2004; Bell *et al.*, 2006), en consecuencia la dispersión es responsable, en parte, de la estructuración comunitaria (Vandvik y Goldberg, 2006).

La especiación es otro proceso fundamental en los modelos neutrales, es la aparición de nuevas especies en la metacomunidad. Sin especiación la metacomunidad llega a un estado de equilibrio, donde una especie domina y el resto se extingue, el tiempo para que esto suceda depende del tamaño de la metacomunidad (Etienne *et al.*, 2007). La forma de modelar la especiación influye en el patrón de la abundancia de las especies y la relación especies-área (Borda de Água *et al.*, 2007).

Hubbell (2001) propone la especiación como un proceso metacomunitario, la tasa de especiación o el número de especies nuevas que aparecen por unidad de tiempo, es en función del número total de individuos en la metacomunidad, no del número de especies preexistentes, por consiguiente depende de las abundancias relativas de las especies. Propone dos formas diferentes de especiación, los mecanismos más simples desde su punto de vista, la especiación por mutación puntual y por fisión.

La mutación puntual consiste en la aparición de nuevas especies como raras mutaciones puntuales, pueden extenderse y llegar a ser más abundantes o desaparecer rápidamente. Es un caso extremo de especiación donde las nuevas especies con poblaciones de un individuo especian intensamente y se extinguen en una o pocas generaciones a una tasa muy alta (Hubbell, 2003; Ricklefs, 2003), es difícil mantener a las especies raras en la metacomunidad (Ricklefs, 2003).

El otro tipo de especiación propuesto por Hubbell (2001), la especiación por fisión, de acuerdo a la idea de la especiación por vicarianza alopátrica, es una subdivisión de las especies ancestrales, las especies escogidas al azar dan origen a dos especies hermanas (Hubbell, 2001). La probabilidad de que una población particular experimente fisión depende del tamaño poblacional y la tasa de especiación (Ricklefs, 2006). El número de especies incrementa proporcionalmente con el tamaño de la metacomunidad (Ricklefs, 2003), por ello el tiempo en el que se extinguen las especies puede ser mayor que por mutación puntual y por otro lado afecta la abundancia relativa de las especies y su

riqueza, al igual que la especiación por mutación puntual, es un caso extremo de especiación (Hubbell, 2003).

Hubbell y Lake (2003) hacen una propuesta intermedia de especiación, el aislamiento periférico, en este caso se escoge un individuo al azar de la metacomunidad y de acuerdo a la abundancia de la especie del individuo seleccionado es que se determina si especia o no, pequeñas subpoblaciones se aíslan de la metapoblación y especian, las especies tienen diferentes tamaños poblacionales y diferentes tiempos de vida, una población es el número de individuos de una misma especie

Mouillot y Gaston (2007) proponen dos modos de especiación, uno consiste en la especiación de la población local, una población son los individuos que pertenecen a la misma especie, todas las poblaciones tienen la misma probabilidad de especiar independiente del tamaño poblacional; en el otro la probabilidad de especiación depende del tamaño de la población local y el tiempo de aislamiento, es decir el tiempo que esa población ha permanecido sin inmigración de individuos de especies diferentes a las de la población local.

La diferencia básica en los modos de especiación es cómo se considera el tamaño poblacional de las especies en cada uno de los casos (Magurran, 2005), en la propuesta de Hubbell (2001) la tasa de especiación dentro de la metacomunidad, medida del incremento de las especies en el tiempo, está directamente relacionada con la abundancia de la especie en la metacomunidad, con un aumento en el número de especies disminuye el tamaño poblacional en promedio y en consecuencia la tasa de especiación, así se controla la riqueza de especies y su abundancia relativa.

Adler (2004) pone a prueba la predicción de los modelos neutrales con datos empíricos, reporta que no se ajustan simultáneamente para la relación especies-tiempo y la relación especies-área observadas, expone la necesidad de más estudios que ahonden al respecto considerando datos espaciales y temporales, dejando claro que es necesario confrontar las predicciones con datos empíricos. Otros trabajos exploran la filogenia y el modo de especiación (Ver Raup *et al.*, 1973; Levinton, 1979; Hubbell, 2001; Ricklefs, 2003, 2006; Allen y Savage, 2007; Mouillot y Gaston, 2007), algunos de estos trabajos abordan detalles técnicos del modelo, otros como Allen y Savage (2007) ponen a prueba el modelo con datos empíricos y encuentran dificultad para ajustar los datos del modelo a los datos

observados en datos fósiles de foraminíferos y sugieren que estas dificultades podrían resolverse incorporando la estocasticidad ambiental.

Aplicación de los modelos neutrales

Los modelos neutrales se construyeron con el propósito particular de encontrar una explicación a la gran diversidad de especies que pueden coexistir en un área, uno de los cuestionamientos fundamentales en la ecología de comunidades (Hutchinson, 1961, Nee y Stone, 2003) a partir del cual se han desarrollado muchos trabajos.

Por otro lado de los modelos neutrales resultan datos que pueden compararse con los observados en la naturaleza, por ejemplo, la distribución de abundancias (Hubbell, 2001; Chave *et al.*, 2002; Chave, 2004; McGill, 2003; McGill *et al.*, 2006), la relación especies-área (Durrett y Levin, 1996; Chave *et al.*, 2002; Adler, 2004), el recambio de la diversidad (Hubbell 1979, Condit *et al.*, 2002; Duivenvoorden *et al.*, 2002; Ruokolainen, *et al.* 2002; Marani *et al.*, 2006; Ricklefs, 2006) y los patrones de autosemejanza en la distribución de las especies (Pelletier, 1999).

Abundancia relativa de las especies

Uno de los datos más analizados por diferentes investigadores en los modelos neutrales es la abundancia relativa de las especies, es la relación entre el número de especies y el número de individuos de cada especie en una muestra. Fisher *et al.* (1943) es uno de los primeros en dar una descripción matemática de la distribución estadística de esta relación, encuentran que la abundancia se distribuye geoméricamente. Preston (1948) trabajando con los datos empíricos de la distribución de abundancias de una comunidad, encuentra una categoría más numerosa de abundancias intermedias y propone la distribución lognormal.

La teoría neutral de la biodiversidad predice una distribución suma-cero multinomial para la distribución de abundancia de las especies (Hubbell, 1997; McGill *et al.*, 2006), esta distribución es discreta, asimétrica, tiene una larga y atenuada cola de especies raras, su forma depende de la tasa de inmigración; con esto Hubbell establece que las distribuciones de Fisher y Preston son casos especiales de una distribución suma cero multinomial (Bell, 2001). Hubbell explica que los resultados de Preston se deben a la inmigración limitada que es resultado de una muestra de la comunidad local y la distribución de Fisher es una muestra de la metacomunidad (Hubbell, 2001).

El patrón observado de la distribución geográfica de las abundancias de las especies en modelos comunitarios neutrales es encontrar un gran número de especies raras y un número pequeño de especies abundantes, por lo general la mayor abundancia de individuos se encuentra en el centro del área de distribución de la especie y va decreciendo hacia los límites de la distribución (Bell, 2001). La abundancia tiende a ser similar entre sitios cercanos, a lo largo de un cierto intervalo generacional mantiene valores muy similares, y entre las especies la distribución geográfica no es igual debido a la influencia espacial y temporal de la variación ambiental sobre la dinámica poblacional (Bell, 2001).

El análisis teórico de la distribución de abundancias en los modelos neutrales se ha desarrollado en cierta medida por matemáticos y físicos que han trabajado con ello de forma analítica, ignorando la parte espacial.

McKane *et al.* (2000) y (2004) utilizan la descripción Markoviana de los estados y transiciones en la comunidad local en modelos neutrales para obtener una solución analítica. Ellos analizan la distribución estacionaria (suma cero multinomial) y dependiente del tiempo, la cual se obtiene de una expansión de la ecuación maestra (Etienne y Alonso, 2006). El trabajo de Vallade y Houchmandzadeh (2003) presenta una solución analítica de la distribución en equilibrio en la metacomunidad y la comunidad local, en función de la tasa de especiación, el tamaño poblacional y la tasa de migración. Volkov *et al.* (2003) utilizan los resultados del trabajo de McKane *et al.* (2000) y presenta un algoritmo simple para la distribución de la abundancia de especies en una muestra, que se ajusta mejor que la lognormal. Etienne y Olff (2004) utilizan un método analítico basado en la genealogía de los individuos de la comunidad local empleando estadística Bayesiana.

La fórmula de Ewens (1972) es un algoritmo para simular la distribución de abundancias de las especies de la comunidad local con dispersión limitada, Etienne (2005) presenta una expresión simplificada que puede ser considerada como una versión mejorada de la fórmula de Ewens (1972), que consiste en una función de probabilidad para la distribución suma cero multinomial, la distribución predicha en la Teoría Neutral para la abundancia de especies, Ewens hace una estimación rápida de los parámetros de los modelos con los datos que ya se tienen, se puede estimar el número fundamental de la biodiversidad (θ) y la dispersión (m) de una distribución observada y permite hacer comparaciones entre modelos. Vallade y Houchmandzadeh (2006) presentan fórmulas explícitas para

los estados estables de dos comunidades interconectadas, las cuales tienen tamaños arbitrarios, con el propósito de hacer un estudio del comportamiento temporal.

Son pocos los grupos de trabajo que han profundizado en las soluciones analíticas de la distribución de abundancias relativas de las especies, Etienne y Alonso (2006) hacen una revisión de los trabajos que desarrollan la solución analítica de los modelos neutrales y Leigh (2007) hace revisión histórica de estos trabajos y de la teoría neutral en general.

Existen aproximaciones analíticas, que no se han enfocado particularmente en la distribución de abundancias de las especies, por ejemplo, Babak (2006) utilizó modelos Kolmogorov-Fokker-Planck para la dinámica suma cero de Hubbell (2001) de las especies en una comunidad local, con el objetivo de definir la probabilidad de extinción y persistencia de las especies de acuerdo a su abundancia; y hay otros trabajos analíticos enfocados en la agregación (Houchmandzadeh y Vallade, 2003; He y Hubbell, 2003)

La relevancia de todos estos trabajos sobresale por la dificultad de encontrar soluciones analíticas a los modelos ecológicos espaciales, que usualmente presentan únicamente resultados obtenidos con simulaciones y por presentar resultados analíticos relacionados con los cambios en la diversidad bajo neutralidad y en una dimensión espacial.

En particular la distribución de abundancias de las especies es de lo más explorado en los modelos neutrales, se han realizado una serie de trabajos que se enfocan en probar las predicciones con datos empíricos, analizan principalmente el ajuste de la distribución de abundancias predicha por el modelo neutral (suma cero multinomial), el modelo utilizado varía de acuerdo los datos empíricos y los parámetros que hayan utilizado.

El trabajo de McGill *et al.* (2006) hace una revisión de las pruebas empíricas que se han realizado con los diez modelos neutrales básicos y muestra una tabla con 25 trabajos con datos empíricos poniendo a prueba las diferentes predicciones de los modelos neutrales (la curva de distribución de abundancias de las especies y el cambio espacial en la composición de especies), los trabajos emplean diferentes metodologías, la mayoría son con comunidades sésiles, plantas o corales, principalmente con árboles tropicales, pocos trabajos con datos de mamíferos, aves, peces, fitoplancton, zooplancton, parásitos e insectos (ej. Poulin, 2004; He, 2005; McGill, 2005; Walker, 2007). Los resultados que se obtuvieron

son contradictorios debido principalmente a la naturaleza de los datos, la cual puede ser neutral o no neutral y en consecuencia se han ajustado o no a las predicciones de los modelos (McGill, *et al.* 2006). La mayoría de los trabajos se han realizado a una escala espacial pequeña, menos de cien hectáreas, y la escala temporal que utilizan la mayoría de los trabajos es un punto en el tiempo, la razón de las restricciones de escala se deben a la dificultad para obtener datos de abundancias de los diferentes grupos para mayores escalas.

Hasta ahora no se ha podido determinar significativamente cual de las distribuciones que se han propuesto es mejor (McGill *et al.* 2006), existen diferentes distribuciones que se ajustan a los datos de los modelos, parten de diferentes supuestos y pueden ser descriptores de los mismos datos (Magurran, 2004), esto da lugar a diferentes conclusiones a cerca del modelo, por ello el tipo de ajuste no constituye una herramienta adecuada para apoyar o refutar la teoría.

Hay trabajos que utilizan la abundancia para determinar los parámetros de la comunidad, cómo mortalidad y dispersión, y observan el cambio de las comunidades en el tiempo o en el espacio para tomarlo como un indicador del comportamiento comunitario (Ej. Clark y McLachlan, 2003; Olszewski y Edwin, 2004; Allen y Savage, 2007).

Clark y McLachlan (2003) quieren probar si la varianza en la abundancia de cada especie en las comunidades locales incrementa de forma lineal con el tiempo. Usan las abundancias de especies de árboles en el polen fósil de sedimento lacustre del Holoceno en el noreste de América y encuentran, contrario al modelo de Hubbell (2001), que la varianza en la abundancia entre sitios no aumenta, sino que se mantiene relativamente constante a lo largo de 50-70 generaciones. En su trabajo Volkov *et al.* (2004) critican la metodología del estudio de Clark y McLachlan (2003), argumentan un mal entendimiento de la teoría neutral, ya que el modelo no considera la posibilidad de extinción, ignora la dispersión y la dinámica entre comunidades locales y la metacomunidad, por lo tanto no puede probarse como tal la teoría neutral, en efecto Clark y MacLahan (2004) aceptan que el modelo no es estrictamente neutral. Pese a las críticas este trabajo es de los pocos que analiza el cambio de las abundancias en el tiempo en un lapso de cien años con datos empíricos. El trabajo de Olszewski y Erwin (2004) utiliza la teoría neutral para determinar la respuesta de las comunidades ecológicas a los cambios ambientales, trabajan con datos de la distribución de abundancias de braquiópodos en el

registro fósil a lo largo de diez millones de años y obtienen el valor de los parámetros del modelo neutral que se ajusta a esos datos de abundancias.

Son pocos los trabajos con datos del registro fósil debido a la dificultad de contar con datos de este tipo, actualmente es una limitante metodológica para realizar pruebas empíricas de la teoría en escalas temporales grandes.

Patrones geográficos

El estudio de la distribución espacial de las especies lleva más de cincuenta años siendo analizada por los estudios ecológicos, se han utilizado diversos datos y diversos tipos de simulaciones para analizar patrones de distribución de las especies, como: la distribución de la abundancia, la relación entre la abundancia y el área de distribución, la variación de diversidad entre los sitios y el incremento de la diversidad con el área (Bell, 2001; Maurer y McGill, 2004). Se ha observado que todas las especies están restringidas en su habilidad de ocupar el espacio, se han identificado al clima y la perturbación como factores explicativos de la distribución espacial y temporal (Milne, 1992); los modelos neutrales pueden generar patrones de distribución de las especies similares a los observados en la naturaleza (Bell, 2001; Nee y Stone, 2003).

Un elemento clave que influye en la distribución espacial de los individuos y por lo tanto de las especies es la dispersión (Hubbell, 2005). A una mayor tasa de dispersión es menor la probabilidad de encontrar juntos dos individuos de la misma especie, es decir que a una mayor dispersión hay un menor grado de agregación, entendiendo ésto como la formación de conjuntos de individuos de la misma especie. He y Hubbell (2003) hacen un análisis de percolación, donde investigan la relación entre el perímetro, la abundancia y el número de conjuntos agregados, grupo de celdas ocupadas conectadas lado con lado, con un modelo que genera estos modelos, el cual modifica de forma estocástica la ocupación de las celdas, este modelo les permite tener una medida de la distribución (ocupancia). Se han comparado patrones generados con los modelos neutrales con modelos nulos, queriendo probar que patrones no azarosos como la co-ocurrencia de las especies puede presentarse en este tipo de modelos (Bell, 2001, 2005; Ulrich, 2004).

