

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS  
BIOLÓGICAS**

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

Patrones de diversidad beta de las aves de México

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

**ANDRÉS LIRA NORIEGA**

DIRECTOR DE TESIS: DR. JORGE SOBERÓN MAINERO

MÉXICO, D. F.

NOVIEMBRE DE 2006



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

Agradezco el apoyo de la beca de maestría del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT-189256) y de la beca complementaria de la Dirección General de Estudios de Posgrado de la UNAM (DGEP) durante el periodo de los estudios de maestría.

El comité tutorial quedó integrado por lo siguientes miembros:

Dr. Jorge Soberón Mainero

Dr. Héctor T. Arita Watanabe

Dr. Adolfo G. Navarro Sigüenza

Dr. Enrique Martínez-Meyer

# Índice

|                          |  |    |
|--------------------------|--|----|
| Resumen                  |  | 5  |
| Abstract                 |  | 6  |
| Introducción             |  | 7  |
| Capítulo 1               | Áreas de distribución y modelos de nicho ecológico.  | 12 |
| Capítulo 2               | Diversidades alfa, beta y gamma.   | 33 |
| Capítulo 3               | Scale-dependency of diversity components estimated from primary biodiversity data and distribution maps <sup>1</sup> .<br><i>Dependencia en escala de los componentes de la diversidad estimados a partir de datos primarios de biodiversidad y mapas de distribución.</i> | 43 |
| Discusión y conclusiones |  | 76 |
| Apéndice 1               | Listado de especies de la región de estudio.   | 79 |
| Apéndice 2               | Cronología y características de los conceptos de nicho ecológico y su relación con el modelado de nicho ecológico utilizando variables abióticas.  | 86 |
| Apéndice 3               | Diagrama de la construcción y evaluación de reglas en GARP (Genetic Algorithm for Rule-set Production).  | 89 |
| Apéndice 4               | Código (Qbasic) para el cálculo de las diversidades alfa, beta y gamma de la matriz de presencias-ausencias para un muestreo aleatorio.  | 90 |

---

<sup>1</sup> Manuscrito aceptado en *Diversity and Distributions*

## Resumen

Cuando analizamos la biodiversidad nos enfrentamos a la necesidad de conocer a las especies y su distribución, un trabajo que ha sido explorado de manera más amplia a partir de la existencia de la información almacenada en museos, colecciones científicas y bases de datos organizadas, así como de herramientas computacionales que permiten modelar las condiciones ambientales donde es posible encontrar a las especies. El concepto de nicho ecológico permite formalizar el estudio de las interacciones de los individuos que conforman a las especies con su medio, lo cual está directamente relacionado con el área de distribución. En el capítulo uno se hace una revisión de los conceptos de nicho ecológico y se analiza la relación entre el nicho y el área de distribución, a partir del uso de modelos de nicho ecológico que permiten estimar el área de distribución potencial. Al analizar los conceptos de nicho ecológico, se aprecia la necesidad de ser consistentes con su uso, lo que permitirá llegar a conclusiones y así avanzar en la investigación. La propuesta de Hutchinson (1957) para definir nicho como un hipervolumen de “n” dimensiones usando variables ambientales, permite hacer análisis cuantitativos de la relación entre los espacios ecológico y geográfico, y a su vez permite definir a los nichos fundamental y realizado como subconjuntos del espacio ecológico.

En el capítulo dos se explica la derivación de la fórmula de Whittaker (1960, 1972) utilizando una matriz con la información de la presencia o ausencia de las especies en los sitios de estudio. Las diversidades alfa, beta y gamma son los conceptos asociados a esta forma de analizar la diversidad biológica. Beta es el factor que relaciona a la riqueza total de especies de la región (gamma) con el promedio de las riquezas de las localidades (alfa promedio), y se interpreta como el inverso del promedio proporcional del área que ocupa cada especie en la región de estudio. La relación multiplicativa de Whittaker contrasta con la propuesta de Lande (1996), que consiste en separar la diversidad regional como la suma de las riquezas a escala local más un complemento (beta), para llegar al total de especies en una región (gamma). La utilización de una u otra forma de dividir la diversidad de una región es un debate vigente, siendo que ambas fórmulas tienen ventajas y relaciones muy estrechas.

En el tercer capítulo se analiza a detalle los cambios en los patrones espaciales de las diversidades alfa, beta y gamma en una región del centro de México, utilizando como grupo de estudio a las aves terrestres residentes. En este estudio se utilizaron dos fuentes de datos, (1) datos de presencia puntual y (2) mapas de distribución generados a través de modelos de nicho ecológico, y utilizando la relación de Whittaker se describen y comparan. Los resultados muestran que con los datos de presencia hay una subestimación de la diversidad alfa y gamma, y una sobreestimación de beta. Los análisis se hicieron a cinco resoluciones espaciales ( $1/32^\circ$ - $1/2^\circ$ ). Los cambios en escala (grano y extensión), afectan significativamente las estimaciones de alfa promedio, gamma y beta. El uso de los datos de presencia versus los mapas de distribución generaron resultados contrastantes, siendo que los datos de presencia subestiman alfa y sobreestiman beta como función del área. Al incrementar la resolución de estudio (grano más chico), beta incrementa, pues se acerca a una relación “área verdadera de distribución/área total de estudio” en donde el sesgo del estimado del área verdadera se hace cada vez menor. Al utilizar unidades de muestreo grandes hay una sobreestimación de la proporción del área ocupada con respecto al total del área estudiada. En el apéndice de este capítulo se muestra en qué condiciones puede ocurrir un aumento de la beta de Whittaker cuando se incrementa el área de muestreo al añadir una nueva unidad de muestreo (área). Los cambios en los patrones de la riqueza de especies dependientes de la escala se han enfocado en los cambios de la relación especies-área (SAR). Las SAR de este trabajo se construyeron a partir de un muestreo aleatorio, resultado que fue comparado con un modelo nulo que consistió en fijar el marginal de la distribución de las especies de la matriz de presencia-ausencia, y también con un muestreo anidado.

**Palabras clave:** diversidad alfa, diversidad beta, diversidad gamma, riqueza de especies, relación especies-área, nicho ecológico, área de distribución, modelo nulo.

## Abstract

When analyzing biodiversity we face the need to know species and their distribution, a labor that we have been able to explore in a broader way since the availability of information kept in museums, scientific collections, and organized databases, as well as computing tools that enable to model the environmental conditions where the species are likely to be found. The concept of ecological niche permits to formalize the study of the interactions between the individuals that constitute the species and their environment, something directly related to the area of distribution. In chapter one a review of the concepts of ecological niche is assessed and the relationship between niche and area of distribution is analyzed, starting from the use of ecological niche models that allow estimating the potential area of distribution. When analyzing the ecological niche concepts, we appreciate the need to be consistent with their use; this will allow us to get to conclusions and therefore advance in the research that is being conducted. Hutchinson's (1957) proposal to define niche as an "n" dimensional hypervolume using environmental variables permits to do a quantitative analysis of the relationship between the ecological and geographical spaces, and also to define the fundamental and realized niches as subsets of the ecological space.

In chapter two the derivation of Whittaker's (1960, 1972) formula is explained, using a matrix containing the information on the presence or absence of the species at the region of study. The alpha, beta, and gamma diversities are the concepts associated with this form of analyzing biological diversity. Beta is the factor that relates the total richness of species in the region (gamma) to the average richness in the localities (average alpha), and it is interpreted as the inverse of the proportional average of the area that each species occupies in the region. Whittaker's multiplicative relation contrasts with Lande's (1996) proposal, which consists in separating the regional diversity as the sum of the richness at a local scale plus a complement (beta), to arrive to the total of species in a region. The employment of one form or another to divide the diversity in a region is a current debate, as both formulas have their advantages and are very closely related.

In chapter three we analyze in detail the changes in the spatial patterns of the alpha, beta, and gamma diversities in a region at the center of Mexico, using the resident terrestrial birds as group of study. Two sources of data were employed in such study: (1) punctual occurrence data, and (2) distribution maps generated through ecological niche models; these are described and compared by applying Whittaker's relation. Results show that, when occurrence data is involved, there is an underestimation of the alpha and gamma diversity, and an overestimation of beta. The analyses were performed at five spatial resolutions ( $1/32^\circ$ - $1/2^\circ$ ). The scale changes (grain and extent), significantly affect the average alpha, gamma, and beta estimates. The employment of the occurrence data versus the distribution maps generated contrasting results, as the occurrence data underestimate alpha and overestimate beta as area function. When the study resolution was increased (smaller grain), beta increases, as it approaches a relation "true area of distribution/total area of study", where the bias of the true area estimate becomes smaller every time. When large sampling units are employed, there is an overestimation of the proportion of the occupied area with respect to the total area studied. In the appendix to this chapter we show the conditions under which an increase in Whittaker's beta may happen, as the sampling area is enlarged by the addition of a new sampling unit (area). The changes in the scale-dependent species richness patterns have focused on the species-area relationship (SAR) variations. The SARs in the present work were obtained from random sampling, result that was weighed against a nested sampling and a null model that consisted in fixing the occupancy marginal of the species in the presence-absence matrix.

**Keywords:** alpha diversity, beta diversity, gamma diversity, species richness, species-area relationship, ecological niche modeling, geographic range, null models.