Bodra-de-Agua *et al.* (2007) con el propósito de entender como influye el mecanismo de dispersión en la biodiversidad desde escalas locales hasta biogeográficas trabajan con diferentes modelos de

dispersión, incluyendo los vuelos de Lévy, utilizan métodos multifractales para el análisis de la distribución de la abundancia y la agregación de las especies a diferentes escalas de análisis, es una propuesta para trabajar con datos de una manera más realista y novedosa.

Ulrich y Zalewski (2007) presentan un trabajo que utiliza un modelo neutral, espacialmente explícito y un modelo aleatorio para reproducir la relación que existe entre el número de especies y el área del espacio estudiado (relación especies área), la distribución de abundancias de las especies, los patrones de co-ocurrencia, anidamiento y la relación abundancia-ocupancia de datos empíricos. Encuentran que los modelos neutrales son capaces de reproducir los patrones de diversidad, ocupancia y abundancia, pero ninguno de los modelos fue capaz de producir los patrones de co-ocurrencia y anidamiento observados.

La teoría neutral de la biodiversidad predice el recambio espacio temporal de las especies asumiendo la deriva ecológica como el mecanismo subyacente a estos patrones, se producen patrones autocorrelacionados de la abundancia de especies en el espacio y en el tiempo como consecuencia de la dispersión limitada y la deriva ecológica, pero estos patrones autocorrelacionados también son patrones que pueden esperarse en ambientes por perturbaciones ambientales a los cuales el sistema responde con criticalidad autoorganizada, es decir recuperando condiciones anteriores al disturbio (Benedetti-Cecchi, 2007). Benedetti-Cecchi (2007) proponen la integración de las teorías neutrales y no neutrales para el estudio de las consecuencias de las fluctuaciones ambientales en los sistemas ecológicos y la diversidad biológica. Alonso *et al.* (2007) a pesar de no estar del todo de acuerdo con esta idea enfatiza la necesidad de incorporar en los modelos la heterogeneidad ambiental.

Bell (2001) a pesar de no utilizar un modelo neutral explícitamente espacial, lo utiliza para hacer una exploración de estos con un enfoque biogeográfico, describe la distribución de los tamaños de área de distribución de la especies generados con diferentes valores de migración en las simulaciones y analizó los patrones espaciales de la abundancia y la riqueza de especies, reportando que replican los patrones reportados por otros autores.

Las áreas de distribución se consideran como el número de sitios ocupados por las especies en una región, su distribución estadística en un modelo comunitario neutral depende de la tasa de dispersión, con un alto nivel de migración la distribución es geométrica (Bell, 2001). Cuando la dispersión es baja

la distribución espacial es lognormal sesgada a la derecha y tiene forma de curva hueca en escala aritmética (Bell, 2001). Si la tasa de dispersión aumenta, incrementa la varianza del tamaño de las áreas de distribución, unas pueden tener tamaños mayores y otros más pequeños, esto hace que la moda se desplace hacia la izquierda.

El área de distribución como se relaciona directamente con la abundancia de las especies, si cada sitio es un individuo el área de distribución de una especie medida como sitios ocupados es exactamente igual a la abundancia de esa especie, entonces se espera que la relación del área de distribución con la abundancia muestre una correlación (Bell, 2001), la cual se ha observado anteriormente (Brown, 1984; Gaston, 1996). Los mecanismos ecológicos responsables de esta relación no quedan claros. Se cree que puede deberse al artefacto de muestreo, la no independencia filogenética, la posición de la distribución geográfica, la abundancia del recurso, la disponibilidad del recurso, la selección de hábitat o la dinámica metapoblacional (Gaston et al., 1997).

La relación especies área es otro patrón ampliamente descrito, este patrón describe el cambio del número de especies que se encuentran en un área cuando aumenta o disminuye el tamaño del área, y está directamente relacionado con la distribución de las especies y su abundancia. El trabajo de Durrett y Levin (1994) y (1996) presenta un modelo dinámico donde explora la generación y el mantenimiento de patrones espaciales en modelos neutrales y la relación especies área.

La teoría neutral es un modelo dinámico con el cual se ha descrito la relación especies área, la forma de la curva depende de la distribución de abundancia de las especies (Bell, 2001), la curva presenta un cambio que depende de la escala espacial, la teoría neutral unificada de la biodiversidad y biogeografía atribuye este cambio al efecto de la dispersión limitada en la tasa de acumulación de especies, cambia de negativa a positiva al incrementar la escala (Hubbell, 2001), la dispersión limitada tiene un efecto negativo en la tasa de acumulación de especies en las escalas espaciales pequeñas. Para escalas espaciales muy grandes la teoría predice que la ley de potencia de Arrhenius se rompe y la relación especies área muestra un punto superior de inflexión. Esta inflexión define la correlación entre los procesos de especiación, dispersión y extinción en la metacomunidad, refleja el tamaño de la escala natural de la dinámica biogeográfica. De acuerdo a Hubbell (2001) el tamaño del área geográfica donde aparece el punto de inflexión es en función del número fundamental de la biodiversidad θ

($\theta=2\nu J$, ν es la tasa de especiación y J el número de individuos de la comunidad) y la tasa de dispersión m , el tamaño de las metacomunidades es pequeño para grandes θ y pequeña m y de tamaño grande para una pequeña θ y grande m (Hubbell y Lake, 2003), con ello la teoría neutral hace una predicción del tamaño actual de las unidades biogeográficas evolutivas, donde la mayoría de las especies pasan la mayor parte de su tiempo evolutivo (Hubbell y Lake, 2003).

La pendiente de la curva especies-área varía según el análisis y el tipo de área incluida (Rosenzweig, 1995), $S= cA^z$ donde S es el número de especies, c es una constante de proporcionalidad, A es el área y z representa la pendiente, en la mayoría de los casos se han obtenido valores para z entre 0.1 y 0.4 (Bell, 2001). La pendiente de la curva está relacionada con el número de especies que se introducen al sistema (Durrett y Levin, 1996). Los modelos neutrales presentan una relación positiva entre la riqueza de especies y el área generalmente como una ley de potencia. A bajas tasas de dispersión hay pocas especies por sitio, y la correlación entre los sitios vecinos es baja, si la tasa de especiación incrementa, también el número de especies por sitio, pero la tasa de nuevas especies adicionadas con el incremento del área es cada vez menor (Bell, 2001).

Son pocos los trabajos que utilizan datos empíricos para probar la relación especies-área de modelos neutrales. Por ejemplo, Adler (2004) trabajó con datos de 35 años de pastos en Kansas, y trató de reproducir la relación especies-área y especies-tiempo observadas con modelos neutrales. En su estudio pudo obtener relaciones que se ajustan a los datos pero no simultáneamente, incorporó datos más realistas para ver el efecto de relajar la neutralidad, incorporando características funcionales de las especies, y observó que las diferencias funcionales entre las especies tienen un papel importante en los patrones.

Otro elemento que la teoría neutral predice es la tasa de decaimiento de la diversidad de especies, la que se puede estimar con la tasa de migración y predice la divergencia de la composición de especies entre las comunidades locales en el espacio y en el tiempo (Maurer y McGill, 2004).

La tasa de el recambio de especies en un gradiente ambiental de acuerdo a Whittaker (1960, 1972) se refiere a la diversidad beta, haciendo referencia a los cambios en la composición de especies; otros la definen como una medida de la diferencia en la composición de especies entre comunidades, sitios o unidad de muestreo (Vallend, 2001; Magurran, 2004).

Son pocos trabajos con modelos neutrales enfocados específicamente en este componente de la diversidad. El recambio de especies se da cuando al cambiar de sitio cambia la composición de especies, debido a que al aumentar la distancia entre dos sitios disminuye la probabilidad de que la misma especie se encuentre en los dos sitios (Bell, 2001).

Condit *et al.* (2002) enfatiza que los modelos neutrales espacialmente explícitos pueden predecir los patrones de recambio comunitario en escalas espaciales de tamaño limitado, presenta un trabajo sobre la diversidad beta estudiada como el cambio de la composición de especies con la distancia. En éste trabajo presentan estimadores comparativos de la diversidad beta en los bosques tropicales de Panamá, Ecuador y Perú, compara sus observaciones con las predicciones del modelo neutral y los resultados no son consistentes con el modelo, excepto en una escala intermedia (0.2 a 50 Km.) el factor explicativo para el ajuste a esta escala es la dispersión limitada, a otras escalas se sugiere que son otros los factores los importantes, como la heterogeneidad ambiental o las especies que se distribuyen ampliamente. Se necesita entender la diversidad beta en comunidades teóricamente simplificadas para tener conclusiones a cerca de cómo la variación de hábitat u otros factores pueden afectar el recambio de especies (Duivenvoorden *et al.*, 2002; Ruokolainen, *et al.* 2002).

Hay datos cualitativos para la diversidad beta en bosques tropicales utilizando otros modelos (Zillio *et al.*, 2005) y se han realizado comparaciones entre la diversidad beta predicha por el modelo neutral en comunidades vegetales y modelos no neutrales (Marani *et al.*, 2006).

Por último una de las aplicaciones más recientes del modelo neutral es el estudio de patrones macroecológicos como; el efecto de dominio medio, donde el arreglo al azar de las distribuciones geográficas de las especies en un mapa delimitado, libre de gradientes ambientales, produce un pico en la riqueza de las especies cerca del centro, la teoría neutral provee al estudio del efecto de dominio medio de un mecanismo poblacional explícito (Rangel y Diniz-Filho, 2005). De acuerdo al trabajo de Rangel y Diniz-Filho (2005) cuando se establecen los límites geométricos del dominio y la migración, la deriva ecológica genera diferencias en las abundancias de las especies, sus áreas de distribución y su persistencia. El patrón espacial de la riqueza de especies está influenciado por la distancia de migración, cuando la distancia de migración es pequeña hay una mayor pérdida de especies en la

periferia que en el centro, lo cual se debe a que las comunidades de los bordes tienen una menor vecindad que pueda recolonizarlas (Rangel y Diniz-Filho, 2005).

Conclusión

Los modelos neutrales al asumir una equivalencia ecológica pareciera que se contraponen a la teoría clásica de competencia, pero la teoría neutral no niega la existencia de la diferenciación de nicho, sólo da menos importancia al nicho en la regulación de la diversidad y la abundancia relativa de las especies en la comunidad.

Varios artículos resaltan la imposibilidad de la teoría para capturar la complejidad de las comunidades ecológicas, muestran que no hay consistencia entre sus resultados y las predicciones de la teoría, ante esto se sugieren hipótesis alternativas sobre la naturaleza o modo de operación de las propiedades de un sistema no neutral. En muchos otros casos las teorías no neutrales han sido capaces de ajustarse a los datos igual que los modelos neutrales, ambas teorías son capaces de producir patrones similares, ambos enfoques no son mutuamente excluyentes, son teorías complementarias.

Para un mejor entendimiento de la dinámica de la biodiversidad debe haber una síntesis de las teorías de comunidades nicho y neutral incorporando la estocasticidad demográfica y ambiental. La neutralidad sirve como hipótesis nula en el análisis de los estudios sobre la estructura y construcción comunitaria, siendo capaz de reproducir patrones de diversidad, sirve para percibir las diferencias en nicho y competitividad a partir de las desviaciones respecto al modelo y permite distinguir los efectos producidos por las interacciones entre las especies.

El enfoque neutral es un acercamiento a la realidad y tiene elementos para explorar teorías que involucran supuestos más complejos. Tiene el potencial de contribuir al entendimiento de la dinámica macroevolutiva y su influencia en la biodiversidad. En la ecología teórica de comunidades se está explorando el papel potencial de los procesos evolutivos en un marco de nuevos conceptos y teorías.

También pueden utilizarse como un modelo nulo biogeográfico más específico, puede incorporar la heterogeneidad ambiental y asimetrías competitivas entre las especies para introducir un mayor realismo biológico. Los estudios empíricos sobre escalas biogeográficas son prácticamente inexistentes, quedando así retos para la teoría neutral en un contexto macroecológico, la capacidad de

los modelos neutrales para simular complejos patrones continentales de la diversidad de especies en ambientes heterogéneos sigue siendo todavía inexplorado.

Es una herramienta que permite contestar otras preguntas de la ecología de comunidades como los efectos de la fragmentación, de los cambios ambientales, de las especies invasoras y de las especies en el funcionamiento del ecosistema.

AGRADECIMIENTO

A Gerardo Rodríguez Tapia por la ayuda técnica y revisión del manuscrito, al Dr. Jorge Soberón por la revisión y comentarios al manuscrito.

REFERENCIAS

Adler PB (2004) Neutral models fail to reproduce observed species-area and species-time relationships in Kansas grasslands. *Ecology*. 85: 1265-1272.

Adler PB, HilleRisLambers J, Levine JM (2007) A niche for neutrality. *Ecology Letters* 10: 95-104.

Allen AP, Savage VM (2007) Setting the absolute tempo of biodiversity dynamics. *Ecology Letters*. 10: 637-646.

Alonso D, Etienne RS, McKane AJ (2007) Response to Benedetti-Cecchi: neutrality and environmental fluctuations. *Trends in Ecology and Evolution*. 22: 232.

Babak P (2006) Continuous probabilistic approach to species dynamics in Hubbell's zero-sum local community. *Physical Review. E* 74:021902(1-13).

Bell G (2001) Neutral Macroecology. *Science*. 293: 2413-2418.

Bell G (2003) The interpretation of biological surveys. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 270: 2531-2542.

Bell G (2005) The co-distribution of species in relation to the neutral theory of community Ecology. *Ecology*. 86: 1757-1770.

Benedetti-Cecchi L (2007) Neutral theory and 1/f noise make similar predictions of assemblage dynamics. *Trends in Ecology and Evolution*. 22: 5.

Borda-de-Água L, Hubbell SP, He F (2007) Scaling biodiversity under neutrality. En Storch D, Marquet PA, Brown JH (Eds.) *Scaling Biodiversity*. Cambridge University Press, UK. pp. 347-375.

- Brown JH (1984) On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*. 124: 255-279.
- Caswell H (1976) Community structure: a neutral model analysis. *Ecological Monographs*. 46: 327-354.
- Chave J, Leigh Jr EG (2002) A spatially explicit neutral model of β -diversity in tropical forests. *Theoretical Population Biology*. 62: 153-168.
- Chave J, Muller-Landau HC, Levin SA (2002) Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity. *The American Naturalist*. 159: 1-23.
- Chave J (2004) Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*. 7:241-253.
- Chesson PL, Warner RR (1981) Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *The American Naturalist*. 117:923-943.
- Clark JS, McLachlan JS (2003) Stability of forest biodiversity. *Nature*. 423: 635-638.
- Clark JS, McLachlan JS (2004) Stability of forest biodiversity-reply. *Nature*. 427: 697.
- Condit R, Pitman N, Leigh EG, Chave J, Terborgh J, Foster RB, Nunez P, Aguilar S, Valencia R, Villa G, Muller-Landau HC, Losos E, Hubbell SP (2002) Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*. 295: 666-669.
- Diserud OH, Engen S (2000) A general and dynamic species abundance model, embracing the lognormal and the gamma models. *The American Naturalist*. 155:497-511.
- Duivenvoorden JF, Svenning JC, Wright SJ (2002) Beta diversity in tropical forests. *Science*. 295: 636-637.
- Durrett R, Levin SA (1994) Stochastic spatial models: a user's guide to ecological applications. *Philosophical Transactions of The Royal Society*. 343: 329-350.
- Durrett R, Levin SA (1996) Spatial models for the species-area curve. *Journal of Theoretical Biology*. 179: 119-127.
- Etienne RS, Olff H (2004) A novel genealogical approach to neutral biodiversity theory. *Ecology Letters*. 7:170-175.
- Etienne RS (2005) A new sampling formula for neutral biodiversity. *Ecology Letters*. 8: 253-60.

Etienne RS, Alonso D (2006) Neutral community theory: how stochasticity and dispersal-limitation can explain species coexistence. *Journal of Statistical Physics*. 128: 485-510.

Etienne RS, Alonso D, McKane AJ (2007) The zero-sum assumption in neutral biodiversity theory. *Journal of Theoretical Biology*. 441 E1.

Ewens WJ (1972) The sampling theory of selectively neutral alleles. *Theoretical Population Biology*. 3:87-112.

Fisher RA, Corbet AS, Williams C (1943) The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology*. 12: 42.

Gaston KJ (1996) The multiple forms of the interspecific abundance-distribution relationship. *Oikos*. 76: 211-220.

Gaston KJ, Blackburn TM, Lawton JH (1997) Interspecific abundance-range size relationship: an appraisal of mechanisms. *The Journal of Animal Ecology*. 66: 579-601.

Gause GF (1934) *The struggle for existence: Williams and Wilkins*. London, England.

Gilpin ME, Hanski I (1991) *Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. Linnean Society of London, Academic Press, London. pp. 336

Gravel D, Canham CD, Beaudet M, Messier C (2006) Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters*. 9: 399-409.

Hardin G (1960) The competitive exclusion principle. *Science*. 131: 1292-1297.

He F (2005) Deriving a neutral model of species abundance from fundamental mechanisms of population dynamics. *Functional Ecology*. 19: 187-193.

He F, Hubbell SP (2003) Percolation theory for the distribution and abundance of species. *Physical Review Letters*. 91:198103 (1-4).

Holt RD (2006) Emergent Neutrality. *Trends in Ecology and Evolution*. 21: 531-533.

Houchmandzadeh B, Vallade M (2003) Clustering in neutral ecology. *Physical Review E*. 68: 061912(1-7).

Hubbell SP (1979) Tree dispersion, abundance and diversity in a dry tropical forest. *Science*. 203: 1299-1309.

Hubbell SP (1995) Toward a theory of biodiversity and biogeography on continuous landscapes. En Carmichael GR, Folk GE, Schnoor JE (Eds) *Preparing for Global Change: A Midwestern Perspective*. Academic Publishing, Amsterdam. Pp. 171-199

Hubbell SP (1997) A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs*. 16: S9-S21.

Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton. Pp 375.

Hubbell SP (2003) Modes of speciation and the lifespans of species under neutrality: a response to the comment of Robert E. Ricklefs. *Oikos*. 100:193-199.

Hubbell SP (2005) Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*. 19:166-172.

Hubbell SP (2006) Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology*. 87:1387-1398.

Hubbell SP Foster RB (1986) Commonness and rarity in a neotropical forest: Implications for tropical tree conservation. En Soulé M (Ed) *Conservation Biology: Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. Pp. 205-231.

Hubbell SP, Lake JK (2003) The neutral theory of biodiversity and biogeography, and beyond. *Macroecology: concepts and consequences* (Eds) Blackburn TM and Gaston KJ. Blackwell Publishing, Oxford. pp. 45-63.

Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia Quantitative Biology* 22:415-427.

Hutchinson GE (1961) The paradox of the plankton. *The American Naturalist*. 95:137-145.

Johnson ML, Gaines MS (1990) Evolution of dispersal: Theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 21:449-480.

Kendall DG (1948) On some modes of population growth leading to R. A. Fisher's logarithmic series distribution. *Biometrika*. 35:6-15.

Kimura M, Ohta T (1971) *Theoretical aspects of population genetics*. Princeton: Princeton University Press.

- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, González A (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*. 7: 601-613.
- Leibold, MA, McPeck MA (2006) Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*. 87: 1399-1410.
- Leigh EGJr (2007) Neutral theory: a historical perspective. *Journal of Evolutionary Biology*. 20: 2075-2091.
- Levin SA, Muller-Landau HC, Nathan R, Chave J (2003) The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Annual Review of Ecology and Evolution Systematics*. 34: 575-604.
- Levinton JS (1979) A theory of diversity equilibrium and morphological evolution. *Science*. 204: 335-336.
- Lewin R (1983) Santa Rosalia was a goat. *Science*. 221: 636-639.
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Magurran AE (2004) *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science, Oxford. pp 179.
- Magurran AE (2005) Species abundance distributions: pattern or process? *Functional Ecology*. 19:177-181.
- Malécot G (1948) *Mathématiques de l'Hérédité*. Masson, Paris. English translation (1969), W. H. Freeman, San Francisco.
- Marani M, Zillio T, Belluco E, Silvestre S, Maritan A (2006) Non-neutral vegetation dynamics. *Public Library of Science ON 1*: e78.
- Maurer BA, McGill BJ (2004) Neutral and non-neutral macroecology. *Basic and Applied Ecology*. 5:413-422.
- May RM (1975) Patterns of species abundance and diversity. En Cody ML, Diamond JM (Eds) *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press of Harvard University Press. USA. pp. 81-120.
- McGill BJ (2003) A test of unified neutral theory of biodiversity. *Nature* 422:881-885.

- McGill BJ, Hadly EA, Maurer BA (2005) Community inertia of Quaternary small mammal assemblages in North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1102: 16701-16706.
- McGill BJ, Maurer BM, Weiser MD (2006) Empirical evaluation of neutral theory. *Ecology*. 87: 1411-1423.
- McKane A, Alonso D, Sole RV (2000) Mean –field stochastic theory for species-rich assembled communities. *Physical Review E*. 62:8466-8484.
- McKane A, Alonso D, Sole RV (2004) Analytic solution of Hubbell’s model of local community dynamics. *Theoretical Population Biology*. 65:67-73.
- Milne BT (1992) Spatial aggregation and neutral models in fractal landscapes. *The American Naturalist*. 139:32-57.
- Mouillot D, Gaston KJ (2007) Geographical range size heritability: what do neutral models with different modes of speciation predict? *Global Ecology and Biogeography*. 16: 367-380.
- Nee S, Stone G (2003) The end of the beginning for neutral theory. *Trends in Ecology and Evolution*. 18: 433-434.
- Olszewski TD, Erwin DH (2004) Dynamic response of permian brachiopod communities to long-term environmental change. *Nature*. 428: 738-741.
- Pelletier JD (1999) Species-area relation and self-similarity in a biogeographical model of speciation and extinction. *Physical Review Letters*. 82: 1983-1986.
- Poulin R (2004) Parasites and the neutral theory of biodiversity. *Ecography*. 27: 119–123.
- Preston FW (1948) The commonness and rarity of species. *Ecology*. 29: 254-283.
- Rangel TFLVB, Diniz-Filho JAF (2005) Neutral community dynamics, the mid-domain effect and spatial patterns in species richness. *Ecology Letter*. 8: 783-790.
- Raup DM, Gould SJ, Schopf TJM, Simberloff DS (1973) Stochastic models of phylogeny and the evolution of diversity. *Journal of Geology*. 81: 525-542.
- Ricklefs RE (2003) A comment on Hubbell’s zero-sum ecological drift model. *Oikos*. 100:185-192.
- Ricklefs RE (2006) The Unified Neutral Theory of biodiversity: do the numbers add up? *Ecology*. 87: 1424-1431.

- Rosenzweig ML (1975) On continental steady states of species diversity. En *Ecology and evolution of communities* (Eds) Cody ML, Diamond JM. Cambridge, MA: Belknap Press. Pp. 121-140.
- Rosenzweig ML (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 436.
- Ruokolainen K, Tuomitso H (2002) Beta-diversity in tropical forests. *Science*. 297: 1439a.
- Sawyer S (1977) Rates of consolidation in a selectively neutral migration model. *The Annals of Probability*. 5:486-493.
- Scheffer M, van Nes EH (2006) From the cover: self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. *Proceedings of National Academy of Sciences*. 103: 6230-6235.
- Ulrich W (2004) Species co-occurrences and neutral models: reassessing J. M. Diamond's rules. *Oikos*. 107: 603-609.
- Ulrich W, Zalewski M (2007) Are ground beetles neutral? *Basic and Applied Ecology*. 8: 411-420.
- Vallade M, Houchmandzadeh B (2003) Analytical solution of a neutral model of biodiversity. *Physical Review E*. 68:061902_0619 (01-05).
- Vallade M, Houchmandzadeh B (2006) Species abundance distribution and population dynamics in a two-community model of neutral ecology. *Physical Review E*. 74:051914(2-9).
- Vallend M (2001) Do commonly used indices of β -diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science*. 12: 545-547.
- Vandvik V, Goldberg DE (2006) Sources of diversity in a grassland metacommunity: quantifying the contribution of dispersal to species richness. *The American Naturalist*. 168: 157-167.
- Volkov I, Banavar JR, Hubbell SP, Maritan A (2003) Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature*. 424: 1035-1037.
- Volkov I, Banavar JR, Maritan A, Hubbell SP (2004) The stability of forest biodiversity -reply. *Nature*. 427: 696.
- Walker SC (2007) When and why do non-neutral metacommunities appear neutral? *Theoretical Population Biology*. 71: 318-331.
- Wilson DS (1992) Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology*. 73: 1984-2000.

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

Whittaker RH (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*. 21: 213-251.

Zillio T, Volkov I, Banavar JR, Hubbell SP, Maritan A (2005) Spatial scaling in model plant communities. *Physical Review Letters*. 95: 098101(2-4).

Tabla I

Conceptos de metacomunidad, identificados a lo largo de la historia de la Ecología. Modificado de Leibold *et al* (2004).

Dinámica	Descripción	Procesos importantes
Parches	Parches idénticos con poblaciones donde la diversidad de especies está limitada por la dispersión	Extinción y colonización
Selección de especies	Parches con gradiente de recursos, esto determina diferencias demográficas locales de las especies, hay interacciones locales.	Calidad de parche y dispersión
Efecto de masa	Poblaciones locales donde la migración e inmigración tiene un efecto directo sobre la densidad de la población local.	Migración e inmigración
Neutral	Comunidades con una dinámica estocástica, donde la dispersión y la especiación modifican la diversidad de las especies que son similares en su habilidad competitiva, adecuación y movimiento.	Procesos demográficos estocásticos, dispersión y especiación

Tabla II. Tipos de dispersión propuestos por diferentes autores.

Dispersión	Autores	Descripción
Dispersión Gaussiana	Gause GF, 1934	La similitud de los sitios decrece de forma lineal con la distancia en una escala logarítmica.
Centro de dispersión	Chave J, Leigh Jr EG, 2002	Las semillas se dispersan de manera simétrica en un determinado radio a su origen, utiliza fórmula de Malécot (1948) dispersión denso dependiente.
Vuelos de Lévy	Borda-de-Água L, Hubbell SP, He F, 2007	Considera eventos de dispersión con una mayor frecuencia de corta distancia y ocasionales de larga distancia, propuesta más realista, observado en las comunidades de árboles tropicales.

Origen, evolución y distribución de los murciélagos filostómidos

Paulina Trejo-Barocio y Héctor Arita

P. Trejo-Barocio (paulina.trejo@gmail.com), Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán 58090, México— H. T. Arita (arita@oikos.unam.mx), Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 27-3, CP 58090, Morelia, Michoacán, México.

Resumen

Este artículo tiene el propósito de hacer una revisión de los trabajos que se han realizado sobre el origen, evolución y distribución de la familia Phyllostomidae con la finalidad de sintetizar las hipótesis biogeográficas y ecológicas sobre la diversificación y distribución geográfica del grupo, para tener un mejor panorama de los procesos responsables de la distribución actual de esta familia.

Summary

This article has the objective to review the work that has been done on the origin, evolution and distribution of the family Phyllostomidae, in order to synthesize particular biogeographical and ecological hypotheses about geographical distribution and diversification of the group, to have a better picture of the processes responsible for the current distribution of this family.

Resumo

Este artigo destina-se a rever o trabalho que tem sido feito sobre a origem, evolução e distribuição da família Phyllostomidae, a fim de sintetizar as hipóteses biogeográficas e ecológicas específicas sobre a diversificação e distribuição geográfica do grupo, a ter uma melhor visão dos processos responsáveis pela atual distribuição dessa família.

Palabras clave

Murciélagos, distribución geográfica, riqueza de especies, Phyllostomidae, evolución.

Introducción

Los murciélagos son un grupo ecológico y morfológicamente muy diverso, adaptado a la mayoría de los ambientes terrestres del planeta. Son un componente fundamental de las comunidades biológicas, alcanzando su mayor riqueza específica en la zona ecuatorial, diversidad que disminuye hacia latitudes elevadas (Proches, 2005).

Una de las familias de murciélagos con mayor número de especies es la familia Phyllostomidae, la cual tiene su origen en la región Neotropical (Koopman, 1993; Wetterer *et al*, 2000; Eick *et al*, 2005; Jones *et al*, 2002; 2005; Teeling *et al*, 2005). Consta de 53 géneros y más de 150 especies (Wetterer *et al*, 2000, Simmons 2006), las cuales muestran una amplia diversidad morfológica, mayor que cualquier otra familia de mamíferos (Baker *et al*, 2003). Esta diversidad morfológica refleja a su vez una alta variabilidad de dietas (insectívora, frugívora, carnívora, nectarívora, polínivora, sanguinívora y las combinaciones entre ellas) (Wilson, 1975; Arita, 1993).

Los neotrópicos son un área compleja donde una serie de factores han contribuido a la conformación de una alta diversidad de especies de invertebrados, plantas y vertebrados (Gaston, 2000). Ejemplos de estos factores son los procesos geofísicos, como el cambio climático, la deriva continental y otros factores relacionados con la respuesta de las especies, como la variación genética y el reparto de recursos (Velazco y Patterson, 2008).

La familia Phyllostomidae es un componente esencial en las comunidades neotropicales, la mayoría de las especies de esta familia presentan una amplia distribución geográfica en ocasiones asociada a la distribución del hábitat o a su capacidad de dispersión. Las correlaciones entre la distribución de las especies y las variables ambientales se han utilizado para entender los factores limitantes de dicha distribución, pero no explican directamente los procesos responsables de ésta. No se ha establecido de manera definitiva qué procesos y patrones encontrados a escala geográfica influyen en la coexistencia de las especies en un misma región (Allen y Starr, 1982).

Para el orden Chiróptera además del trabajo taxonómico durante los siglos XVIII y XIX para estabilizar la clasificación, se trabajó de manera intensa para conocer de manera precisa las relaciones filogenéticas de este grupo (Baker *et al*, 1989; Wetterer *et al*, 2000; Carstens *et al*, 2002). A pesar de todo el trabajo realizado sobre la morfología, la taxonomía y la filogenia, actualmente se mantiene la

controversia sobre la resolución de la filogenia de esta familia de murciélagos, se han utilizado muchos datos para determinar el camino evolutivo que ha seguido el grupo, algunos géneros siguen presentando problemas para ser ubicados en la filogenia, algunas características no se ha podido determinar si aparecieron sólo una vez en el grupo o más, lo que ha impedido determinar la monofilia de algunos géneros. El avance en este campo es fundamental para poder generar hipótesis biogeográficas sobre la distribución de las especies y para entender el tiempo y modo de evolución (Baker *et al.*, 1991).

Distribución geográfica

Los murciélagos son los vertebrados más abundantes a nivel de comunidad local, a escala regional presentan un gradiente latitudinal en la riqueza de especies (Willig y Selcer, 1989; Willig y Sandlin, 1991; Kaufman y Willig, 1998). La familia Phyllostomidae presenta este gradiente latitudinal de riqueza de especies de manera muy marcada (Stevens, 2006) (Figura 1), la mayor riqueza de especies se encuentra substancialmente en Centroamérica (Simpson, 1964). En los trópicos el grupo presenta altos niveles de diversidad alfa, beta y gama, en los subtrópicos niveles intermedios y bajos en la zona templada (Stevens, 2004, Stevens y Willig, 2002; Koleff *et al.*, 2003). Este patrón también se observa a nivel de género donde existe un alto número de ellos con distribución restringida a los Neotrópicos (Freeman, 2000).