## Introducción

La biodiversidad es uno de los fenómenos más fascinantes a explorar en este planeta. Su origen, distribución presente y pasada, envuelven una constante generación de preguntas e hipótesis que enmarcan los trabajos de ciencias básicas y aplicadas, cada vez más encaminados a la conservación y el manejo de la biodiversidad. Cuando analizamos la biodiversidad nos enfrentamos a la necesidad de conocer las especies y cómo son sus áreas de distribución, un trabajo que se ha realizado desde siempre, pero que ha podido explorarse con escenarios más amplios y detallados a partir de la existencia de museos, colecciones científicas y bases de datos organizadas. Podemos verlo así: es un reto conocer los organismos que representan la biodiversidad del planeta y, posteriormente, entender por qué ocurre de esa manera, es decir, conocer su ecología y evolución. Esto se resume al preguntarnos cuáles son los patrones que la caracterizan y cuáles los procesos que están detrás de dichos patrones. Tanto los patrones como los procesos se pueden apreciar en una amplia gama de escalas, lo cual implica que habrá distintas interpretaciones de las variables e interacciones que están participando en esa configuración que observamos. Los temas que se abordan en este trabajo abarcan desde la obtención de las áreas de distribución de las especies hasta el análisis de los patrones de diversidad a distintas escalas espaciales.

Con respecto a los factores que determinan que una especie se encuentre en un sitio particular, el concepto de nicho ecológico ofrece la posibilidad de formalizar el estudio de la interacción de los individuos de las poblaciones que forman las especies con su medio, lo cual tiene una relación directa con las áreas de distribución y es la materia del capítulo uno. Aquí se hace una revisión de los conceptos de nicho ecológico y posteriormente se analiza la relación entre estos dos conceptos, el de nicho y el de área de distribución, a partir de modelar el área de distribución potencial utilizando herramientas computacionales, que son programas que en la actualidad tienen gran difusión y utilidad, precisamente para obtener modelos de nicho ecológico. A pesar de que la propuesta de que los nichos ecológicos pueden ser modelados no es completamente aceptada (al menos en su totalidad), el análisis de la teoría y las definiciones del nicho (e.g., Hutchinson, 1978; Chase & Leibold, 2003; James *et al.*, 1984; Araujo & Guisan, 2006), muestran que sí es posible referirse al nicho ecológico, lo cual tiene varias ventajas y desventajas. En

primer lugar, surge la necesidad de adoptar una definición del concepto y ser consistentes con su utilización, pues únicamente de esta forma podremos llegar a conclusiones y ser capaces de avanzar en la investigación. La propuesta de Hutchinson (1957) para definir nicho como un hipervolumen de “n” dimensiones y la utilización de variables ambientales, principalmente de clima y topografía, que son las que comúnmente se utilizan para modelar el nicho ecológico en este tipo de trabajos de carácter macroecológico (Phillips *et al.*, 2006; Soberón *et al.*, enviado), son los dos elementos que permiten hacer análisis cuantitativos de la relación entre los espacios ecológico y geográfico, utilizando sistemas de información geográfica (Soberón *et al.*, enviado). La relación entre estos dos escenarios permite definir a los nichos (fundamental y realizado) como subconjuntos del espacio ecológico definido por variables desacopladas de la dinámica de las poblaciones de las especies, que a su vez corresponden a diferentes propiedades geográficas de las mismas (Araujo & Guisan, 2006).

En cuanto a cómo medir la diversidad, en el capítulo dos se explica la derivación de la fórmula de Whittaker (1960, 1972), que es una de las propuestas para dividir la diversidad de una región en dos componentes, que son, la diversidad a escala local y la diversidad que relaciona la riqueza de especies de ambas escalas, la local y la regional, a partir de una matriz que contiene la información de la presencia o ausencia de las especies en los sitios de estudio. Las diversidades alfa, beta y gamma son los conceptos asociados a esta forma de separar la diversidad, en donde beta es el factor que relaciona a la riqueza total de especies de la región (gamma) con el promedio de las riquezas de las localidades (alfa promedio), y se interpreta de manera directa como el inverso del promedio proporcional del área que ocupa cada especie en la región de estudio. Esta interpretación de beta tiene la gran ventaja de hacerla intuitiva puesto que se relaciona directamente con algo tan elemental como las áreas de distribución de las especies. Esta propuesta de separar la diversidad regional es una relación multiplicativa, y contrasta con la propuesta de Lande (1996), que consiste en separar la diversidad regional como la suma de las riquezas a escala local (alfa) más un complemento que equivale a beta. La utilización de una u otra forma de determinar la diversidad de una región es un debate vigente, con la utilización cada vez mayor de esta última propuesta. Sin embargo, ambas fórmulas tienen ventajas y relaciones aparentemente muy estrechas (Ricotta, 2005).



Los dos capítulos anteriores son la base de lo que a detalle se analiza en el tercero y último capítulo: los cambios en los patrones espaciales de las diversidades alfa, beta y gamma en una región del centro de México, utilizando como grupo de estudio a las aves terrestres residentes (Apéndice 1). En este estudio se utilizaron dos fuentes de datos, una corresponde a los datos de presencia puntual de las especies en las localidades de muestreo (almacenados en el *Atlas de las Aves de México*, Navarro-Sigüenza *et al.*, 2003) y la otra a los mapas de distribución generados a través de modelos de nicho ecológico (Navarro & Peterson, en prep.), y utilizando la relación de Whittaker se comparan y se describen las ventajas de utilizar una u otra fuente de datos. Los resultados muestran que cuando se utilizan datos de localidades de colecta hay una subestimación de la diversidad alfa y gamma, y una sobreestimación de beta. Al incrementar la resolución de estudio (i.e., un grano o unidad de análisis de menor tamaño), la medida de beta incrementa, pues se acerca a una relación “área verdadera de distribución/área total de estudio” en donde el sesgo del estimado del área verdadera se hace cada vez menor. En efecto, al utilizar unidades de muestreo grandes hay una sobreestimación de la proporción del área ocupada con respecto al total del área estudiada. En el apéndice de este capítulo se muestra en qué condiciones puede ocurrir que haya un aumento de la beta de Whittaker cuando se incrementa el área de muestreo al añadir una nueva unidad de muestreo (área).

Los cambios en los patrones de la riqueza de especies analizados a distintas escalas se han enfocado a los cambios de la relación especies-área (SAR) (Palmer & White, 1994; Crawley & Harral, 2001). Las SAR de este trabajo se construyeron a partir de un muestreo aleatorio, resultado que fue comparado con un modelo nulo que consistió en fijar el marginal del área de distribución de las especies de la matriz de presencias-ausencias, y también con un muestreo anidado.

No quisiera terminar sin dejar constancia del valor que tiene para mí el trabajo en equipo. Me es muy grato poder agradecer aquí a todos aquellos con los que he tenido la oportunidad de trabajar hasta ahora; a la posibilidad de formar un grupo de discusión donde las ideas vienen y van, como si fuera una maquina generadora de bienestar, un motor que te mantiene alerta, siempre con la posibilidad de compartir y de relacionar lo aprendido desde el principio. Algunas de estas ideas se guardan para después, otras se quedan y se realizan. Así ocurrió con esta tesis. A raíz de la invitación a participar en un

grupo de trabajo, fui profundizando en una parte de todo eso que en algún momento se discutió. Las ideas se conservan, y no dejan de manifestarse de distintas maneras, algunas con una emoción tal que se renueva cada vez que se acude a ese destino sin domicilio fijo donde se lleva a cabo la reunión. Es la posibilidad del intercambio y la maduración para ver y tratar de entender cómo se relacionan lo llamamos patrones y procesos, que no dejan de causar fascinación cada vez que se les mira. Es sólo un ejercicio, ampliemos el universo por un momento y luego acotémoslo hasta representarlo en una forma que sea lo más sintética y didáctica posible, puede ser una tesis.

A quienes han colaborado en estos grupos de trabajo a lo largo de estos años, dedico este trabajo.

A Jorge Soberón por todo el apoyo en este proceso de aprendizaje. Las experiencias compartidas durante el tiempo que estuve en la Universidad de Kansas son invaluableles y han sido un gran ejemplo que me ha orientado y hecho disfrutar este trabajo.

A Héctor Arita y Ella Vázquez por la oportunidad de trabajar en su laboratorio, por toda la ayuda y el tiempo compartido. A los compañeros de mi auto-asilo en el laboratorio de Macroecología del Instituto de Ecología con quienes he pasado excelentes momentos.

A mi Comité Tutorial, Jorge Soberón, Héctor Arita, Adolfo Navarro y Enrique Martínez Meyer, por la asesoría brindada durante cada semestre.

A Leticia, Pilar y Mariana con quienes inicié el trabajo para analizar la diversidad beta de los vertebrados terrestres de México. Aquí maduró todo este entusiasmo por el trabajo en equipo. Esto no habría sido posible sin el apoyo de siempre de Adolfo Navarro.

A Enrique Martínez, con quien tuvimos un primer seminario en el que se introdujo el concepto de nicho ecológico asociado a los modelos de predicción. A partir de aquí vino una oleada de inagotables discusiones que siempre fueron de mucho empuje y gancho para continuar en estos temas.

A los compañeros del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, por su apoyo y su amistad.

A Patricia Koleff, por todo su apoyo durante este tiempo y ayudarme a enriquecer mi visión sobre el tema.

La base de datos de esta tesis es el trabajo de muchos. Los mapas de distribución en que se basa fueron hechos por Adolfo Navarro y Andrew Townsend Peterson para el Atlas de las Aves de México, proyecto que viene marchando desde hace más de diez años. La recopilación de toda esta información es el invaluable resultado del esfuerzo del trabajo en equipo.

En la parte de sistemas de información geográfica y de bases de datos, la ayuda de Gerardo Rodríguez, Thrishia Consiglio y Yoshinori J. Nakazawa, fue clave para la obtención y análisis de la información, de otro modo hubiera resultado mucho más lenta y pedregosa.

Va un agradecimiento especial a Yoshi, a Jorge, Tita y familia, y a Town, Rosy y familia por su hospitalidad durante el tiempo que pasé en la Universidad de Kansas.

A mis jefes y hermana, y a toda la familia, por su apoyo y ser tan a todo dar.

# Capítulo 1

## Áreas de distribución y modelos de nicho ecológico

### Introducción

Uno de los retos más interesantes de la ecología y la biogeografía desde sus orígenes, es conocer el área de distribución de las especies (Udvardy, 1969; Brown *et al.*, 1996). En su definición más simple y aceptada, el área de distribución es el espacio geográfico que ocupan todas las poblaciones de una especie (Gaston, 1994; Brown *et al.*, 1996).

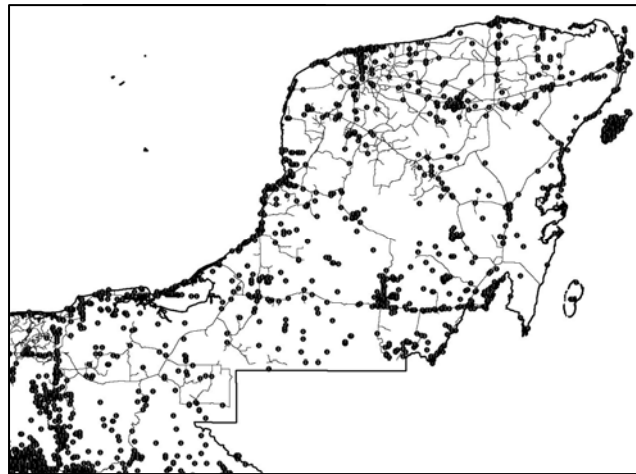
La necesidad de tener una noción clara del área o territorio geográfico que ocupa una especie se deriva de necesidades teóricas y prácticas. Desde el punto de vista teórico, el estudio de las áreas de distribución es un problema de estudio *per se*, pues se consideran como la unidad básica de la biogeografía (Brown *et al.*, 1996). El conocimiento de sus tamaños, formas, solapamientos y dinámicas, nos puede ayudar a entender las condiciones ambientales limitantes (variables de nicho) y las dinámicas de dispersión y extinción de las especies (Brown *et al.*, 1996). En particular, la biogeografía se inició como una disciplina dedicada al estudio de las áreas de distribución de las especies (Udvardy, 1969; Rapoport, 1975). Desde el punto de vista práctico, el conocer las áreas de distribución y su dinámica en el tiempo y espacio nos permitiría plantear planes de manejo y conservación que fueran más efectivos a largo plazo, en comparación con enfoques estáticos en los que poco se consideran las dinámicas y las amenazas a la permanencia de las poblaciones en su medio.

### La delimitación de las áreas de distribución

La delimitación de las áreas de distribución se ha hecho de variadas formas, siendo las localidades de colecta o muestreo donde se ha corroborado la presencia de la especie (coordenadas x, y) la información base a partir de la cual se pueden obtener distintos trazos en un mapa o universo de muestreo (Rapoport, 1975; Rapoport & Monjeau, 2003). La delimitación de un área tiene varios tipos de incertidumbre (Rapoport & Monjeau, 2003): (1) a una escala macrogeográfica no es posible mapear con detalle la disposición espacial de los individuos; (2) el área que ocupan las especies cambia constantemente; (3) la clasificación taxonómica se modifica frecuentemente; (4) pueden usarse diferentes

criterios para delimitar el área geográfica, por lo que pueden obtenerse distintos mapas con base en los mismos datos. Estos tipos de incertidumbre representan problemas de escala y de qué tan repetibles y contrastables sean nuestros resultados, de aquí la importancia de los métodos utilizados, sobre todo si pensamos que la mayoría de las hipótesis biogeográficas dependen de la consistencia de las áreas de distribución (Rapoport & Monjeau, 2003).

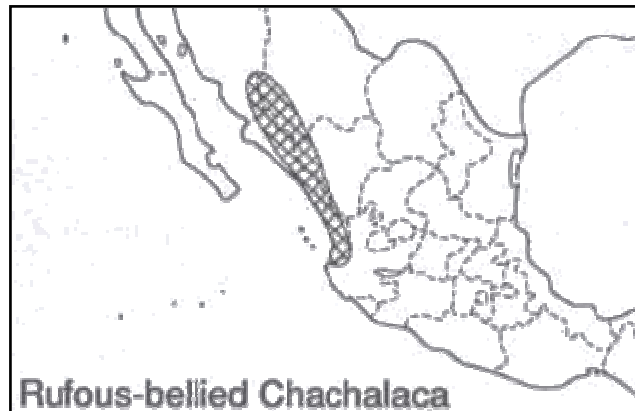
Un problema evidente es el del sesgo espacial (y en ocasiones temporal) de las distribuciones de las colectas o muestreos en los distintos grupos taxonómicos (Fig. 1), lo cual nos da una idea de la accesibilidad, del esfuerzo que se ha hecho y lo que falta por explorarse, pero también de qué tan bien representados están todos los gradientes ambientales en donde podríamos encontrar a las especies (Araujo & Guisan, 2006).



**Figura 1.** Localidades de colecta de aves almacenadas en el Atlas de las Aves de México y principales vías de comunicación (carreteras) en la península de Yucatán, México. Como puede verse, existe un sesgo en la concentración de puntos hacia las carreteras, lo cual implica un sesgo en la calidad del muestreo, que posteriormente puede repercutir en la estimación de las áreas de distribución y de la estimación de la diversidad en general.

Una forma de delimitar el área de distribución es mediante el trazo “a ojo” de un polígono que englobe la totalidad de los puntos siguiendo criterios del conocimiento de la historia natural de la especie por parte del investigador (Fig. 2). Otra forma comúnmente utilizada es mediante la sobreposición de gradillas o retículas de una resolución determinada sobre la región de estudio y en la cual se registra la presencia de la especie en cada cuadro o unidad de muestreo (Rapoport, 1975), método ampliamente utilizado en

estudios de diversidad y conservación desde hace tiempo (Udvardy, 1969; Rapoport & Monjeau, 2003). Otras aproximaciones a la delimitación de las áreas de distribución pueden hacerse con métodos como el del círculo mínimo, polígono convexo mínimo o el método de propinquidad media, todos ellos orientados a ser consistentes en la delimitación de las áreas (Rapoport, 1975; Rapoport & Monjeau, 2003).

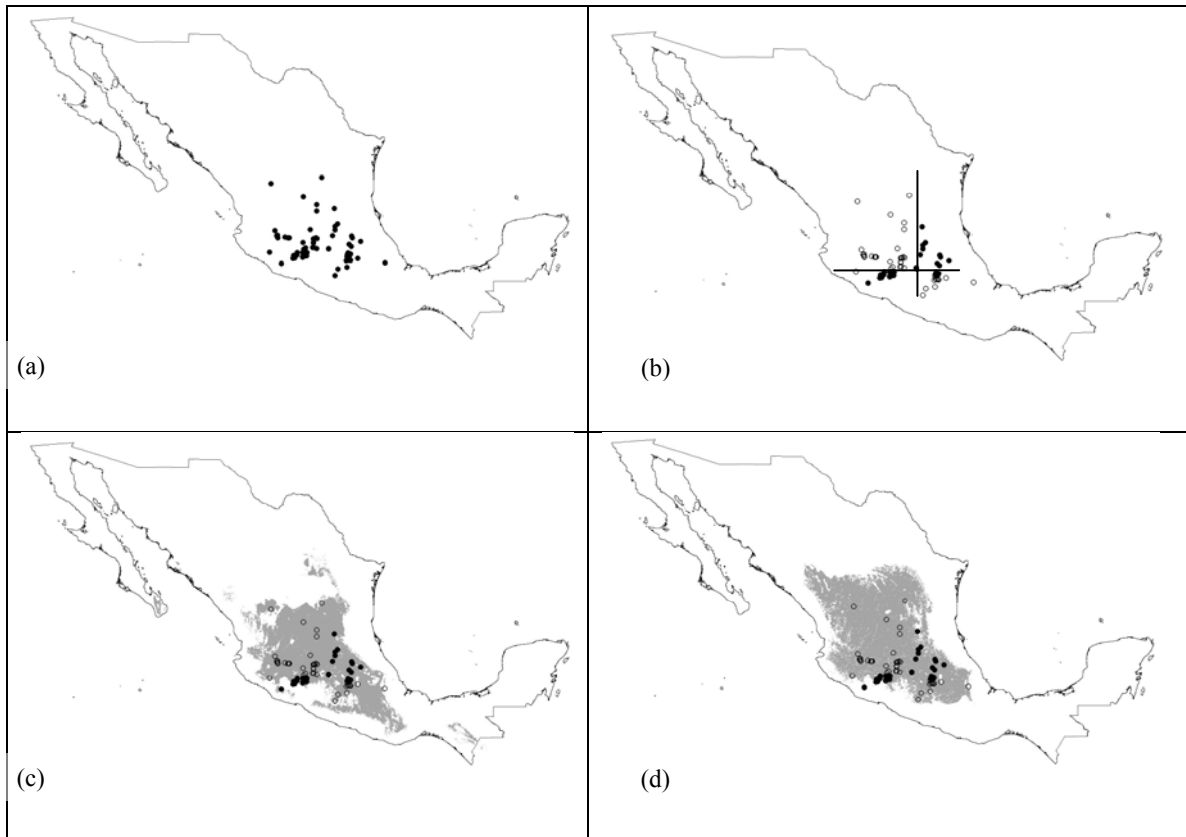


**Figura 2.** Polígono que representa el área distribución de la especie *Ortalis wagleri* propuesta por Howell y Webb (1995).