Los murciélagos presentan muchas especies con áreas de distribución de tamaño pequeño y un número menor de especies ampliamente distribuidas, este patrón se reporta para diferentes grupos de mamíferos (Willig *et al.*, 2003b). En el caso particular de este grupo se encuentran áreas de distribución mayores a las presentadas por mamíferos del mismo tamaño, esto se debe a su capacidad de vuelo, la cual les permite dispersarse y sobrevolar obstáculos como lo son las barreras geográficas, pueden explorar áreas muy extensas para encontrar recursos, por lo mismo la escala a la que la heterogeneidad ambiental influye en su distribución es diferente a comparación de otros grupos (Schulze *et al.*, 2000; Stevens, 2004).

Se ha determinado que las barreras más importantes para estos organismos son los océanos, las montañas de elevación considerable y las bajas temperaturas (Koopman, 1976). Esto podría explicar la

amplia distribución (e.g. Munguía *et al*, 2008) que presentan en comparación con otros mamíferos terrestres del mismo tamaño y la relevancia de los eventos de dispersión y vicarianza para su distribución actual (Eick *et al*, 2005).

La distribución de estos organismos se relaciona también con variables ambientales. Por ejemplo, Patten (2004) encontró que la precipitación, la topografía y la temperatura son las variables que mejor predicen la riqueza de especies, en tanto que la elevación influye de manera moderada pero significativamente. La alta riqueza de especies de estos murciélagos se asocia particularmente con lluvia anual abundante y bajas fluctuaciones en las temperaturas estacionales (Patten, 2004), características que están relacionadas con la latitud (Badgley y Fox, 2000). La riqueza de especies disminuye con el aumento de la elevación, esto debido a la disminución de la temperatura (Kalko, 1977), estos murciélagos presentan restricciones fisiológicas que no les permiten encontrarse en temperaturas muy bajas. Por estas razones el grupo no se encuentra en regiones de mayor latitud (hacia los polos), donde los factores ambientales no son favorables para ellos.

Un factor ambiental limitante de su distribución es la temperatura, los murciélagos nectarívoros, frugívoros y carnívoros son termorreguladores, los sanguinívoros presentan una regulación marginal de la temperatura y los insectívoros son capaces de entrar en torpor. La conducta de torpor evolucionó en las especies en respuesta a los altos costos de la termorregulación para los organismos de talla pequeña (McNab, 1969). Al presentar tasas metabólicas basales mayores que las esperadas por el peso, que conlleva un alto gasto energético, la termorregulación depende de la estabilidad estacional y de los recursos alimenticios disponibles en el ambiente. La capacidad para colonizar las zonas templadas muy probablemente dependa de la evolución de una termorregulación mayor o temperaturas globales más cálidas.

Todo indica que la expansión de la distribución de estos murciélagos está relacionada con la expansión de los bosques tropicales (Patten, 2004). La presencia de flores y frutos que se encuentran en los bosques tropicales y subtropicales, es un elemento que influye en la distribución de los filostómidos nectarívoros y frugívoros, y algunas familias de plantas con flores de las que los murciélagos se alimentan no se encuentran en las zonas templadas (Ricklefs y Renner, 1994).

Origen y evolución

El registro fósil de murciélagos es muy escaso (Hand, 1984) y aún más en los neotrópicos, a pesar de que en esta zona actualmente existe una gran diversidad de murciélagos (Czaplewski *et al*, 2003a). Los primeros registros de murciélagos encontrados son de un ancestro insectívoro (Gunnell y Simmons, 2005). A partir de los primeros descubrimientos se ha incrementado en forma paulatina el tamaño del registro fósil. El trabajo de Novacek (1985) reporta el primer microquiróptero (*Icaronycteris*), el cual fue encontrado en Norteamérica y datado dentro del Eoceno temprano, hace aproximadamente 50 millones de años (Novacek, 1985; Simmons *et al*, 2008).

El orden está constituido por dos subórdenes Microchiroptera y Megachiroptera, para los cuales se ha sugerido un origen único (monofilético) posiblemente desde el Paleoceno (Simmons y Geisler, 1998), hipótesis que ha estado fuertemente respaldada por diversos trabajos (Gunnell y Simmons, 2005).

En general se cree que la innovación del vuelo permitió a los murciélagos diversificarse (Smith, 1976; Helgen, 2003). Teeling *et al* (2005) presentan resultados que apoyan la idea de que los microquirópteros se originaron en el Eoceno temprano, coincidiendo con un aumento en la temperatura y el incremento en la diversidad y la abundancia de plantas. Los murciélagos se desempeñan como agentes polinizadores y dispersores cuando aparecen las plantas con flores (Sussman y Raven, 1978), lo que pudo promover su diversificación durante el Eoceno y está respaldada por una serie de fósiles de las familias modernas de murciélagos (Gunnell y Simmons, 2005).

En el caso particular de la familia Phyllostomidae, se estima que el origen evolutivo de esta familia fue en el Mioceno, en Sudamérica (Koopman, 1976). En Colombia se encontraron especímenes fósiles asignados a la subfamilia Phyllostominae provenientes de depósitos del Mioceno medio (hace 23 millones de años). Hoffmann *et al* (2008) fechan las divergencias entre las tribus de la subfamilia Phyllostominae en el Mioceno temprano y las divergencias entre géneros en el Mioceno medio, lo cual sugiere una rápida diversificación. Aún cuando el registro fósil es muy pobre, se han encontrado en

Norteamérica fósiles del Mioceno de cuatro géneros distintos, uno de los cuales pertenece a la familia Phyllostomidae (Gunnell y Simmons, 2005).

La evidencia de esta diversificación en el Mioceno dentro de la familia es variada. Por ejemplo, los primeros registros fósiles de Glossophaginae son del Mioceno (12-13 Ma.) encontrados en La Venta, Colombia, sitio en el que se han encontrado además fósiles de otros filostómidos (Savage 1951; Czaplewski 1997; Czaplewski, *et al*, 2003b). Cabe recalcar que la mayoría de los fósiles que se han encontrado y fechado en el Plioceno ya representan géneros modernos (Teeling *et al*, 2005).

De acuerdo a la evidencia paleontológica, un segundo evento de radiación importante tuvo lugar en el Pleistoceno. En depósitos de Bahía en Brasil, se encontraron fósiles del Plioceno (3 Ma.) de al menos 23 especies de filostómidos y de otras familias de murciélagos, un alto número de estos fósiles pertenecen a especies actuales (Czaplewski y Cartelle, 1998). En la península de Yucatán hay depósitos del Holoceno (0.011Ma.) con esqueletos de al menos seis especies de filostómidos (Czaplewski, *et al*, 2003a), con lo que queda en evidencia la gran complejidad y diversidad faunística encontrada en esos tiempos.

La diversificación de géneros de las subfamilias Glossophaginae y Stenodermatinae se atribuye a eventos de colonización en islas, lo cual es ejemplificado por la alta diversidad de especies confinadas a las Antillas. Así, la distribución de la subfamilia Stenodermatinae se puede explicar por la colonización ancestral de Sudamérica a las Antillas (Dávalos, 2004), al igual que para otros grupos de mamíferos. En Cuba se encontraron fósiles de finales del Pleistoceno y principios del Holoceno, que reflejan una gran especialización para nichos particulares, estas colonizaciones insulares se deben a los cambios ecológicos, como el cambio de temperatura a climas cálidos y la expansión de bosques tropicales, lo que proporcionó nuevos hábitats favorables, por lo que aparecen oportunidades ecológicas durante la colonización a islas como Cuba, la cual fue un centro de radiación durante el Cuaternario (Suárez y Díaz-Franco, 2003).

Hipótesis sobre la diversificación

Se han propuesto hipótesis que sugieren que el incremento en la diversificación de los murciélagos se correlaciona con la diversificación de las plantas con flor y frutos, y quizás con los insectos polinizadores.

Para la familia Phyllostomidae específicamente se plantea la hipótesis de que las diferentes morfologías presentadas en el clado son resultado de la adaptación a diferentes dietas (Jones, 2005, Monteiro y Noriega, 2011). Los cambios en los hábitos alimenticios y la búsqueda de refugio pudieron haber dado como resultado un incremento de las oportunidades ecológicas; por ejemplo algunas especies cambiaron su dieta de acuerdo a los recursos disponibles, con ello se vieron favorecidas, promoviendo la especiación (Lewis, 1995, Wetterer *et al*, 2000). La diversificación alimenticia parece estar correlacionada con el patrón de riqueza en este grupo, los bosques neotropicales presentan una alta riqueza de especies de murciélagos no insectívoros (Freeman, 2000), además de observarse un incremento en el número de grupos funcionales hacia los trópicos (Stevens *et al*, 2003).

El estudio de la especialización ecológica observada en la diera se ha servido de estudios sobre los caracteres morfológicos y componentes moleculares para obtener de alguna manera información sobre el proceso de diversificación, esto ha sido necesario para obtener información que complementa el pobre registro fósil existente para el grupo. Se han realizado estudios que consideran las características ecomorfológicas y la filogenia con el objetivo de entender la evolución y radiación adaptativa de los quirópteros. En particular, Freeman (2000) recupera el significado funcional y ecológico de características craneodentales e incorpora una filogenia cladista, identificando al ancestro del grupo como un organismo insectívoro, característica que se mantiene en el grupo. Así mismo, propone que posteriormente se desarrolla la habilidad de alimentarse de frutos, apoyado por la considerable evidencia de una diversificación de las especializaciones alimenticias.

En la familia Phyllostomidae cada clado presenta especializaciones morfológicas asociadas a la dieta, de manera muy notoria en el cráneo y la dentadura (Dumont *et al*, 2012). Por ejemplo, los miembros de la subfamilia Glossophaginae son nectarívoros, los de la subfamilia Stenodermatinae son frugívoros y los de la subfamilia Desmodontinae son sanguinívoros. Pero los estudios sobre las relaciones filogenéticas y la especialización ecológica todavía no se han aclarado del todo, como en el caso de la subfamilia Desmodontinae que no se encuentra bien representada en el registro fósil y

todavía es una incógnita la relación de esta subfamilia con el ancestro y con el resto de las subfamilias (Freeman, 2000).

En la familia se observan periodos en los cuales no se observan cambios en la morfología y periodos con grandes cambios morfológicos en los linajes, la diversidad ecológica está distribuida de una manera no uniforme en los clados (Simmons y Conway 2003), esto tiene como consecuencia tasas evolutivas muy variables, por lo que no ha sido posible establecer una relación fija entre el tiempo y el cambio morfológico.

Avances filogenéticos

El estado sistemático de los quirópteros ha tenido un gran avance en las últimas décadas, aún así las relaciones filogenéticas de muchas especies no han sido formalmente investigadas y hay diversos desacuerdos al respecto (Jones *et al*, 2002; Gunnell y Simmons, 2005). La idea general de los avances filogenéticos como lo expone el trabajo de Jones (2005), es proponer una hipótesis filogenética que sirva para futuros estudios comparativos, análisis filogenéticos y datos moleculares.

Para que sea posible estimar los tiempos de divergencia se requieren filogenias resueltas hasta el nivel de especie. Jones *et al* (2002) presentan un super árbol para el orden Chiroptera basado en las filogenias y clasificaciones publicadas en los últimos años de la década de los noventa, congruente con la clasificación de Simmons y Geisler (1998) la cual está basada primordialmente en caracteres morfológicos. Dicho trabajo apoya la hipótesis de que los subórdenes Microchiroptera y Megachiroptera son monofiléticos; al suborden microchiroptera lo divide en dos infraórdenes Yinochiroptera y Yangochiroptera. Específicamente para la familia Phyllostomidae la topología del árbol está bien resuelta, se reconocen ocho subfamilias (Desmodontinae, Phyllostominae, Glossopaginae, Lonchophyllinae, Carrollinae y Stenodermatinae). Sin embargo, existen trabajos que contradicen los resultados que Jones *et al* (2002) proponen, lo que remarca la necesidad de un mayor número de trabajos para aclarar las relaciones filogenéticas entre y dentro de las familias (Freeman, 2000; Jones *et al*, 2002).

La familia Phyllostomidae es una de las más estudiadas desde el punto de vista filogenético (e.g. Baker *et al*, 1989; Baker *et al*, 1991; Simmons y Geisler, 1998; Wetterer *et al*, 2000; Hoffmann y

Baker, 2001; Jones *et al*, 2002; Carstens *et al*; 2002; Baker *et al*, 2003; Dávalos, 2004; Eick *et al*, 2005; Jones, 2005; Teeling *et al*, 2005; Dávalos, 2007; Larsen *et al*, 2007; Hoffmann *et al*, 2008; Monteiro y Nogueira, 2011; Rojas *et al*, 2011), aún así el número de subfamilias en la que se agrupan los diversos componentes en la familia Phyllostomidae es objeto de fuertes debates, dado que existen diferentes hipótesis evolutivas para las diferentes dietas que el clado presenta y no han podido esclarecerse.

Por otro lado la diversificación de los filostómidos se analizó en distintos trabajos filogenéticos realizados para el grupo. Jones (2005) realizó pruebas basadas en árboles de verosimilitud sobre las tasas relativas de diversificación y sugiere que los clados de la familia Phyllostomidae presentan cambios en la tasa de diversificación, la mayoría de ellos se dan hace 30-50 millones de años (Oligoceno), los cuales se traslapan con los grandes cambios en la tasa de diversificación de las plantas con flores. Aunque el estudio no puede asegurar el mecanismo causal de la diversificación de los murciélagos, es clara la correlación entre la aparición y diversificación de plantas con flores con la diversificación de los murciélagos polinizadores y frugívoros, una relación directa que se ha sugerido como la posible explicación de la variación. Por otro lado, el mismo trabajo sugiere que algunas características en ciertos géneros de murciélagos se han mantenido por más tiempo y hay transiciones en los hábitos que han sido muy exitosas, esto puede medirse a partir del número de especies dentro de cada uno de los géneros. Esta diversidad se refleja en cambios muy marcados en la tasa de diversificación en las especies de filostómidos. Un ejemplo de estos cambios se observa entre Desmodontinae y el resto de los filostómidos y dentro del género *Artibeus*; entre *Artibeus hartii* y el resto de las especies del género.

En el reciente trabajo de Rojas *et al* (2012) se explora la hipótesis de que la frugivoría jugó un papel muy importante en la diversificación de los géneros de la superfamilia Noctilionoidea (que incluye a los filostómidos), este trabajo y el de Dumont *et al* (2012) afirman que este hábito facilitó el aprovechamiento de nuevas fuentes de recursos disponibles promoviendo así la diversificación.

Es necesario establecer las relaciones filogenéticas entre las especies y el proceso por el cual se diversificó el grupo; para ello es necesario estudiar con mayor profundidad los posibles mecanismos por los cuales se dan los cambios en la tasa de diversificación (Jones, 2005). Sin embargo, aún hacen

falta trabajos sobre las fluctuaciones en la tasa de diversificación, sobre la incertidumbre filogenética y poner a prueba modelos nulos sobre el crecimiento del clado.

Filogeografía

Para entender la distribución geográfica de esta diversificación es importante la elaboración de estudios que complementen la información geográfica de la distribución de estos organismos con la información filogenética, es decir las relaciones evolutivas entre las especies, y llevar un seguimiento temporal de esta relación (Avice, 2000).

En las últimas décadas se han estado desarrollando trabajos bajo este enfoque filogeográfico, por ejemplo para el género *Glossophaga*, Hoffmann y Baker (2001) realizaron una revisión sistemática de cinco especies del género e investigaron la variación interespecífica y geográfica de *G. Soricina*, para la cual encontraron una variación genética considerable y concluyen que es una especie que está representada por dos linajes uno Sudamericano y otro del Centro y Norte de América.

Por otro lado Larsen *et al* (2007), con el objetivo de esclarecer la filogenia y la filogeografía de *Artibeus jamaicensis*, analizaron datos moleculares de 13 subespecies, el trabajo sugiere una revisión de los datos, complementando datos genéticos y morfológicos para determinar con mayor claridad los límites geográficos de las subespecies.

Dávalos (2007) utiliza secuencias moleculares de genes mitocondriales para comprobar el origen y la diversificación en el Caribe de la subtribu Stenodermatina, sugiriendo que estos murciélagos provienen de un ancestro continental, que se diferenciaron en el Caribe en dos linajes diferentes, uno de los cuales colonizó el continente dando lugar a los géneros que se distribuyen desde México hasta el centro de América del sur. Proponen además un escenario biogeográfico para la diversificación de este grupo en el Caribe que está apoyado por la evidencia fósil.

El trabajo de Velazco y Paterson (2008) realiza un estudio filogeográfico con el género *Platyrrhinus*, con el objetivo de establecer las relaciones a nivel de especie y los posibles eventos de migración a partir del origen. Su análisis establece un origen en Brasil, radiaciones de los linajes en la cuenca del Amazonas y los Andes y posteriores eventos de migración hacia Centroamérica. Con este

trabajo se resalta la importancia de los eventos orogénicos, la vicarianza y el efecto de los cambios climáticos en los Andes durante las glaciaciones del Pleistoceno.

No son muchos los trabajos de este filogeográficos, en parte porque el crecimiento de esta área ha sido muy reciente y requiere de la integración de información biológica, filogenética, paleontológica, geológica y biogeográfica. De hecho todo intento para dilucidar los procesos responsables de la distribución actual de las especies requiere de la integración de dichas áreas.

Como se mencionó anteriormente esta familia es de un origen tropical y presenta un gradiente latitudinal de diversidad muy marcado. El gradiente latitudinal de diversidad es uno de los patrones más ampliamente estudiados, para el cual no hay una explicación aceptada de manera general, durante mucho tiempo se han propuesto diferentes hipótesis ecológicas (Willig *et al*, 2003a) y diversas hipótesis evolutivas e históricas que se centran en el tiempo que llevan los ambientes tropicales en la tierra.

Se ha propuesto que los ambientes tropicales llevan más tiempo que los climas templados por ello han tenido más tiempo para diversificarse y acumular especies (Stephens y Wiens, 2003, Ricklefs, 2005). Muchos clados se han originado en los trópicos y pocos han presentado una transición hacia zonas templadas, lo cual va de acuerdo con la hipótesis de una conservadurismo tropical (Wiens y Donoghue, 2004; Wiens *et al*, 2006), lo que implica mantener características ecofisiológicas afines a las zonas tropicales, para algunos grupos se identifica que hay barreras ambientales que limitan su distribución.

Una manera de obtener evidencia sobre la expansión de un centro de origen tropical hacia zonas templadas es determinando la distribución de la edad de las especies. Si los trópicos tienen mayores tasas de especiación y una historia evolutiva más antigua, deben de presentar una mayor variación en la edad de las especies a comparación de las zonas templadas (Mittelbach *et al*, 2007).

El trabajo de Stevens (2006) explora la relación filogenética de la familia Phyllostomidae y su distribución geográfica, el objetivo del trabajo fue poner a prueba la hipótesis del centro de origen y el tiempo de divergencia, la cual predice que las especies más recientes se encuentran a mayor distancia del centro de origen. En los resultados reporta un gradiente latitudinal de la tasa de divergencia (Figura 2) y observó una relación diferente en la riqueza de especies, en promedio las especies presentan una

alta tasa de divergencia hacia los límites de la distribución latitudinal, la edad de los taxa decrece cuando incrementa la latitud, esto quiere decir que los taxa más recientes se encuentran en los límites. Un gradiente latitudinal tan marcado en esta característica filogenética sugiere conservadurismo de nicho, el cual apunta a que los clados más derivados se encuentran lejos del centro de origen (Weins y Donoghue, 2004; Weins y Graham, 2005). Resultados que indican un efecto significativo de los procesos históricos.

Stevens (2006) expone resultados muy importantes: la familia Phyllostomidae sigue expandiendo su distribución geográfica y aún está por alcanzar un equilibrio, la alta diversidad tropical del taxón es resultado de su posible origen tropical, en el cual las especies han tenido más tiempo para acumularse (Stephens y Wiens, 2003) y sugiere un posible efecto de la baja extinción de especies en los trópicos. Estos datos son muy similares a los reportados para otros grupos que presentan un origen tropical y un gradiente latitudinal de la riqueza de especies (e.g. Wiens *et al*, 2009). El tiempo para especiar y el conservadurismo de nicho son mecanismos que contribuyen simultáneamente al patrón de distribución de las especies (Stevens, 2011).

Para entender las causas ecológicas y evolutivas de la diversificación (Kozak y Wiens, 2006), es necesario reconstruir el contexto ecológico y geográfico de la especiación de alguna manera (Barraclough y Vogler, 2000; Losos y Glor 2003; Graham *et al*, 2004; Fitzpatrick y Turelli, 2006), esto permitiría estudiar la relación entre la distancia filogenética y la distancia geográfica, la relación entre la ecología y el aislamiento geográfico, identificar el papel que juega la expansión de las áreas de distribución de las especies, la especiación y la extinción (Mittelbach *et al*, 2007).

Los acercamientos filogeográficos (e.g. Dávalos, 2007; Larsen *et al*, 2007; Velazco y Paterson, 2008) y la creación de modelos estadísticos (Barraclough y Vogler, 2000, Arita y Vazquez-Dominguez, 2008) son trabajos que ayudan a incorporar la información geográfica junto con la filogenia para elaborar modelos históricos que pueda ayudar a entender la formación de los patrones de diversidad y el proceso de diversificación geográfica y evolutiva de los taxa. Estos trabajos resaltan la importancia de investigar los procesos históricos y ecológicos y cómo éstos determinan los patrones de diversidad (Stevens, 2006).

Conclusión

La familia neotropical Phyllostomidae es una de las más numerosas dentro del Orden Chiroptera, presenta un gradiente latitudinal de la riqueza de especies muy marcado, incluso en comparación con los mamíferos terrestres. De hecho los murciélagos en Norte América contribuyen de tal manera en el incremento en el número de especies de mamíferos en los trópicos que son de alguna manera los responsables de que este gradiente esté tan marcado para este grupo (Ruggiero, 1994). Entender los procesos que contribuyeron a la distribución y diversificación de este grupo puede ayudar al entendimiento de los patrones geográficos de diversidad.

Su distribución se correlaciona con la temperatura y la precipitación anual, variables ambientales que están asociadas a la latitud y la altitud, debido a la restricción fisiológica que presentan estos organismos para resistir bajas temperaturas.

El origen de la familia data del Mioceno, la evidencia encontrada en el registro fósil es escasa pero parece indicar que hubo dos eventos importantes de diversificación para la familia, uno en el Mioceno y otro en el Pleistoceno. La hipótesis principal supone que partir del origen de las plantas los bosques tropicales y subtropicales ofrecen recursos como flores y frutos que han determinado la distribución y la diversificación de este grupo, por la especialización morfológica de los murciélagos a partir de un ancestro insectívoro a diferentes dietas.

Para entender la evolución de la diversificación de este grupo es necesario el avance en estudios filogenéticos, ecomorfológicos y filogeográficos. Los datos de las filogenias indican que las especies más recientes se encuentran en los extremos latitudinales de la distribución del grupo, lo cual indica que las especies se han dispersado y diversificado a partir de un centro de origen que en este caso se encuentra en el trópico, lo que resalta la trascendencia de los eventos históricos como la vicarianza y eventos de dispersión para la conformación de la distribución actual.

Los estudios filogeográficos han permitido utilizar las filogenias para identificar eventos biogeográficos que influyen en la distribución y origen de las especies (Barraclough y Vogler, 2000). En los estudios ecológicos y biogeográficos la utilización de filogenias ha permitido un gran avance en el entendimiento de procesos conformadores de patrones, ha sido una manera de vincular las relaciones entre las especies con su ubicación en el espacio y en el tiempo; para este grupo los estudios

de este tipo son pocos y todavía no esclarecen los procesos responsables de la diversificación y la distribución actual de las especies. Esto resalta la relevancia de integrar estudios en diferentes campos y lograr interpretar la información que nos permita entender la relación entre la distribución y la relación filogenética del grupo.

Agradecimientos

A Gerardo Rodríguez Tapia por la ayuda técnica y revisión del manuscrito, a la Dra. Livia Paniagua por la revisión y comentarios al manuscrito.

Referencias

- Allen TFH, Starr TB (1982) *Hierarchy: Perspectives for ecological complexity*. University of Chicago Press, Chicago, EEUU. 310 pp.
- Arita HT (1993) Rarity in neotropical bats: correlations with phylogeny, diet, and body mass. *Ecological Applications*. 3: 506-517.
- Arita HT, Vazquez-Dominguez E (2008) The tropics: cradle, museum or casino? A dynamic null model for latitudinal gradients of species diversity. *Ecology Letters*. 11:653-663.
- Avise JC (2000) *Phylogeography: the history and the formation of species*. Harvard University Press.
- Badgley C, Fox DL (2000) Ecological biogeography of North American mammals: species density and ecological structure in relation to environmental gradients. *Journal of Biogeography*. 27:1437–1467.
- Baker JR, Novacek MJ, Simmons NB (1991) On the monophyly of bats. *Systematic Zoology*. 40: 216-231.
- Baker JR, Hood CS, Honeycutt RL (1989) Phylogenetic relationships and classification of the higher categories of the new world bat family Phyllostomidae. *Systematic Zoology*. 38: 228-238.
- Baker RJ, Hooper SR, Porter CA, Van Den Bussche RA (2003) Diversification among New World leaf-nosed bats: an evolutionary hypothesis and classification inferred from digenomic congruence of DNA sequence. *Occasional Papers Museum Texas Tech University*, 230: 1–32.

- Barracough TG, Vogler AP (2000) Detecting pattern of speciation from species-level phylogenies. *The American Naturalist*, 155: 419-434.
- Carstens BC, Lundrigan BL, Myers P (2002) A phylogeny of the neotropical nectar-feeding bats (Chiroptera: Phyllostomidae) based on morphological and molecular data. *Journal of Mammalian Evolution*. 9: 23–53.
- Czaplewski NJ (1997) Chiroptera. *Vertebrate paleontology in the neotropics: the Miocene fauna of La Venta*. Smithsonian Press. Washington DC, EEUU. 585 pp.
- Czaplewski NJ, Cartelle C (1998) Pleistocene bats from cave deposits in Bahía, Brazil. *Journal of Mammalogy*. 79: 784-803.
- Czaplewski NJ, Krejca J, Miller TE (2003a) Late Quaternary bats (Mammalia: Chiroptera) from Cebada Cave, Chiquibul Cave System, Belize. *Caribbean Journal of Science*. 39: 23–33.
- Czaplewski NJ, Takai M, Nacher TM, Shigehara N, Setoguchi T (2003b) Additional bats from the middle Miocene La Venta fauna of Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. 27:263–281.
- Dávalos LM (2004) Phylogeny and biogeography of Caribbean mammals. *Biological Journal of the Linnean Society*. 81: 373-394.
- Dávalos LM (2007) Short-faced bats (Phyllostomidae: Stenodermatina): a Caribbean radiation of strict frugivores. *Journal of Biogeography*. 34:364-375.
- Dumont ER, Dávalos LM, Goldberg A., Santana SE, Rex K, Voigt CC (2012) Morphological innovation, diversification and invasion of a new adaptive zone. *Proceedings of The Royal Society Biological Sciences*. 279: 1797-1805.
- Eick GN, Jacobs DS, Matthee CA (2005) A nuclear DNA phylogenetic perspective on the evolution of echolocation and historical biogeography of extant bats (Chiroptera). *Molecular biology and evolution*. 22: 1869-1886.
- Fitzpatrick BM, Turelli M (2006) The geography of mammalian speciation: mixed signals from phylogenies and range maps. *Evolution*. 60: 601-615.
- Freeman PW (2000) Macroevolution in Microchiroptera: Recoupling morphology and ecology with phylogeny. *Evolutionary Ecology Research*. 2: 317-335.

- Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*. 405: 220-227.
- Graham CH, Rhon SR, Santos JC, Schneider CJ, Mortiz C (2004) Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution*. 58:1781-1793.
- Gunnell GF, Simmons NB (2005) Fossil Evidence and the Origin of Bats. *Journal of Mammalian Evolution*. 12: 209-246.
- Hand SJ (1984) Bat beginnings and biogeography: a southern perspective. En *Vertebrate Zoogeography and Evolution in Australasia*. Hesperian Press, Queensland, Australia. Pp. 853-904.
- Helgen KM (2003) Major mammalian clades. A review under consideration of molecular and paleontological evidence. *Mammalian biology*. 68:1-15.
- Hoffmann FG, Baker RJ (2001) Systematics of bats of the genus *Glossophaga* (Chiroptera: Phyllostomidae) and phylogeography in *G. Soricina* based on the cytochrome-b gene. *Journal of Mammalogy*. 82: 1092-1101.
- Hoffmann FG, Hoofer SR, Baker RJ (2008) Molecular dating of the diversification of Phyllostominae bats based in nuclear and mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 49: 653-858.
- Jones KE (2005) Bats, clocks, and rocks: diversification patterns in Chiroptera. *Evolution*. 59: 2243-2255.
- Jones KE, Purvis A, MacLarnon A, Binida-Emonds ORP, Simmons NB (2002) A phylogenetic supertree of the bats (Mammalia: Chiroptera). *Biological Review*. 77: 223-259.
- Kalko JC (1977) A study of the effects of group learning activities on student attitudes and achievement in social studies in the individualized learning classroom. Doctoral Distertation, California State College.
- Kaufman DM, Willig MR (1998) Latitudinal patterns of mammalian species richness in the new world: the effects of sampling method and faunal group. *Journal of biogeography*. 25: 795-805.
- Koleff P, Gaston KJ, Lennon KL (2003) Measuring beta diversity for precense-absence data. *Journal of Animal Ecology*. 72: 367-382.

- Koopman KF (1976) Zoogeography. En: *Biology of Bats of the Family Phyllostomatidae Part I. Special Publications, The Museum, Texas Tech University*. 10: 39–47.
- Koopman KF (1993) Order Chiroptera. En *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference* 2nd Edition, Pp. 137–241. Smithsonian Institution Press. Washington, DC.
- Kozak KH, Wiens JJ (2006) Does niche conservatism promote speciation? A case study in north American salamanders. *Evolution*. 60: 2604-2621.
- Larsen PA, Hooper SR, Bozeman MC, Pedersen SC, Genoways HH, Phillips CJ, Pumo DE, Baker RJ (2007) Phylogenetics and phylogeography of the *Artibeus Jamaicensis* complex based on cytochrome-b DNA sequences. *Journal of Mammalogy*. 88: 712-727.
- Lewis SE (1995) Roost fidelity of bats: a review. *Journal of Mammalogy*, 76: 481-496.
- Losos JB, Glor RE (2003) Phylogenetic comparative methods and the geography of speciation. *Trends in Ecology and Evolution*. 18: 220-227.
- McNab BK (1969) The economics of temperature regulation in neotropical bats. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 312: 227-268.
- Mittelbach GG, Schmeske DW, Comell HV, Allen AP, Brown JM, Bush MB, Harrison SP, Hurlbert AH, Knowton N, Lessios HA, McCain CM, McCune AR, McDade LA, McPeck MA, Near TJ, Price TD, Ricklefs RE, Roy K, Sax DF, Schluter D, Sobel JM, Turelli M (2007) Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*. 10: 315-331.
- Monteiro LR, Nogueira MR (2011) Evolutionary patterns and processes in the radiation of phyllostomid bats. *Evolutionary Biology*. 11: 137.
- Munguía M, Peterson AT, Sánchez-Cordero V (2008) Dispersal limitation and geographical distributions of mammal species. *Journal of Biogeography*. 35: 1879-1887.
- Novacek MJ (1985) Evidence for echolocation in the oldest known bat. *Nature*. 315: 140-141.
- Patten MA (2004) Correlates of species richness in North American bat families. *Journal of Biogeography*. 31: 975-985.
- Proches S (2005) The world's biogeographical regions cluster analyses based on bat distributions. *Journal of Biogeography*. 32: 607-614.