En los últimos 10 años la distribución de las especies ha sido aproximada mediante modelos de nicho ecológico, también conocidos como modelos de hábitat o envoltura bioclimática. Esta forma de aproximación incluye a varios métodos con los cuales se pretende calcular patrones de asociación entre la distribución de las especies y conjuntos de variables que las determinan, los cuales han sido fuertemente impulsados por la aparición de algoritmos y la disponibilidad de coberturas bioclimáticas (Grinnell, 1917; Hutchinson, 1957, 1978; James, *et al.* 1984; Brown, 2003; Guisan & Zimmerman, 2000; Hirzel *et al.*, 2002; Guisan & Thuiller, 2005; Soberón & Peterson, 2005; Argaez *et al.*, 2005; Phillips *et al.*, 2006; Elith *et al.*, 2006). Algunos de estos métodos son los modelos lineales generalizados, redes neuronales, distintos tipos de análisis multivariados, Bioclim, Domain, algoritmos genéticos, árboles de decisión, etc. (Segurado & Araujo, 2004; Guisan & Thuiller, 2005; Elith *et al.*, 2006). La interpretación de los resultados puede hacerse tanto en el espacio ecológico (espacio de “n” dimensiones que atiende a las variables ambientales utilizadas sin considerar interacciones entre organismos, como por ejemplo tipo de vegetación, temperatura, precipitación) como en el geográfico (por lo

general expresado como áreas en mapas de dos dimensiones), y pueden estar representados en valores de presencia-ausencia o probabilísticos (e.g., Phillips *et al.* 2006; Elith *et al.*, 2006; Soberón *et al.*, enviado; Liu *et al.*, 2005). Finalmente, para lograr una mejor aproximación al área de distribución de la especie, los modelos obtenidos suelen ser editados e interpretados generalmente con base en el conocimiento de la historia natural de la especie y la experiencia de los expertos en cada taxón para tratar de incluir otros factores que determinan el área de distribución. Una ventaja de la utilización de los modelos de nicho ecológico con respecto al uso exclusivo de polígonos o retículas, reside en el poder predictivo de la herramienta para detectar sitios donde la correlación entre variables ambientales y puntos de colecta o muestreo de la especie sean altas, así como en tener una mayor definición del área de distribución en cuanto a discontinuidades del ambiente al que se encuentran asociadas (Fig. 3). Esto debe analizarse con cuidado debido a la obtención de resultados variables por la utilización de distintos algoritmos y los parámetros dentro de los mismos, así como de las coberturas utilizadas y los puntos originales de muestreo (Elith *et al.*, 2006; Araujo & Guisan, 2006). El uso de estos algoritmos bajo la teoría del nicho ecológico ha tenido una gran cantidad de aplicaciones, como la predicción de áreas de riesgo de especies invasoras, la detección de enfermedades y propagación de plagas, el análisis del volumen y amplitud de nichos ecológicos, etc. (e.g., Peterson & Vieglais, 2001; Costa *et al.*, 2002; Peterson, 2003; Soberón *et al.*, enviado).

A pesar de que el modelado de nichos ecológicos tiene grandes ventajas, principalmente poder detectar sitios que reúnen condiciones ambientales donde es posible encontrar a las especies, no podemos descartar el gran valor que tiene el conocimiento de la historia natural de las especies para aproximarnos a su distribución y nicho (James *et al.*, 1984).



**Figura 3.** Ejercicio de la predictibilidad de un conjunto de puntos (localidades de colecta) hasta llegar a la distribución de la especie *Icterus abeilei* basada en modelos de nicho ecológico con variables de temperatura, precipitación y topografía utilizando el Genetic Algorithm for Rule-set Production (GARP, Stockwell & Noble, 1992; Stockwell & Peters, 1999; DesktopGarp: <http://www.lifemapper.org/desktopgarp/>). En (a) se muestran los puntos de colecta de la especie; en (b) se hizo una selección de puntos utilizando la mediana de la distribución latitudinal-longitudinal de la nube de puntos que fueron utilizados para generar el modelo de nicho ecológico (puntos negros) y detectar su predictibilidad sobre las áreas de puntos que fueron excluidos del modelo (puntos claros); en (c) se muestra uno de los modelos de nicho ecológico que resultó utilizando exclusivamente los puntos negros en (b); y finalmente en (d) se muestra la distribución de la especie basada en varios modelos de nicho y editada con base en el conocimiento de la literatura y experiencia de los expertos en el taxón.

La relación entre el nicho ecológico y el área de distribución es muy estrecha, como lo expresa Brown (2003, p. 275), al decir que “Los límites del área geográfica de una especie están determinados por límites ecológicos: la interacción entre las necesidades de nicho de los organismos y las características abióticas y bióticas del ambiente”. Quizá lo más delicado es proponer que con el uso de este tipo de algoritmos computacionales efectivamente se estiman los intervalos de valores de las variables del nicho o del hábitat dentro de los cuales las especies pueden sobrevivir, y que es posible hacer compatibles ambos escenarios: el del nicho ecológico y del área de distribución. Esto nos obliga a



formalizar y ser consistentes con una definición de nicho que sea operativa y acotada para poder avanzar en la investigación. En el Apéndice 2 se muestran algunas de las características de los conceptos de nicho ecológico por diferentes autores y su relación con el modelado de nicho ecológico utilizando variables abióticas como la temperatura y precipitación (scenopoéticas *sensu* Hutchinson, 1978)<sup>1</sup>.

## **El concepto de nicho ecológico**

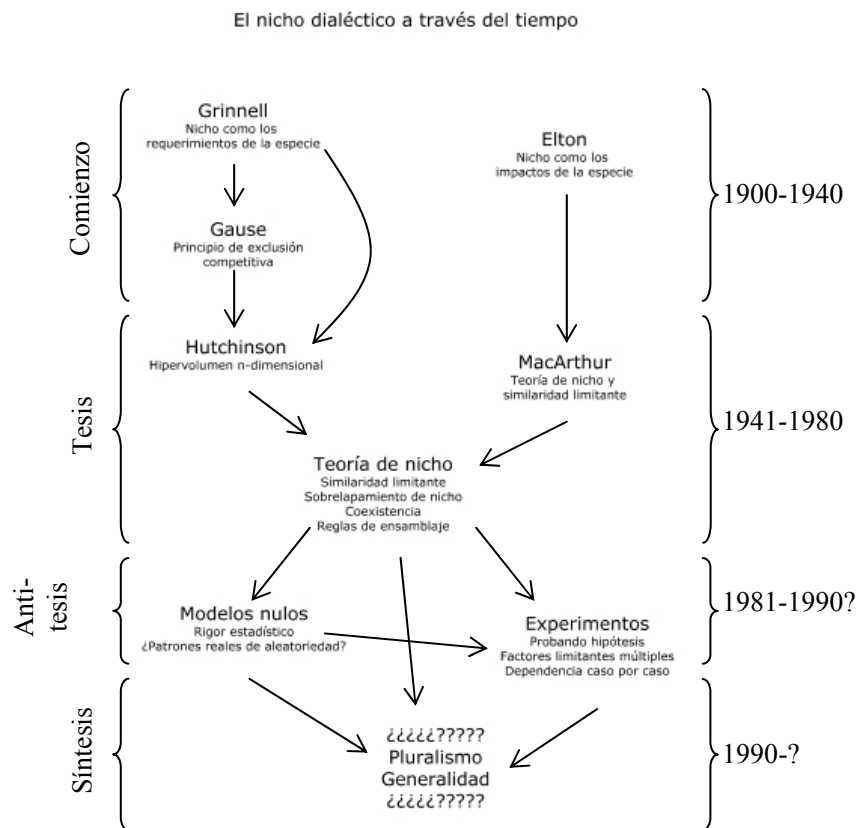
El concepto de nicho ecológico es antiguo pero vigente (Hutchinson, 1978; Chase & Leibold, 2003), con una historia que abarca un periodo desde principios del siglo XX hasta nuestros días y en la que resulta interesante ver los cambios que el término ha tenido cuando se analiza cronológicamente (Apéndice 2; Fig. 4). Quizá lo más importante de la idea que hay detrás de este concepto, que en realidad son más de uno (ver Hutchinson, 1978; Chase & Leibold, 2003), es plantear la posibilidad de medir las relaciones de los individuos de una determinada especie con su medio ambiente (variables cuantificables) y con otros individuos de su misma y otras especies con los cuales interacciona. Así propuesto, es un concepto complejo y se detecta la necesidad de contar con aportaciones matemáticas y de otras disciplinas que nos permitan entenderlo. En este sentido hay una retroalimentación entre los trabajos teóricos y los de campo, de donde han surgido y deben continuar las propuestas para entender la relación individuo-ambiente.