- Ricklefs RE, Renner SS (1994) Species richness within families of flowering plants. *Evolution*. 87: 2468-2478.
- Ricklefs RE (2005) Phylogenetic perspectives on patterns of regional and local species richness. En: *Rainforest: Past, present and future*. Pp. 3-40. University of Chicago Press, Chicago IL.
- Rojas D, Vale A, Ferrero V, Navarro L (2011) When did plants become important to leaf-nosed bats? Diversification of feeding habits in the family Phyllostomidae. *Molecular Ecology*. 20:2217-28.
- Rojas D, Vale A, Ferrero V, Navarro L (2012) The role of frugivory in the diversification of bats in the Neotropics. *Journal of Biogeography*. doi: 10.1111/j.1365-2699.2012.02709.x
- Ruggiero A (1994) Latitudinal correlates of the sizes of mammalian geographical ranges in South America. *Journal of Biogeography*. 21: 545-559.
- Savage DE (1951) A Miocene phyllostomatid bat from Colombia, South America. University of California Publications Geology Sciences. 28: 357-365.
- Schulze MD, Seavy NE, Whitacre DF (2000) A comparison of the phyllostomid bat assemblages in undisturbed neotropical forest and in forest fragments of a slash-and-burn farming mosaic in Petén, Guatemala. *Biotropica*. 32: 174-184.
- Simmons NB (2006) Order Chiroptera. En *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*, 3rd ed. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, EEUU.
- Simmons NB, Conway TM (2003) *Ecology of bats*. University of Chicago Press, Chicago.
- Simmons NB, Geisler JH (1998) Phylogenetic relationships of Icaronycteris, Archaeonycteris, Hassianycteris, and Palaeochiropteryx to extant bat lineages, with comments on the evolution of echolocation and foraging strategies in Microchiroptera. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 235: 1.
- Simmons NB, Seymour K, Habersetzer L, Gunnell GF (2008) Primitive Early Eocene bat from Wyoming and the evolution of flight and echolocation. *Nature*. 451: 818-821.
- Simpson GG (1964) Species density of North American recent mammals. *Systematic Zoology*. 13: 57-63.
- Stephens PR, Wiens JJ (2003) Explaining species richness from continents to communities: the time-for-speciation effect in emydid turtles. *American Naturalist*. 161: 112-128.

- Stevens RD, Cox SB, Willig MR, Strauss RE (2003) Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient: vertebrate consumers, hidden treatments, and latitudinal trends. *Ecology Letters*, 6: 1099-1108.
- Stevens RD (2004) Untangling latitudinal richness gradients at higher taxonomic levels: familial perspectives on the diversity of new world bat communities. *Journal of Biogeography*. 31: 665-674.
- Stevens RD (2006) Historical processes enhance patterns of diversity along latitudinal gradients. *Proceedings of The Royal Society Biological Sciences*. 273: 2283-2289.
- Stevens RD (2011) Relative effects of time for speciation and tropical niche conservatism on the latitudinal diversity gradient of phyllostomid bats. *Proceedings of The Royal Society Biological Sciences*. 278: 2528-2536.
- Stevens RD, Willig MR (2002) Geographical ecology at the community level perspectives on the diversity of new world bats. *Ecology*. 83: 545-560.
- Suárez W, Díaz-Franco S (2003) A New Fossil Bat (Chiroptera: Phyllostomidae) from a Quaternary Cave Deposit in Cuba. *Caribbean Journal of Science*. 39: 371-377.
- Sussman RW, Raven PH (1978) Pollination by Lemurs and Marsupials: An Archaic Coevolutionary System. *Science*. 200: 731-736
- Teeling EC, Springer MS, Madsen O, Bates P, O'Brien SJ, Murphy WJ (2005) A Molecular Phylogeny for Bats Illuminates Biogeography and the Fossil Record. *Science*. 307:580-584.
- Velazco PM, Patterson BD (2008) Phylogenetics and biogeography of the broad-nosed bats, genus *Platyrrhinus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 49: 749-759.
- Wetterer AL (2000) Evolution and the ecological diversification of Phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera) Doctoral Dissertations.
- Wetterer AL, Rockman MV, Simmons NB (2000) Phylogeny of phyllostomid bats (mammalia: chiroptera): data from diverse morphological systems, sex chromosomes and restriction sites. *Bulletin of the American Museum of natural history*. 248.
- Wiens JJ, Donoghue MJ (2004) Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution*. 19: 639-644.

- Wiens JJ, Graham CH (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology y conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematic*. 36: 519–539.
- Wiens JJ, Graham CH, Moen DS, Smith SA, Reederm TW (2006) Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: tree frogs unearth the roots of high tropical diversity. *American Naturalist*. 168: 579-596.
- Wiens JJ, Sukumaran J, Pyron RA, Brown RM (2009) Evolutionary and biogeographic origins of high tropical diversity in Old World frogs (Ranidae). *Evolution*, 63: 1217–1231.
- Willig MR, Sandlin EA (1991) Gradients of species density and species turnover in New World bats: a comparison of quadrant and band methodologies. Pp 81-96 En: *Latin American mammalogy: history, biodiversity, and conservation*. University of Oklahoma Press, Norman. EEUU. 468 pp.
- Willig MR, Selcer KW (1989) Bat species density gradients in the New World: a statistical assessment. *Journal of Biogeography*. 16: 189-195.
- Willig MR, Kaufman DM, Stevens RD (2003a) Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecological Systematics*. 34: 264-279.
- Willig MR, Patterson BD, Stevens RD (2003b) Patterns of range size, richness, and body size in Chiroptera. Pp. 580–621. En: *Bat ecology*. University of Chicago Press. EEUU.
- Wilson DE (1975) Bat faunas: a trophic comparison. *Systematic Zoology*. 22: 14–29.

Figuras

Figura 1

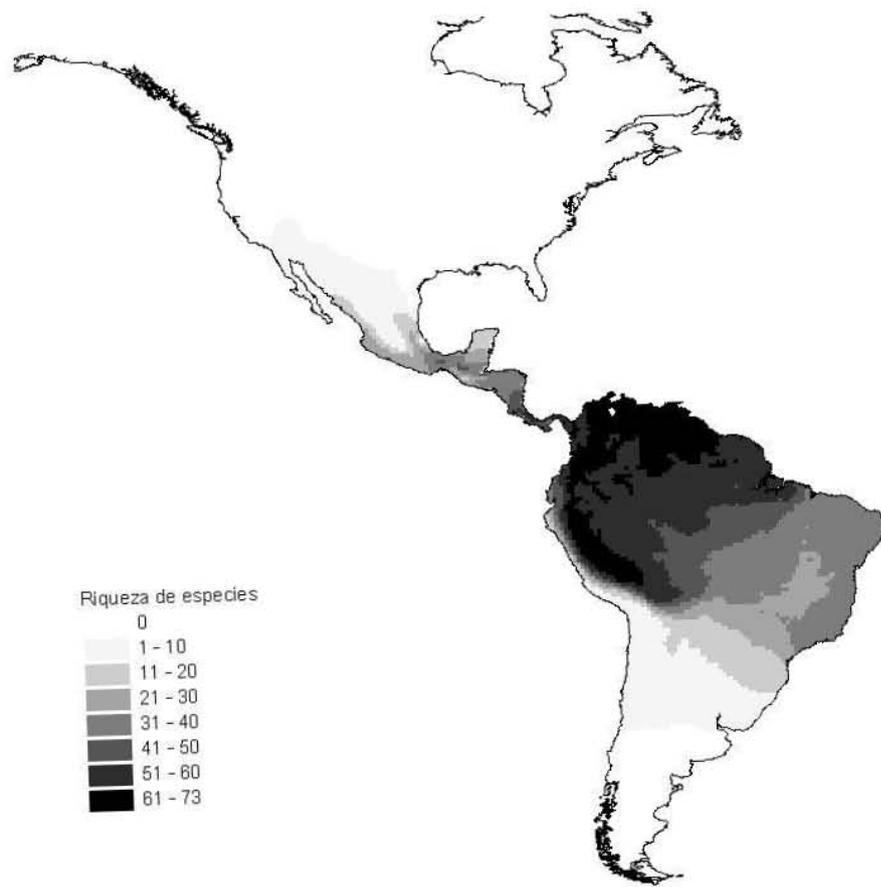
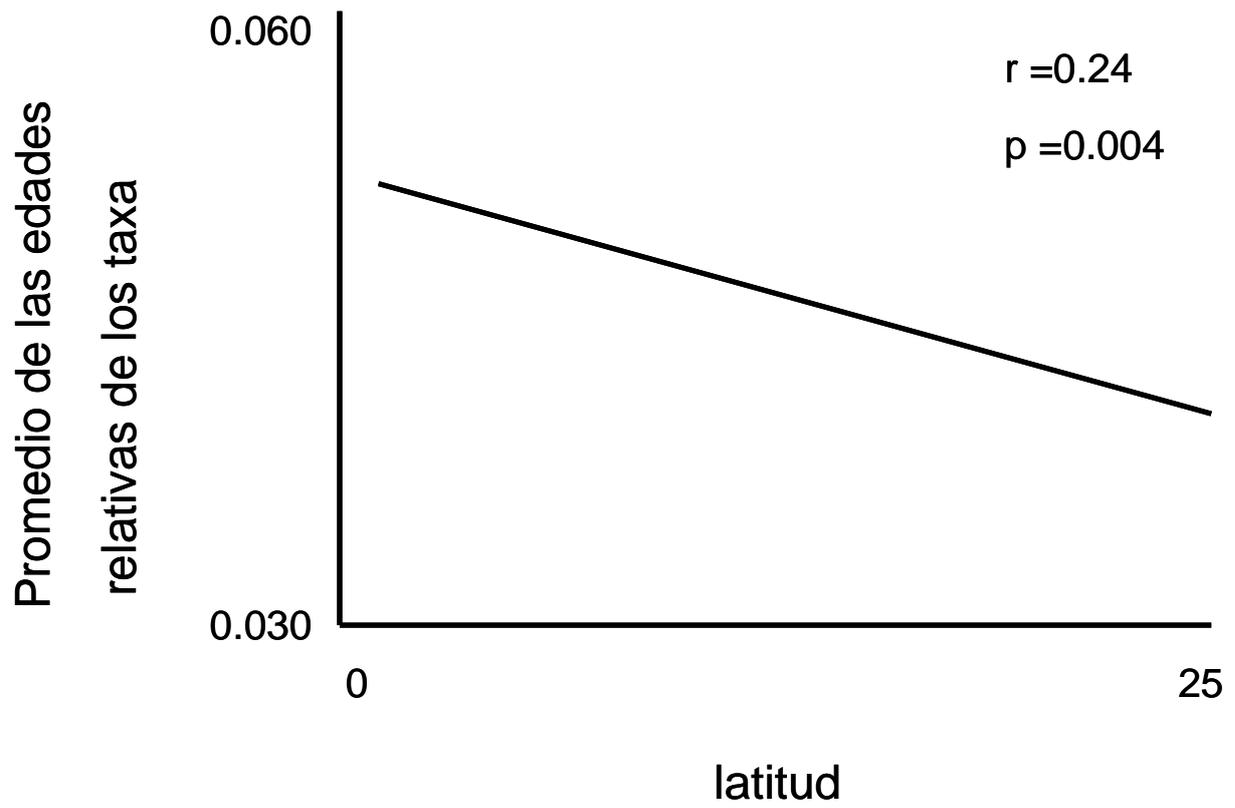


Figura 2



Leyenda de las figuras

Figura 1. Mapa de la riqueza de especies de la familia Phyllostomidae.

Figura 2. Gradiente latitudinal del promedio de edades relativas de los taxa, modificada de Stevens, (2006).

Modelos neutrales como una hipótesis nula para el grupo Phyllostomidae, patrones de co-distribución y co-diversidad.

Paulina Trejo-Barocio y Héctor Arita

P. Trejo-Barocio (paulina.trejo@gmail.com), Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán 58090, México— H. T. Arita (arita@oikos.unam.mx), Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 27-3, CP 58090, Morelia, Michoacán, México.

Resumen

La relación entre las áreas de distribución y la riqueza de especies se refleja en los patrones de co-distribución y co-diversidad. Estos patrones pueden observarse con ayuda de herramientas como las gráficas de distribución-diversidad y la distribución ordenada “rank” para las especies y para los sitios, con las cuales se visualiza simultáneamente la relación entre la distribución y la riqueza.

Este trabajo utiliza el modelo neutral como una hipótesis nula para comparar estos patrones de distribución de las especies a grandes escalas espaciales. Se analizan específicamente los patrones de co-distribución y co-diversidad en los modelos neutrales, donde se incorporan los procesos de dispersión y especiación de las especies, los resultados se comparan con la distribución de un grupo biológico particular, la familia Phyllostomidae. Los modelos generan patrones de co-distribución y co-diversidad distintos a los esperados de forma aleatoria pero todavía distintos a los datos empíricos.

Abstract

The relationship between the areas of distribution and species richness is reflected in patterns of co-distribution and co-diversity. These patterns can be observed using tools like distribution-diversity plots and the ranks for species and for sites with which simultaneously displays the relationship between the distribution and richness.

This paper uses the neutral model as a null hypothesis to compare the patterns of distribution of species over large spatial scales. Specifically discusses the distribution patterns and co-diversity in neutral models, which incorporate dispersion processes and speciation of species, the results are compared with the distribution of a particular biological group, Phyllostomidae family. The models produce patterns of co-distribution and co-diversity to differ randomly but still different from the empirical data.

Introducción

El estudio de los patrones de distribución y diversidad ha sido durante décadas el objetivo principal de los estudios macroecológicos. Desde los trabajos de Diamond (1975) en ecología de comunidades los modelos nulos son un instrumento estadístico utilizado para el análisis de estos patrones (Gotelli, 2000). Una propuesta más reciente para el análisis de patrones macroecológicos es el modelaje mecanicista, en el cual se diseñan modelos dinámicos que permiten incorporar procesos que se plantean como los responsables de dichos patrones de diversidad y distribución.

El modelo neutral (Hubbell, 2001) es un modelo de este tipo, especifica el proceso demográfico responsable de los cambios en la distribución y abundancia de las especies (Bell, 2001), incorporando los procesos de especiación, extinción y dispersión. Es una herramienta utilizada para abordar preguntas fundamentales sobre los mecanismos para la estructuración, mantenimiento y control de la biodiversidad. Desde el trabajo de Bell (2001) se sugiere explícitamente el uso de modelos neutrales para el análisis de los patrones macroecológicos, ya que es capaz de generar patrones cercanos a los patrones observados en la naturaleza.

La implementación de estos modelos a escalas macroecológicas considera elementos como el espacio geográfico y la complejidad de los procesos presentes en estas escalas, como la dispersión y la especiación, procesos que se sabe son fundamentales para el mantenimiento y la distribución de la diversidad.

La co-distribución de las especies se refiere al grado de asociación espacial de las especies. Se define como la correlación espacial de la distribución de las especies medida como el traslape de las áreas de distribución. La co-diversidad de los sitios es el grado de similitud que presentan los mismos y se define como la correlación entre los sitios en términos de las especies que comparten.

Este trabajo utiliza el modelo neutral como una hipótesis nula para patrones de distribución de las especies a grandes escalas espaciales. Se analizan específicamente los patrones de co-distribución y co-diversidad en los modelos neutrales y se comparan con la distribución de un grupo biológico particular, la familia Phyllostomidae, una familia de murciélagos de hoja nasal del continente americano que consta de 53 géneros y con aproximadamente 160 especies. De estas, 143 son especies continentales presentando una alta diversidad en dietas y en características morfológicas. El grupo presenta una gran vagilidad que les permite moverse a grandes distancias aunque están restringidos al continente americano.

Método

Se implementó un modelo neutral basado en la dinámica neutral de Hubbell (2001), es un modelo de agentes los cuales no muestran interacciones bióticas y tienen las mismas probabilidades demográficas no importando a que especie pertenezcan. El sistema se modeló de forma espacialmente explícita, es decir, como una metacomunidad de 6670 cuadrantes, donde cada uno tiene coordenadas geográficas específicas que corresponden a la distribución geográfica del grupo de filostómidos. En el modelo inicialmente se colocaron 230715 individuos pertenecientes a 143 especies. Cada agente migra, especia, nace y muere con las mismas probabilidades no importando la identidad específica. El modelo sigue unas cuantas reglas muy sencillas, cada agente migra con una probabilidad m ($0 \leq m \leq 1$), la migración consiste en que el agente se mueve a la celda más cercana, hay una probabilidad de muerte y nacimiento d ($0 \leq d \leq 1$), si un agente muere es remplazado inmediatamente por otro, que puede ser de la misma especie u otra y por último hay una probabilidad de especiar s ($0 \leq s \leq 1$), en este proceso el agente cambia la especie a la que pertenece. Para las simulación se consideraron diferentes combinaciones de valores para los parámetros, para las condiciones iniciales $d=0, s=0, m=0$, en otra simulación varia el parámetro de nacimiento-muerte $d=0.1, s=0, m=0$, en otra el parámetro de dispersión $d=0.1, s=0, m=1$, en otra la especiación

$d=0.1, s=0.00025, m=0$ y por último para ver la interacción de ambos parámetros se consideraron la especiación y dispersión simultáneamente $d=0.01, s=0.000001, m=0.06$.

El modelo se programó en NetLogo, un ambiente de programación para modelos basados en agentes el cual corre en una plataforma Java, cada simulación se iteró 2000 ciclos, el tiempo de simulación depende de los parámetros iniciales, se realizándose en 700 horas CPU A 3.5 Ghz.

Los resultados de la simulación fueron resumidos en una matriz presencia-ausencia que simplifica los datos del modelo para las especies S y los sitios N , la matriz es de dimensiones $S \times N$, con elementos $\delta(i, j)$, donde 1 corresponde a la presencia de la especie i en el sitio j y 0 la ausencia, en ella se resume la información de distribución y la riqueza de especies.

La matriz de presencia-ausencia permite calcular diferentes parámetros, para las especies; las áreas de distribución de las especies (n_i) y la riqueza de especies del área de distribución de la especie i (\bar{s}_i), que es el promedio del número de especies en los sitios donde la especie i se encuentra. También pueden calcularse los parámetros por sitio; la diversidad de los sitios (s_j) y el área de distribución por sitio (\bar{n}_j), que es el promedio de las áreas de distribución de las especies que se encuentran en el sitio j .

Las gráficas de distribución-diversidad por especies y por sitios (Fig.1 primera y segunda columna), permiten visualizar los parámetros de distribución y diversidad simultáneamente, en el caso de la gráfica por especies graficando el área de distribución de las especies proporcional al número total de celdas $n_i^* = n_i / N$ contra la riqueza de especies proporcional de los sitios donde la especie i se encuentra $\bar{s}_i^* = \bar{s}_i / S$ (Fig. 1, primera columna). En la gráfica por sitios se puede visualizar la riqueza proporcional $s_j^* = s_j / S$ contra el área de distribución proporcional por sitio $\bar{n}_j^* = \bar{n}_j / N$.

Para complementar la información se emplearon las gráficas de la distribución ordenada “rank” para las especies y para los sitios (Fig. 1 tercera y cuarta columna). Es un instrumento para visualizar la distribución de frecuencias de las áreas de distribución de las especies y la distribución de la riqueza de especies de los sitios. En ellas se ordenan de mayor a menor los datos proporcionales, el área bajo la curva equivale a la suma de los valores. Para cuantificar los datos de forma resumida se empleó la prueba de la razón de varianzas (ratio variance test) para las especies (Schluter, 1984) $V_{sp} = var(s) / \sum v_{sp}(i)$, donde $var(s)$ es la varianza de la riqueza de especies entre los sitios y $\sum v_{sp}(i)$ es la suma de la varianza de la riqueza de especies dentro de las áreas de distribución de las especies, $V_{sp} > 1$ indica una covarianza promedio o co-distribución positiva y cuando $V_{sp} < 1$ la co-distribución es negativa. De forma similar se calculó la prueba de la razón de varianzas para los sitios, $V_{si} = var(n) / \sum_{j=1}^N v_{si}(j)$, es la varianza en el área de distribución entre la suma de la varianza en la riqueza de especies, esto es una medida de la co-diversidad de los sitios.

Las gráficas de distribución-diversidad para las especies y para los sitios junto con las pruebas de la razón de varianzas (V_{sp} y V_{si}) permiten interpretar los patrones de co-distribución y co-diversidad. La co-distribución o la covarianza de las especies dependen del número de especies con que cada especie comparte su distribución. A su vez la co-diversidad o covarianza de los sitios está determinada por el número de sitios con que cada sitio comparte especies (Arita et al, 2008). La ubicación de los puntos en las gráficas (Fig 1, primera y segunda columna) se compara con la covarianza promedio, para ambas gráficas la línea vertical punteada indica el valor de las medias donde la covarianza es cero y corresponde al valor proporcional de campo f^* el cual es igual a el área de distribución promedio proporcional y la riqueza de especies promedio proporcional, $f^* = \bar{n}^* = \bar{s}^*$. El índice de diversidad beta de Whittaker es igual al inverso del valor del campo $\beta = 1 / f^*$, o puede interpretarse como $\beta = S$

\bar{s} , el total de especies entre la riqueza promedio de los sitios (Whittaker, 1960) o el área total entre el promedio de las áreas de distribución de las especies $\beta=N/\bar{n}$ (Routledge, 1977; Arita et al, 2008). Cuando los datos se encuentran del lado derecho de la línea de cero covarianza presentan una correlación positiva, si se encuentran del lado izquierdo de la gráfica es negativa.

Resultados y discusión

Condiciones iniciales

En todos los modelos antes de iniciar la simulación los individuos se encuentran distribuidos en el espacio de forma aleatoria, con una distribución Poisson. En esta distribución las especies tienen áreas de distribución pequeñas ($\bar{n} = 1436.615$) y no muestran gran variación entre ellas (Fig.1 primera fila, tercera columna), lo que promueve un alto valor de diversidad beta, es decir, los sitios son muy diferentes en cuanto a las especies que se encuentran en ellos, que puede entenderse como el inverso del valor de campo proporcional (proportional fill) $f^* = 0.212$, $\beta = 1/0.212 = 4.716$. Se puede observar en las gráficas de distribución-diversidad por sitios (Fig. 1 primera fila, segunda columna) y las gráficas de los sitios ordenados (Fig. 1 primera fila, cuarta columna) que la riqueza de especies promedio es muy baja ($\bar{s} = 30.34$), esto se debe a la distribución aleatoria.

Los datos del tamaño del área de distribución y la riqueza de especies se encuentran sobre la línea de cero covarianza (Fig. 1 primera fila, primera y segunda columna), los valores de la prueba de varianza para especies $V_{sp} = 0.982$ y para los sitios $V_{si} = 1.079$, son cercanos a uno y esto indica que no hay una correlación positiva entre la distribución de las especies ni en la similitud entre los sitios. En el mapa (Fig. 1, primera fila) se observa la distribución aleatoria de la riqueza de especies proporcional, no se distingue ningún patrón de agregación como lo indican los índices de varianza.

Efecto de la variación de parámetros

En los modelos neutrales pueden variar los diferentes parámetros considerados en la dinámica, cada parámetro tiene un efecto en la distribución de las especies y la riqueza de los sitios.

Nosotros consideramos un modelo en el que sólo estaba presente el efecto del proceso aleatorio de nacimiento y muerte ($d=0.1$), (Fig. 1 segunda fila). Como resultado se observa un bajo valor de campo proporcional $f^*=0.007$, lo que indica una alta diversidad beta, $\beta=1/f^*=142.85$, en este caso se observa una reducción de las áreas de distribución de las especies ($\bar{n}=47.59$) y de la riqueza de especies en los sitios ($\bar{s}=1.005$), las gráficas ordenadas para especies y para sitios muestran esto claramente (Fig. 1 segunda fila, tercera y cuarta columna), esta disminución en el área de distribución y la riqueza promueve que los sitios sean más distintos entre ellos, es decir alta diversidad beta. Los individuos que nacen se localizan en celdas cercanas al individuo original del cual nacieron y no hay un proceso que genere un crecimiento de la distribución de las especies por ello los valores de la prueba de la razón de varianzas son incluso menores a los que se presentan en las condiciones iniciales $V_{sp}=0.005$ y $V_{si}=0.99$, esto indica que las especies disminuyen su traslape entre ellas y los sitios su similitud en términos de riqueza.

Cuando el parámetro de dispersión m está presente junto con el de nacimiento d , se observa un resultado claramente distinto, en la simulación con valores de $m=1$ y $d=0.1$, el valor de campo proporcional es $f^*=0.871$, esto significa que en comparación a las condiciones iniciales y al modelo que sólo considera el parámetro de nacimiento-muerte disminuye la diversidad beta $\beta = 1/f^* = 1/0.871=1.148$. Esto se debe a que la dispersión promueve que las especies tengan mayores tamaños de área de distribución (Fig. 1 tercera fila, tercera columna) aumentando el traslape entre ellas y a que disminuya la diferencia entre

los sitios, el área de distribución promedio es claramente mayor ($\bar{n} = 5902$) y esto promueve a su vez que los sitios presenten en promedio una mayor riqueza $\bar{s} = 767$. Al aumentar el área de distribución de las especies se facilita que sus áreas se traslapen más con las de las demás especies, con ello aumenta su co-distribución, esto se refleja en la prueba de la razón de varianzas para las especies, $V_{sp} = 1.365$, los valores mayores a uno indican que la distribución de las especies se encuentra traslapada en mayor medida y en el caso de la co-diversidad, el valor de la prueba de la razón de varianzas para los sitios, $V_{si} = 5128.125$, es muy alto, la amplitud del área de distribución también promueve que más sitios compartan las mismas especies y por lo tanto sean más similares en esos términos.

En este caso es muy claro el efecto que tiene el parámetro de dispersión en la expansión de las áreas de distribución y cómo esto repercute directamente en el aumento de la riqueza de los sitios. En el mapa de la riqueza proporcional de especies (Fig 1, tercera fila) se puede observar que todos los sitios tienen valores de riqueza altos, $\bar{s} = 767.27$.

En el modelo en que se incorpora el parámetro de especiación, $s = 0.00025$, se observa una muy clara diferencia en los resultados (Fig. 1 cuarta fila), este parámetro tiene un efecto muy particular, gracias a él aumenta la riqueza de especies $\bar{s} = 20.3$. Estas especies tienen un área de distribución pequeña, $\bar{n} = 28.34$ (Fig1, cuarta fila tercera y cuarta columna), en conjunción con el parámetro de nacimiento-muerte del cual ya discutimos su efecto el resultado es un valor de campo $f^* = 0.004$, con un valor de diversidad beta $\beta = 1 / f^* = 250$ incluso mayor que en presentado en las condiciones iniciales y las condiciones que sólo consideran el parámetro de nacimiento-muerte. Debido a que las especies presentan áreas de distribución pequeñas la co-distribución presenta una prueba de razón de varianzas $V_{sp} = 0.366$, que es mucho menor que la esperada aleatoriamente, la co-diversidad, $V_{si} = 3.154$,

presenta un valor distinto de uno indicando una correlación positiva lo cual es efecto de la aparición nuevas especies.

En el modelo la especiación de forma aleatoria esto se refleja en el mapa (Fig. 1 cuarta fila) el cual no muestra ningún patrón de la riqueza de especies. Cuando se encuentran ambos procesos, especiación y dispersión, $s=0.000001$ y $m=0.06$, puede observarse un resultado muy distinto a los anteriores. El valor de campo $f^*=0.138$, con un valor de de diversidad beta $\beta=1/f^*=4.219$ bajo. La co-distribución, $V_{sp}=1.933$, indica que el traslape de las áreas de distribución es mayor al esperado en una distribución aleatoria y que la co-diversidad, $V_{si}=590.749$, es decir la similitud entre los sitios presenta valores muy altos, esto se debe a la expansión de sus áreas de distribución $\bar{n}=938.7$ (Fig 1 quinta fila, tercera columna) promueve la dispersión de los individuos y la aparición de nuevas especies gracias a la especiación, $\bar{s}=30.088$, ambos efectos puede observarse en la variación presente para las áreas de distribución que se observa en la distribución de frecuencias del tamaño de las áreas de distribución y la riqueza de especies (Fig 1, quinta fila). En estos resultados puede observarse la relevancia de ambos procesos para la distribución de las especies, la especiación es un proceso fundamental para el mantenimiento de la diversidad y la migración para la expansión de las áreas de distribución.

En el mapa (Fig.1 quinta fila) se observa una concentración de riqueza en el área de Suramérica, efecto del traslape de las áreas de distribución de las especies en esa zona. Este resultado del modelo es muy similar al reportado por Rangel y Diniz (2005), donde observan que en los márgenes del espacio de simulación se pierde un mayor número de especies que en las zonas centrales.

Para la distribución de los murciélagos filostómidos se observa, una gran variación en el tamaño de las áreas de distribución, $\bar{n}=1613.392$ (Fig. 1, sexta fila, primera columna), la capacidad de los murciélagos para dispersarse a promovido que algunas especies tengan

amplias áreas de distribución. Esto se refleja también en la prueba de la razón de varianzas para las especies $V_{sp} = 26.99$ lo que representa un alto valor de traslape de las áreas de distribución, la prueba de la razón de varianzas para los sitios, $V_{si} = 2470.401$, muestra una alta correlación positiva entre la diversidad de los sitios. El grupo muestra una gran variación en tamaños de área de distribución y riqueza de especies de los sitios (Fig. 1, sexta fila, tercera y cuarta columna), esto se refleja en el valor de campo $f^* = 0.237$, lo que indica alta diversidad beta $\beta = 4.219$. Los valores altos de co-diversidad y co-distribución reflejan que las áreas de distribución del grupo se encuentran traslapadas en gran medida y que los sitios son muy similares en cuanto a las especies que comparten. Si el grupo presentara un alto grado de exclusión competitiva se esperaría que la co-diversidad y la co-distribución fueran menores. El modelo neutral permite excluir las interacciones biológicas entre las especies y analizar la coexistencia a grandes escalas espaciales siendo capaz de generar patrones de co-distribución y co-diversidad, diferentes de los esperados en una distribución aleatoria. Los resultados difieren en gran medida de la distribución observada ya que la distribución de este grupo está relacionada con su centro de origen (que se encuentra en Sudamérica) y el patrón de diversificación a partir de él, el grupo se ha ido expandiendo latitudinalmente, encontrándose los taxones más recientes en los extremos de la distribución, mecanismo que no se incorporó en el modelo, dado el patrón de dispersión se puede observar una gradiente en la concentración de especies, pero considerar el centro de origen en el modelo podría mostrar datos que se ajusten mejor a los datos empíricos. Es evidente la necesidad de seguir enriqueciendo los modelos con los diversos elementos explicativos del patrón de distribución observado, los cuales dependen de las características particulares del grupo bajo estudio de su origen y evolución.