A pesar de los avances que ha habido en el tema, aún no se ha llegado a un consenso en la definición del nicho ecológico de una especie; se da por hecho que alguna de las múltiples definiciones que ya existen, como podría ser aquella de Grinnell (1917), Elton (1927), Hutchinson (1957) o Chase & Leibold (2003), pueden ser útiles, lo cual a su vez depende de los criterios o la pregunta de investigación (ver también James *et al.*, 1984; Jackson & Overpeck, 2000). Esto sugiere que para que haya avances, lo preferible

---

<sup>1</sup> Hutchinson (1978; pp. 172) hizo la distinción entre dos tipos de variables para definir los ejes de un nicho ecológico multidimensional: 1) un conjunto lo forman las variables “scenopoéticas” (del vocablo inglés *scenario* = escenario), que son intensivas fisicoquímicas en teoría no acopladas a la dinámica poblacional e interacciones de las especies (así como es difícil establecer que exista competencia entre especies por una temperatura de 20 °C), y que determinan los límites del nicho con relación a la tolerancia de un intervalo de valores; 2) un conjunto de variables “bionómicas” las cuales están directamente acopladas en la vida de los organismos (como los recursos por los cuales hay competencia). En teoría el espacio de nicho podría dividirse en estos dos conjuntos de variables, y cuando sea un espacio exclusivamente scenopoético, no habría competencia.

es adoptar una definición y ser consistentes en su utilización, y la razón es muy simple: sería imposible llegar a un acuerdo si tenemos visiones diferentes para referirnos a un mismo concepto. Aproximaciones concretas para medir el nicho ecológico se pueden encontrar en trabajos viejos y recientes (e.g., Hutchinson, 1957, 1978; James *et al.*, 1984; Jackson & Overpeck, 2000; Soberón *et al.*, enviado), siendo en la actualidad un campo de investigación muy activo y con una gran cantidad de interrogantes.



**Figura 4.** Diagrama de los cambios en el concepto de nicho y las ideas que lo han acompañado desde sus orígenes. Modificado de Chase & Leibold (2003).

El término nicho se usó por primera vez con un enfoque explícitamente biológico en un trabajo de Johnson de 1910, pero fue con los trabajos de Grinnell (1917) y Elton (1927), y posteriormente con la propuesta cuantitativa de Hutchinson (1957), que adquirió relevancia como un concepto clave en ecología. Con los trabajos de MacArthur y otros en las décadas de 1960 y 1970 se dio origen a lo que se conoce como la teoría del nicho ecológico, que consiste en una serie de modelos para investigar cuántas y cuáles especies

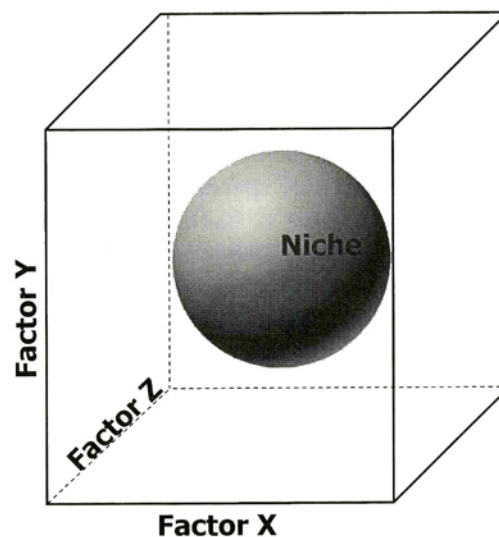
pueden coexistir en una determinada comunidad; surgen aquí conceptos como el de solapamiento, partición y ensamble de nichos. El concepto se ha seguido explorado y desarrollado con varias propuestas y acepciones hasta la actualidad con la idea de llegar a nuevas síntesis en ecología (Jaksic, 2001; Chase & Leibold, 2003) (Fig. 4). Especialmente interesante es ver la aplicabilidad del concepto propuesto por Hutchinson y las recientes hipótesis de Chase & Leibold (Araujo & Guisan, 2006).

Joseph Grinnell (1914, 1917, 1924; Grinnell & Swarth, 1913) propuso al nicho como el intervalo de valores de los factores ambientales que son necesarios y suficientes para que una especie cumpla con su historia de vida, incluyendo aspectos fisiológicos, morfológicos, de hábitos de alimentación y de su interacción con otras especies (principalmente depredadores), por la cual es incorrecto simplificar la propuesta como un análisis de hábitat. Este concepto es más autoecológico y plantea que la variación geográfica en el uso de los recursos de una especie no es necesariamente atribuible a efectos del comportamiento interespecífico, sino que puede deberse a factores que son irrelevantes para la especie (James *et al.*, 1984). Grinnell también planteó que las especies deberían diferir en algunos rasgos relacionados con su adecuación para poder coexistir (idea relacionada con el principio de exclusión competitiva) y la pregunta de si las comunidades están saturadas o insaturadas con “nichos vacíos” (Chase & Leibold, 2003).

Charles Elton (1927) propuso otro uso del concepto de nicho, enfocándose al papel funcional de una especie dentro de una cadena alimenticia y su impacto en la naturaleza, es decir, de su posición trófica.

Un avance revolucionario en el concepto de nicho, fue la propuesta para definir y cuantificar el nicho de George Evelyn Hutchinson, quien definió que el nicho de una especie “es la suma de todos los factores ambientales que actúan sobre un organismo; el nicho así definido es una región de un hiper-espacio n-dimensional”. El hiperespacio fue después visualizado como un hipervolumen, compuesto por cualquier cantidad (“n”) de factores limitantes para un organismo (biológicos o fisicoquímicos, como los recursos y la temperatura), siendo el espacio ocupado en el volumen n-dimensional el rango de condiciones donde la especie puede existir (Hutchinson, 1957; Fig. 5).

Hutchinson llevó esta idea aún más lejos, pues era claro que las condiciones en las cuales la especie puede vivir por lo regular son más de las que en realidad está presente, y lo atribuyó al efecto de las interacciones con otras especies. Así fue que definió el *nicho fundamental* como todos los factores del hipervolumen n-dimensional en ausencia de otras especies, y el *nicho realizado*, como la parte del nicho fundamental a la cual está restringida la especie debido a interacciones interespecíficas. Esta propuesta se caracteriza por ser más cuantitativa que otras que hasta ese entonces se habían publicado y permitió hacer análisis teóricos explícitos y predicciones sobre la distribución de las especies, aproximación que sigue vigente hoy en día (Chase & Leibold, 2003).



**Figura 5.** Nicho hipotético de tres dimensiones bajo el hipervolumen de nicho de Hutchinson (1957). El área dentro del cubo representa el total de cada factor disponible, mientras que el volumen dentro de la esfera representa la cantidad de cada factor necesaria para la sobrevivencia de la especie, i.e., su nicho. Tomado de Chase & Leibold (2003).

Hasta Hutchinson y los trabajos desarrollados por MacArthur y colaboradores en las décadas de 1960 y 1970, donde tuvo auge la teoría del nicho ecológico, el término nicho estuvo fuertemente asociado con el de competencia, tipo de interacción a la que se le atribuía un papel principal en la interpretación de patrones en ecología de comunidades, el cual fue cuestionado por quienes sugirieron que era necesario contar con hipótesis alternativas, y específicamente de hipótesis nulas, con las cuales poder comparar los resultados (Lewin, 1983). Este enfrentamiento de enfoques y paradigmas en la

investigación que se realizaba tuvo como consecuencia que hubiera mayor enfoque hacia el estudio en escalas locales, lo que permitiría enfocarse a las interacciones y procesos con mayor rigor estadístico, disminuyendo aquellos a gran escala (Chase & Leibold, 2003).

Recientemente Chase & Leibold (2003) definieron el nicho como las “condiciones ambientales que permiten a una especie satisfacer sus requerimientos mínimos de manera que la tasa de crecimiento de una población local sea igual o mayor que su tasa de mortalidad”, e incluyen los impactos *per capita* de la especie en dichas condiciones ambientales. Esta propuesta permite tener una apreciación más dinámica de los procesos de interacción de las especies con el ambiente, aunque es difícil de aplicar en escenarios del modelado del nicho ecológico como el de esta tesis que se caracterizan por ser poco dinámicos (Araujo & Guisan, 2006).

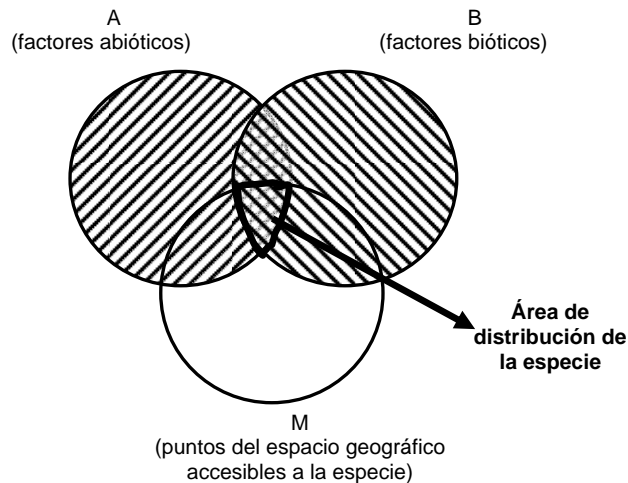
En esta tesis se hace énfasis en la aplicación del concepto de nicho ecológico a grandes escalas específicamente modelados utilizando variables abióticas, como temperatura y precipitación (scenopoéticas *sensu* Hutchinson, 1978; ver nota al pie de página 17), las cuales pueden ser de gran utilidad en la delimitación de las áreas de distribución, de aquí la relación del concepto de nicho ecológico con el de área de distribución y su aplicación a estudios en biogeografía y macroecología.

### **Operando el concepto de nicho para modelar áreas de distribución**

Como se señaló anteriormente, existen distintas definiciones y acepciones de lo que es un nicho ecológico, y cada una de estas plantea la necesidad de considerar diferentes aspectos y variables asociadas a las especies para representarlo. Esto forzosamente nos obliga a pensar en la operatividad de una definición y a elegir aquéllos elementos que nos sean de utilidad en la obtención de resultados consistentes.

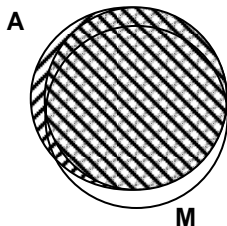
Es sabido que a determinadas escalas, existen factores del medio ambiente que afectan la distribución de las especies (Shmida & Wilson, 1985; Ricklefs & Schluter, 1993; Whittaker *et al.*, 2001; Willis & Whittaker, 2002). Soberón & Peterson (2005) proponen una clasificación de estos factores en cuatro grupos: (1) condiciones abióticas, que incluyen aspectos del clima, el ambiente físico, condiciones edáficas, etc., que imponen límites fisiológicos sobre la viabilidad de las poblaciones en un área

determinada; (2) factores bióticos, el conjunto de interacciones entre especies (positivas o negativas) que modifican la habilidad de la especie para mantener sus poblaciones y por lo tanto afectar su distribución; (3) la accesibilidad del medio, entendida como las regiones a las que la especie puede desplazarse y en la cual intervienen aspectos como la configuración del paisaje; (4) la capacidad evolutiva de las poblaciones para adaptarse a nuevas condiciones, que tiene fuertes implicaciones en las posibilidades distribucionales de las especies. “Estos factores actúan dinámicamente con distinta intensidad a diferentes escalas para producir la compleja y fluida entidad que llamamos la distribución geográfica de una especie” (Soberón & Peterson, 2005). La representación de estos factores en un diagrama de conjuntos puede resultar muy útil para interpretar el resultado de los modelos de nicho ecológico (Fig. 6).

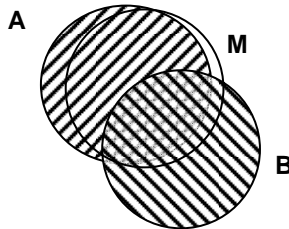


Posibles casos son:

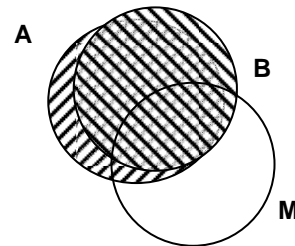
(1) El área de distribución y los nichos son iguales.



(2) Todo A es accesible y B es un área del universo que no tiene las interacciones favorables.



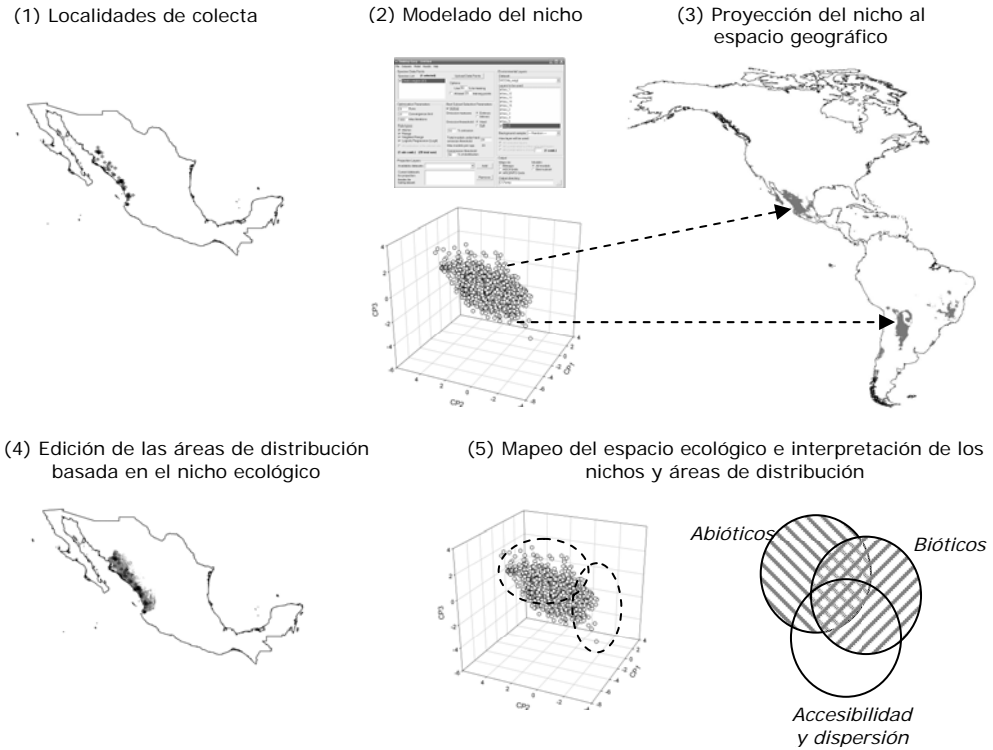
(3) No todo el lugar (M) es accesible.



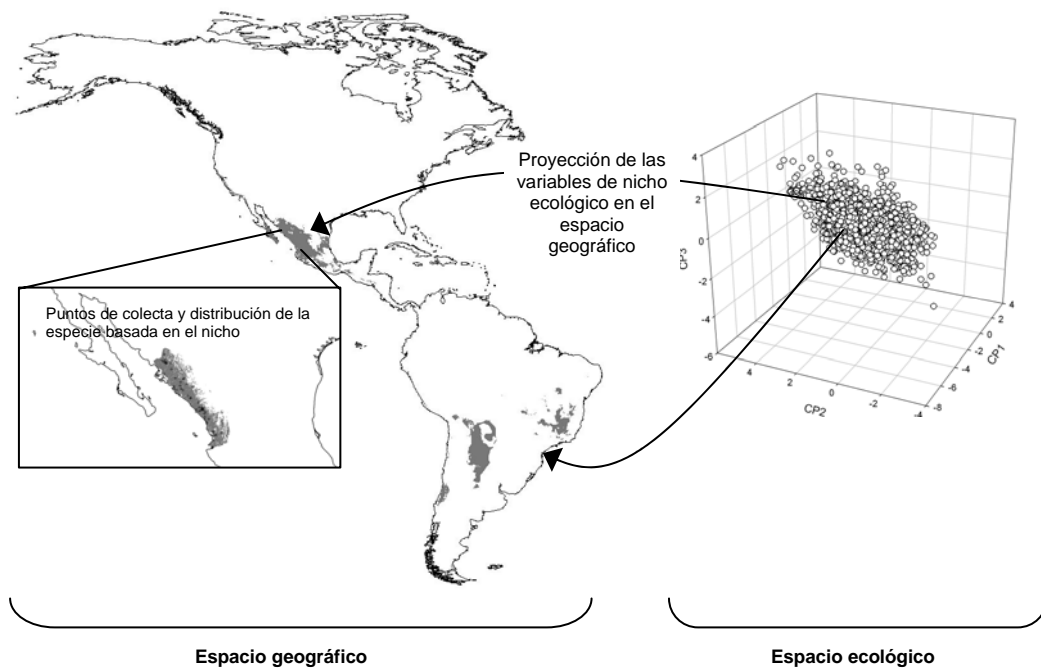
**Figura 6.** En relación al área de distribución, los modelos del nicho ecológico pueden interpretarse siguiendo las relaciones entre los principales factores que lo afectan: A = factores abióticos, B = factores bióticos y M = accesibilidad de la especie en el espacio geográfico. Se plantea que las áreas de distribución se encuentran en la intersección  $A \cap B \cap M$ . Al cambiar de escala, los componentes A, B y M tienen un peso e interpretación diferentes, lo que trae en consecuencia que exista una dinámica del nicho puesto que la localización, amplitud y sobreposición del nicho pueden cambiar a distintas escalas espacio-temporales. Modificado de (Soberón & Peterson, 2005).

Si consideramos que los nichos a partir de los cuales obtenemos las áreas de distribución de las especies se basan en variables de tipo abiótico (scenopoético; ver nota 17), es factible hablar de nichos vacíos, que no son más que conjuntos de variables pertenecientes al espacio ecológico en los cuales es posible llegar a encontrar a las especies (Jackson & Overpeck, 2000). Estaríamos entonces refiriéndonos a un nicho como hábitat (*sensu* Grinnell) y no como profesión (*sensu* Elton).