Agradecimientos

Agradecemos a Denis P. Boyer, Juan Fornoni, Gerardo Rodríguez Tapia y a Fabricio Villalobos por los comentarios a este artículo. A Nicolás Alcaráz Millman por la ayuda en la programación del modelo. Este trabajo es parte del trabajo de Paulina Trejo Barocio en el Doctorado del Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Referencias

- Arita, H.T., Christen, A., Rodríguez, P., & Soberón, J. (2008). Species diversity and distribution in presence-absence matrices: mathematical relationships and biological implications. *American Naturalist*, 112, 519-532.
- Arita, H.T., Christen, A., Rodríguez, P. y Soberón, J. (2012). The presence–absence matrix reloaded: the use and interpretation of range–diversity plots. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 282–292.
- Bell, G. (2001). Neutral macroecology. *Science*, 293, 2413-2418.
- Diamond, J.M. (1975). Assembly of species communities. Pgs. 342-444. In M. I. Cody y J. M. Diamond, Eds. *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Gotelli, N.J. (2000). Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, 81, 2606–2621.
- Hubbell, S.P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton: Princeton University Press.
- Rangel, T.F.L.V.B. y Diniz-Filho J. A. F. (2005) Neutral community dynamics, the mid-domain effect and spatial patterns in species richness. *Ecology Letters*, 8, 783-790.
- Routledge, R.D. (1977). On Whittaker's components of diversity. *Ecology*, 58, 1120–1127.

Schluter, D. (1984). A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology*, 63, 998-1005.

Whittaker, R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30, 279–338.

Leyendas de Tablas y Figuras

Tabla. I.

Número de especies, V_{sp} y V_{si} resultantes para cada simulación.

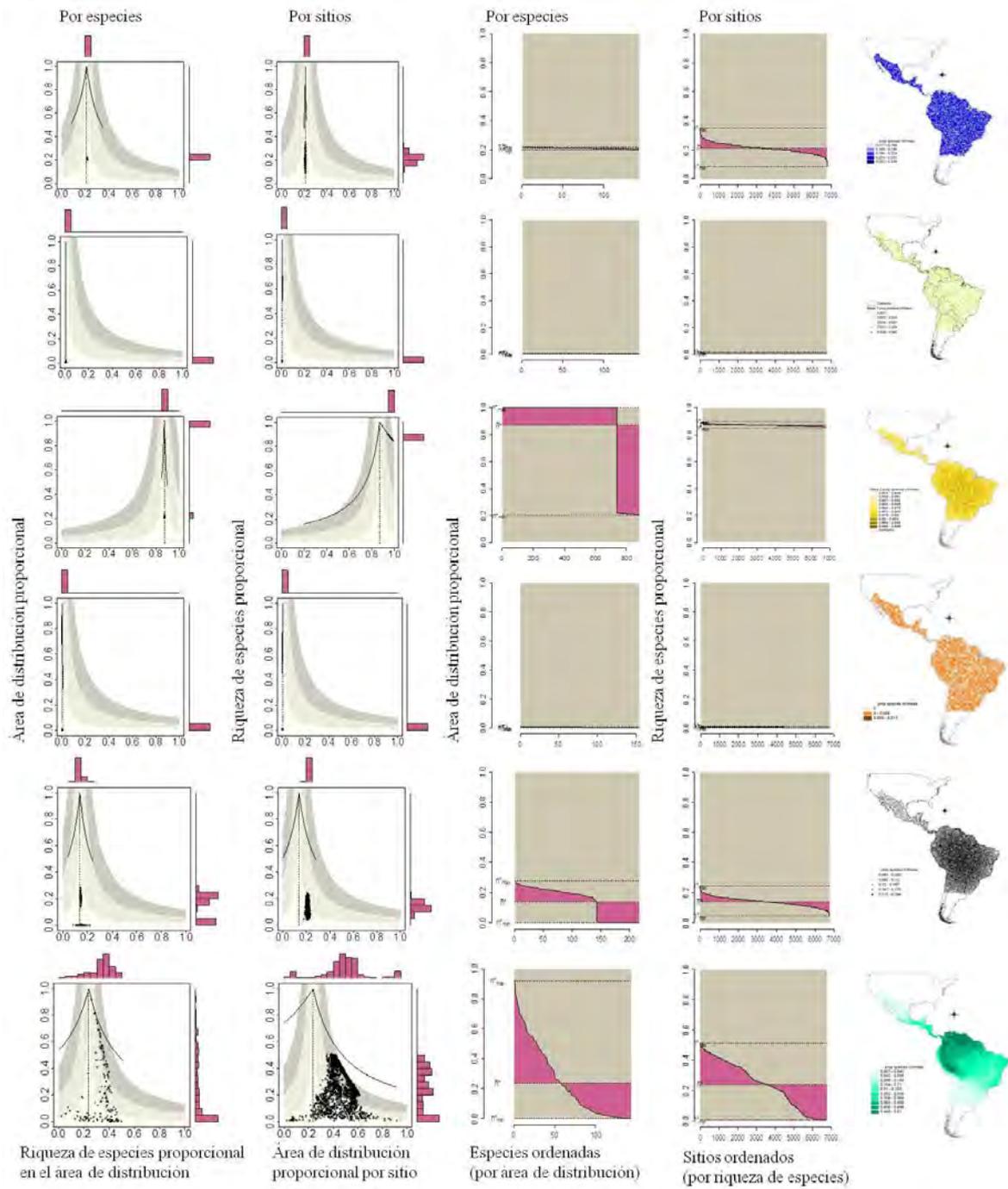
Figura 1

En la primera y segunda columna se encuentran las gráficas distribución-diversidad para especies y para sitios; en la tercera y cuarta columna las gráficas de la distribución ordenada para las especies (área de distribución) y de los sitios (riqueza), son los datos proporcionales ordenados de mayor a menor los datos proporcionales, el área bajo la curva equivale a la suma de los valores; en la última columna los mapas de la riqueza proporcional de especies. Las filas corresponden a las simulaciones con distintas combinaciones de parámetros, primera fila corresponde a los datos para las condiciones iniciales ($d=0, s=0, m=0$), la segunda fila corresponde a los datos donde varía el parámetro de nacimiento-muerte ($d=0.1, s=0, m=0$), la tercera fila el parámetro de dispersión ($d=0.1, s=0, m=1$), la cuarta fila especiación ($d=0.1, s=0.00025, m=0$), la quinta fila Especiación y dispersión ($d=0.01, s=0.000001, m=0.06$) y última fila corresponde a los datos de los filostómidos.

Tabla I

	Condiciones iniciales $d=0, s=0,$ $m=0$	Nacimiento- muerte $d=0.1, s=0,$ $m=0$	Dispersión $d=0.1, s=0$ $, m=1$	Especiación $d=0.1, s=0.0$ $0025, m=0$	Especiación y dispersión $d=0.01, s=0.000001,$ $m=0.06$
V_{sp}	0.982	0.005	1.365	0.366	1.933
V_{si}	1.079	0.99	5128.12	3.154	590.74

Fig. 1



DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

En macroecología siguen desarrollándose métodos analíticos y herramientas que permitan responder a distintas preguntas sobre los patrones de riqueza y distribución de las especies, muchas enfocadas a encontrar los mecanismos y procesos responsables de estos patrones. En principio este trabajo es una contribución a los nuevos trabajos macroecológicos que implementan la modelación mecanicista con este propósito. La modelación mecanicista incorpora los procesos que se cree son los responsables de los patrones observados, para ello es fundamental tener claras las implicaciones y supuestos al proponer posibles procesos que subyacen a un patrón determinado. Se sabe que son diferentes factores los que influyen en los patrones de distribución y diversidad de las especies, la relevancia de estos factores varía en tiempo y espacio, es decir, son dependientes de la escala. Existe una diferencia muy marcada entre la escala local y la regional. Por ejemplo, a escala local se han considerado las interacciones bióticas y las perturbaciones y a escala regional la dispersión, la extinción y la especiación, ninguno de estos factores en ambas escalas es independiente de los otros.

Cuando se diseña un modelo de simulación, se considera la relevancia de todos los factores posibles y se determina cuáles se incorporaran como los responsables de los patrones observados, para poner a prueba su contribución al patrón bajo estudio. Este trabajo se limitó a la incorporación y análisis de ciertos factores que se consideran relevantes a grandes escalas biogeográficas o macroecológicas para estudiar su contribución a los patrones de distribución, no por ello se consideran irrelevantes otros factores.

La implementación de herramientas que ayuden en la exploración de los procesos responsables de los patrones de distribución de las especies que se observan actualmente sigue siendo un reto. Aún así en el primer y cuarto capítulo de este trabajo se utiliza un modelo mecanicista, que plantea una dinámica particular de la cual se obtienen resultados que sirven como hipótesis nula para contrastar los datos de un grupo biológico particular. Esto

permitió observar la relevancia de factores históricos como lo son la dispersión y la especiación en los patrones de distribución y riqueza de las especies.

El modelo utilizado es un modelo neutral, es muy amplio el uso y desarrollo de los modelos neutrales en ecología de comunidades, por ello se realizó una revisión, la cual se presenta en el segundo capítulo, en ella se muestra claramente la diversidad de conceptos y trabajos realizados con los modelos neutrales en ecología de comunidades y el aporte de la teoría neutral de la biodiversidad de Hubbell (2001) a esta área. Esta teoría permite probar sus predicciones con grupos específicos de estudio y su aplicación en otras áreas de estudio, recientemente una revisión del tema (Rosindell, et al. 2011) sugiere su aplicación en estudios filogenéticos, de dinámica de poblaciones, biogeografía de islas, paleobiología y conservación, áreas en las cuales se han realizado muy pocos trabajos hasta el momento, este trabajo pretende ser una contribución en este sentido, utilizando el modelo para el análisis de la distribución de los murciélagos filostómidos.

Como otra contribución, este trabajo profundiza en el análisis de los patrones de co-distribución y co-diversidad, los cuales reflejan la interacción entre dos de los patrones más estudiados en macroecología, la distribución y riqueza de las especies. La relación que existe entre estos patrones es inseparable, como lo han resaltado Arita et al. (2012) el área de distribución y la riqueza de especies son caras de una misma moneda.

En este sentido, hay recientes herramientas de visualización y análisis estadístico que se implementan en el primer y cuarto capítulo de este trabajo, mostrando la profunda relación y las posibles interpretaciones de estos patrones, importantes para el análisis de distribución y la diversidad de las especies (Arita, et al. 2012). Es importante resaltar que la co-diversidad no había sido descrita en modelos neutrales anteriormente, representa una medida de la similitud que presentan los sitios en cuanto a las especies que comparten, está relacionada con la

diversidad beta la cual se ha analizado con modelos neutrales generalmente a nivel comunitario (Rosindell, et al. 2011).

Estos patrones se ven afectados por factores como la especiación y la dispersión, en el primer y cuarto capítulo se expone claramente el efecto de dichos procesos en la distribución y la diversidad de las especies y su relación con la co-diversidad de los sitios y la co-distribución de las especies. Los procesos de dispersión influyen en el tamaño del área de distribución, con una mayor tasa de dispersión las áreas de distribución incrementan su tamaño con lo cual aumenta la similitud entre los sitios en cuanto a las especies que comparten. La especiación es fundamental en el mantenimiento de la diversidad y el incremento local de las especies. Cuando ambos procesos se encuentran presentes en los modelos se observan patrones mucho más cercanos a los observados en la realidad. Esto resalta la importancia del estudio de procesos históricos en el estudio de los procesos responsables de la riqueza y la distribución de las especies (Gotelli, et al. 2009).

La estructuración de las comunidades se ha explicado durante décadas con base en las interacciones entre las especies, principalmente la competencia, la teoría neutral propone un enfoque distinto que se retoma en este trabajo, el modelo neutral con el que se trabaja no considera la interacciones entre las especies, ya sea competencia o interacciones mutualistas. En otras palabras, todo patrón observado se da en ausencia de interacciones, lo cual permite analizar los patrones espaciales producidos analizando factores como la dispersión y la especiación. La simplicidad que se asume en los modelos deja un gran margen de exploración para diferentes elementos, pueden construirse modelos incrementen su complejidad y con ello incorporen un mayor número de factores relevantes para la conformación de los patrones de distribución de las especies.

Por ejemplo en la distribución de los murciélagos (Capítulo IV) y por lo tanto en los patrones observados de co-diversidad y co-distribución influyen otros factores que no se consideraron en el modelo propuesto por este trabajo.

Las especies de este grupo tienen una gran capacidad de vuelo, las barreras más importantes para ellas son los océanos, las montañas de elevación considerable y las bajas temperaturas (Koopman, 1976), las variables ambientales que tienen un mayor efecto en su distribución son la precipitación, la topografía y la temperatura (Patten, 2004).

Como se vio en el tercer capítulo otro elemento de gran relevancia para este grupo es el centro de origen, las especies más recientes se encuentran en los extremos latitudinales de la distribución del grupo, lo cual indica un posible conservadurismo de nicho, y por lo tanto, que las especies se han dispersado y diversificado a partir de un centro de origen que en este caso se encuentra en el trópico.

La distribución del grupo se ve influida por todos estos factores, y cada uno de ellos puede ser considerado como parte del modelo. Esto incrementa el grado de complejidad pero nos da un mejor acercamiento a la dimensión de los procesos responsables de los patrones observados.

Los modelos de simulación son un amplio campo de exploración, la diversidad de factores y elementos que pueden incorporarse como explicativos de un patrón observado deja un gran campo de trabajo, por exponer algunos ejemplos, es posible incorporar elementos relacionados con la heterogeneidad geográfica (márgenes geográficos, barreras geográficas y fragmentación), heterogeneidad ambiental e interacciones biológicas, todo esto permite explorar determinadas hipótesis para grupos biológicos.

En las últimas décadas se ha dado un gran avance en este sentido, es amplio el margen de trabajo entre la simplicidad y la complejidad de los modelos y su interpretación, los modelos pueden llegar a complejizarse casi tanto como la realidad al incorporar las más

variables posibles o simplificar al grado de ser lo más lejano a la realidad, actualmente la modelación se enfrenta a esta disyuntiva enfrentándose a las limitaciones u oportunidades que cada enfoque aporta al área de investigación.

Esta área de estudio sigue acercándose a determinar los procesos o mecanismos responsables de la estructura y dinámica de los sistemas macroecológicos, para entender las diferencias entre grupos, ambientes y regiones geográficas y tener un panorama más claro sobre la diversidad biológica. El estudio sobre los elementos estructurales de los sistemas macroecológicos, su interrelación y dinámica, es un intento por ir más allá de la descripción y lograr desarrollar y poner a prueba hipótesis mecanicistas. Brown (1999) habla del afán por encontrar principios y leyes, objetivo que todavía no se alcanza y quizás no se alcance en los siguientes años, pero ha servido de impulso para el desarrollo de un gran número de trabajos que han contribuido al crecimiento de esta área de investigación.

- Arita, H.T., Christen, A., Rodríguez, P. & Soberón, J. (2012). The presence–absence matrix reloaded: the use and interpretation of range–diversity plots. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 282–292.
- Bell, G. (2001). Neutral macroecology. *Science*, 293, 2413-2418.
- Brown, J. H. (1999). Macroecology: progress and prospect. *OIKOS*, 87, 3-14.
- Gotelli, N.J., Anderson, M.J., Arita, H.T., Chao, A., Colwell, R.K., Connolly, S.R., Currie, D.J., Dunn, R.R., Graves, G.R., Green, J.L., Grytnes J., Jiang, Y., Jetz, W., Lyons, S.K., McCain, C. M., Magurran, A.E., Rahbek, C., Rangel T.F.L.V.B., Soberón J., Webb C. O. & Willig, M.R. (2009). Patterns and causes of species richness: a general simulation model for macroecology. *Ecology Letters*, 12, 873-886.
- Hubbell, S.P. (2001). The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton: Princeton University Press.
- Koopman, K.F. (1976). Zoogeography. En: *Biology of Bats of the Family Phyllostomatidae Part I. Special Publications, The Museum, Texas Tech University.*, 10, 39–47.
- Patten, M.A. (2004). Correlates of species richness in North American bat families. *Journal of Biogeography*, 31, 975-985.
- Rosindell J., Hubbell S. P. & Etienne R. S. (2011) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 340-348.