Siguiendo la interpretación de la figura 6, la relación entre el área de distribución y nicho realizado se establece en el momento en que las variables en el espacio ecológico son representadas en el espacio geográfico y editadas bajo el conocimiento de la historia natural y de la distribución de la especie en cuestión (Figs. 7 y 8). Es decir, no es lo mismo referirse al nicho ecológico que al área de distribución, pues su interpretación está dada en dos espacios diferentes, el ecológico (n dimensiones) y el geográfico, respectivamente (Fig. 8) (Soberón *et al.*, enviado; Pulliam, 2000; Pearson & Dawson, 2003). Por lo tanto, el nicho ecológico debe ser interpretado como el conjunto de las propiedades del medio ambiente (espacio ecológico) que satisfacen las necesidades de los organismos y no exclusivamente como un espacio geográfico (Figs. 6, 7 y 8). Al modelar el nicho representamos el intervalo de la variación ambiental en que sería posible encontrar a las poblaciones, es decir, un modelo de nicho ecológico representa su aproximación en las dimensiones ambientales examinadas (Phillips *et al.*, 2006) (Figs. 6, 7 y 8). Aquellas áreas que satisfacen las condiciones del nicho fundamental de una especie en relación al espacio ambiental en un momento particular, representan su distribución potencial, mientras que las áreas que la especie habita satisfacen su nicho realizado, siempre en relación a las variables ambientales utilizadas en el modelo (Jackson & Overpeck, 2000; Phillips *et al.*, 2006) (Fig. 9).

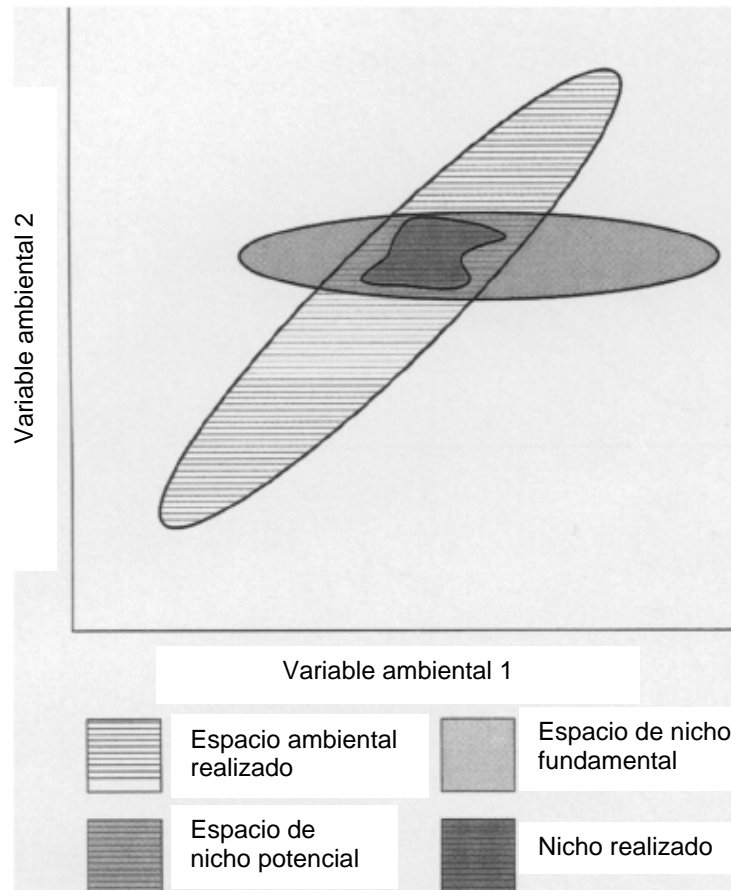


**Figura 7.** Proceso de modelado del nicho ecológico desde la selección de las localidades de colecta de la especie (coordenadas x, y), hasta su interpretación en los espacios ecológico y geográfico.



**Figura 8.** Distinción entre el espacio geográfico y el espacio ecológico en el proceso del modelado del nicho ecológico. Modificado de Soberón *et al.* (enviado).





**Figura 9.** Nichos fundamental, potencial y realizado de una especie en respuesta a dos variables ambientales. El espacio ambiental realizado comprende a las combinaciones de las dos variables que existen en un momento determinado. El espacio de nicho fundamental es la envoltura de tolerancia o sobrevivencia para una especie dentro de todo el espacio ambiental definido por las dos variables. Alguna porción del espacio del nicho fundamental pueden caer fuera del espacio del espacio del nicho realizado en un tiempo particular. La intersección entre el espacio del nicho fundamental y el espacio ambiental realizado define el espacio de nicho potencial, el cual comprende la porción del espacio ambiental realizado dentro del cual la especie puede sobrevivir y reproducirse. El nicho potencial depende de la posición del espacio ambiental realizado en un tiempo dado. El nicho realizado, la proporción del espacio ambiental en el cual las poblaciones de la especie están presentes, es un subconjunto del nicho potencial, limitado por factores bióticos y de otro tipo. Modificado de la figura 2 de Jackson & Overpeck (2000).

Aún cuando al generar un modelo, éste lograra detectar o no el nicho fundamental, las áreas predichas serán típicamente mayores que la distribución de la especie, esto puede deberse a que pocas especies podrán ocupar toda el área que satisface sus condiciones de nicho, ya sea por la presencia de barreras geográficas, interacciones bióticas, intervención humana, etc. (Pulliam, 2000; Jackson & Overpeck, 2000; Soberón & Peterson, 2005; Phillips *et al.*, 2006). El nicho fundamental de una especie consiste del conjunto de condiciones que permiten su larga sobrevivencia, mientras que el nicho realizado es un

subconjunto del nicho fundamental (*sensu* Hutchinson, 1957). Además, en el proceso de modelado se asume que las localidades de colecta provienen de poblaciones fuente y no de poblaciones sumidero (Pulliam, 1988), y por definición, entonces, las condiciones ambientales en las localidades de colecta son parte del nicho realizado de la especie (Phillips *et al.*, 2006), lo cual a muchos sugiere que los modelos del nicho que resultan de utilizar estos puntos son en realidad nichos realizados, pues es difícil interpretar que a partir de ellos se pueda obtener un nicho fundamental.

Es de esperarse que los nichos realizado y fundamental de una especie no coincidan completamente debido a que una parte de la información del nicho fundamental pudiera no darse en las localidades de colecta. Este problema se acentúa cuando las localidades de colecta se toman de un área geográfica muy pequeña, en la cual no logren darse la mayoría de las interacciones bióticas y condiciones ambientales en las que puede participar la especie (Phillips *et al.*, 2006). La pregunta que surge es qué tanto se separan los nichos fundamental del realizado, si es que pudiéramos llegar a conocerlos con precisión (Phillips *et al.*, 2006; Munguía, 2006).

### **Escalas y nicho ecológico**

Los nichos ecológico, como todos los fenómenos de la Tierra, son dinámicos, de ahí la importancia de entender cómo cambian en el tiempo y en el espacio. En una publicación sobre las respuestas de poblaciones y comunidades de plantas a cambios ambientales en el Cuaternario tardío, Jackson & Overpeck (2000) describen algunas hipótesis de cómo se esperaría que los nichos ecológicos fundamental y realizado, definidos por dos variables ambientales en dos tiempos, podrían cambiar en el espacio. El análisis que realizan es muy útil para entender que hay distintas formas de respuesta biótica a cambios ambientales. Entre estos están que las poblaciones: (1) se mantengan ocupando los mismos sitios, (2) tengan un movimiento local sobre un gradiente ambiental (elevación, suelo), (3) migren y colonicen a mayores distancias desapareciendo del territorio de ocupación original, o (4) se extingan localmente y que no puedan colonizar nuevos territorios, lo que resulta en una contracción de su rango de ocupación. Estas respuestas dependen de las adaptaciones de las especies (restricciones filogenéticas), de cómo son sus ciclos de vida y de su capacidad de desplazamiento a otros sitios, y también de qué

tan amplios y variables son sus nichos fundamentales con respecto al cambio en las condiciones ambientales a lo largo del tiempo. Este análisis también depende de nuestra capacidad de percibir los patrones y procesos en escalas de tiempo humanos, comparado con fenómenos tectónicos y climáticos en una ventana temporal mucho más amplia ( $10^3$ - $10^4$  años). Por ejemplo, la mayoría de las especies de plantas para las que se tienen datos fósiles, han tenido cambios en su área de distribución durante los pasados 25,000 años (Jackson & Overpeck, 2000).

Dado que el nicho es una propiedad emergente de las poblaciones o de las especies (asumiendo que la especie es la suma de sus poblaciones<sup>2</sup>), esta característica está en constante cambio. Los cambios temporales del nicho pueden considerarse en dos niveles: (1) cambios a corto plazo o en escala ecológica (durante la vida de un individuo o en pocas generaciones) (Jaksic, 2001), y (2) cambios a largo plazo o escala evolutiva, a través de muchas generaciones (Jackson & Overpeck, 2000; Peterson *et al.*, 1999). Entonces, el nicho realizado debe concebirse como un hipervolumen pulsante n-dimensional, rodeado del hipervolumen correspondiente al nicho fundamental. Algunas exploraciones dentro de los mecanismos de evolución del nicho han sugerido que los nichos tienden a permanecer relativamente constantes sobre escalas de tiempo evolutivo (Peterson *et al.*, 1999).

A distintas escalas el volumen del nicho cambia de aspecto y puede adquirir distintos valores dependiendo de la importancia de las variables a una escala particular (Soberón & Peterson, 2005; Soberón *et al.*, enviado), así, para la estimación del nicho a una escala geográfica pequeña (local), puede tener relevancia el microhábitat, pero a escalas geográficas grandes (regional) esta característica pasa desapercibida y son otros los factores que adquieren importancia para explicar sus límites. El modelado del nicho es dependiente de la escala y por lo tanto también lo son las variables con las que se modele (Figs. 6 y 9). Phillips *et al.* (2006) señalan que en las variables ambientales usadas para modelar puede haber implícitos algunos supuestos ecológicos, y por lo tanto su selección requiere cuidado: (1) debe haber una correspondencia temporal entre localidades y variables ambientales, y (2) las variables deben afectar la distribución de la

---

<sup>2</sup> Esta visión deriva en la “teoría del nicho ecológico”, que trata sobre la descripción del nicho como un hipervolumen en donde existe la combinación de nociones de teoría de conjuntos, con aspectos autoecológicos de las especies –de adecuación biológica– (Jaksic, 2001).

especie en la escala relevante, determinado por la resolución (extensión y grano). Así, por ejemplo, las variables de clima (temperatura y precipitación) son apropiadas a escalas globales y medias, las variables topográficas (elevación y aspecto) pueden afectar la distribución a escalas medias, y variables de uso de suelo (coberturas de vegetación) afectan la distribución de las especies en micro escalas (Phillips *et al.*, 2006).

El nicho ecológico ha sido estudiado en una gran gama de escalas. Por ejemplo, Grinnell & Swarth (1913) se refirieron a la necesidad de conocer el área de distribución de una especie para enfatizar la importancia que tiene identificar sus requerimientos ecológicos (fisiológicos y de microhábitat), sin que necesariamente caigamos en un razonamiento tautológico en el momento en que pretendemos conocer el área de distribución a través de la modelación del nicho ecológico, como se ha descrito anteriormente. Sin embargo, la aplicación y estudio del nicho ecológico ha sido más en el contexto ecológico de escalas reducidas (Chase & Leibold, 2003), y actualmente se ha ampliado a escalas más gruesas, sobre todo con la aplicación de modelos de nicho ecológico (Jackson & Overpeck, 2000; Soberón & Peterson, 2005; Soberón *et al.*, enviado; Araujo & Guisan, 2006), como es el caso de esta tesis.

En resumen, este capítulo rescata la pertinencia de acudir a la literatura que se ha publicado sobre el tema, pues sabemos que el concepto de nicho ecológico es complejo y que las interpretaciones son muchas y en una vasta gama de escalas de estudio. De aquí se desprende la importancia de ser consistentes en el uso de la definición del concepto, o en su caso de la síntesis de algunas de ellas. Si bien la aportación de Hutchinson (1958) en el tema ha sido muy importante, se ha visto que puede haber diferentes aproximaciones a lo que denominó nicho fundamental y realizado, sin que necesariamente las diferencias en el aprovechamiento de los recursos en una comunidad se deban atribuir a las interacciones interespecíficas pasadas o presentes. Un ejemplo está en el trabajo de James *et al.* (1984), quienes sugieren que una aproximación más adecuada del nicho fundamental puede hacerse a través de la visión de Grinnell, cuyo objetivo es entender a las poblaciones en términos de los recursos que limitan la distribución y abundancia de una especie en todo su rango geográfico; y la cual considera más situaciones para explicar la variación geográfica en el uso de los recursos, no exclusivamente de interacciones interespecíficas (división de los recursos en especies

coexistentes) sino también a la variación de factores geográficos que pueden ser irrelevantes a la especie. Finalmente, este puede ser un punto de partida para integrar la información que se tiene hasta este momento y al mismo tiempo proponer enfoques que permitan relacionar lo que sucede si el tratamiento consiste de distintas escalas de espacio y tiempo, como explicar el gradiente latitudinal de la riqueza de especies (Allen & Gillooly, 2006).

## Referencias

- Allen, P.A. & Gillooly, J.F. (2006) Assessing latitudinal gradients in speciation rates and biodiversity at the global scale. *Ecology Letters*, **9**, 947–954.
- Araujo, M.B. & Guisan, A. (2006) Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, **33**, 1677-1688.
- Argaez, J.A., Christen, J.A., Nakamura, M. & Soberón, J. (2005) Prediction of potential areas of species distributions based on presence-only data. *Environmental and Ecological Statistics*, **12**, 27-44.
- Brown, J.H. (2003) *Macroecología*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Brown, J.H., Stevens, G.C. & Kaufman, D.M. (1996) The geographic range: Size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**, 597-623.
- Chase, J.M. & Leibold, M.A. (2003) *Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Costa, J., Peterson, A.T. & Beard, C.B. (2002) Ecological niche modeling and differentiation of populations of *Triatoma brasiliensis* Neiva, 1911, the most important Chagas disease vector in northeastern Brazil (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *American Journal of Tropical Medicine & Hygiene*, **67**, 516-520
- Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L.G., Loiselle, B.A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J.McC.M., Peterson, A.T., Phillips, S.J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R.E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M.S. & Zimmermann, N.E. (2006) Novel

- methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, **29**, 129-151.
- Elton, C. (1927) *Animal ecology*. Sidwick and Jackson, London.
- Gaston, K.J. (1994) *Rarity*. Chapman and Hall, London.
- Grinnell, J. (1914) An account of the mammals and birds of the Lower Colorado Valley with especial reference to the distributional problems presented. *University of California Publication in Zoology*, **12**, 51-294.
- Grinnell, J. (1917) The niche relationships of the California Thrasher. *Auk*, **34**, 427-433.
- Grinnell, J. (1924) Geography and evolution. *Ecology*, **5**, 225-229.
- Grinnell, J. & Swarth, H. (1913) An account of the birds and mammals of the San Jacinto area of Southern California. *University of California Publications in Zoology*, **10**, 197-406.
- Guisan, A & Zimmerman, N.E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, **135**, 147–186.
- Guisan, A. & Thuiller, W. (2005) Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, **8**, 993-1009.
- Hirzel, A.H., Hausser, J., Chessel, D. & Perrin, N. (2002) Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology*, **83**, 2027-2036.
- Howell, S.N.G. & Webb, S. (1995) *A guide to the birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford University Press. 851.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding Remarks. Cold Spring Harbor Symposium in Quantitative Biology, **22**, 415-427.
- Hutchinson, G.E. (1978). *Introduction to population ecology*. Yale University Press. 271 p.
- Jackson, S.T. & Overpeck, J.T. (2000) Responses of plant populations and communities to environmental changes in the late Quaternary. *The Paleontological Society*, **26**, 195-220.
- Jaksic, F. (2001) *Ecología de comunidades*. Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago.

- James, F.C., Johnston, R.F., Wamer, N.O., Niemi, G.J. & Boecklen, W.J. (1984) The grinnellian niche of the Wood Thrush. *The American Naturalist*, **124**, 17-47.
- Johnson, R.H. (1910) *Determinant evolution in the color pattern of the lady-beetles*. Carnegie Institution of Washington, Washington.
- Lewin, R. (1983) Santa Rosalia was a goat. *Science*, **221**, 636-639.
- Liu, C., Berry, P.M., Dawson, T.P. & Pearson, R.G. (2005) Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, **28**, 385-393.
- Munguía-Carrara, M. (2006) *Relación entre el área de distribución y nicho ecológico: implicaciones ecológicas en los mamíferos endémicos de México*. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, UNAM, México, D. F.
- Pearson, R.G. & Dawson, T.P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 361-371.
- Peterson, A.T. & Vieglais, D.A. (2001) Predicting species invasions using ecological niche modeling. *BioScience*, **51**, 363-371.
- Peterson, A.T. (2003) Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *Quarterly Review of Biology*, **78**, 419-433
- Peterson, A.T., Soberon, J., & Sanchez-Cordero, V. (1999) Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, **285**, 1265-1267.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190**, 231-259.
- Pulliam, H.R. (1988) Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, **132**, 652-661.
- Pulliam, H.R. (2000) On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, **3**, 349-361.
- Rapoport, E.H. (1975) *Areografía. Estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica, México, D.F. 214 p.
- Rapoport, E.H. & Monjeau, J.A. (2003) Aerografía. Pp. 23-30. En: Llorente-Bousquets, J. & J. J. Morrone (eds.) *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Las Prensas de Ciencias, México, D.F..

- Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (1993) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Schoener, T.W. (1989) The ecological niche. *Ecological concepts. The contributions of Ecology to an understanding of the natural world*. (ed. Cherrett, J.M.) Blackwell Science Pub.
- Segurado, P. & Araujo, M.B. (2004) An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography*, **33**, 1555-1568.
- Shmida, A. & Wilson, M.V. (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, **12**, 1-20.
- Soberón, J. & Peterson, T. (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, **2**, 1–10.
- Soberón, J., Eaton, M., Menon, S. & Peterson, A.T. (enviado) Methods for measuring environmental niches to estimate geographical distribution of species. *Ecography*.
- Stockwell, D.R.B., & Noble, I.R.. (1992) Induction of sets of rules from animal distribution data: A robust and informative method of analysis. *Mathematics and Computers in Simulation*, **33**, 385-390.
- Stockwell, D.R.B., & Peters, D.P. (1999) The GARP modelling system: Problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographic Information Systems*, **13**, 143-158.
- Udvardy, M.D.F. (1969) *Dynamic zoogeography. With special reference to land animals*. Van Nostrand Reinhold Company. N.Y. 445 pp.
- Whittaker, R.J., Willis, K.J., & Field, R. (2001) Scale and species richness: toward a general hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, **28**, 453–470.
- Willis, K.J. & Whittaker, R.J. (2002) Species diversity-scale matters. *Science*, **295**, 1245-1248.



## Capítulo 2

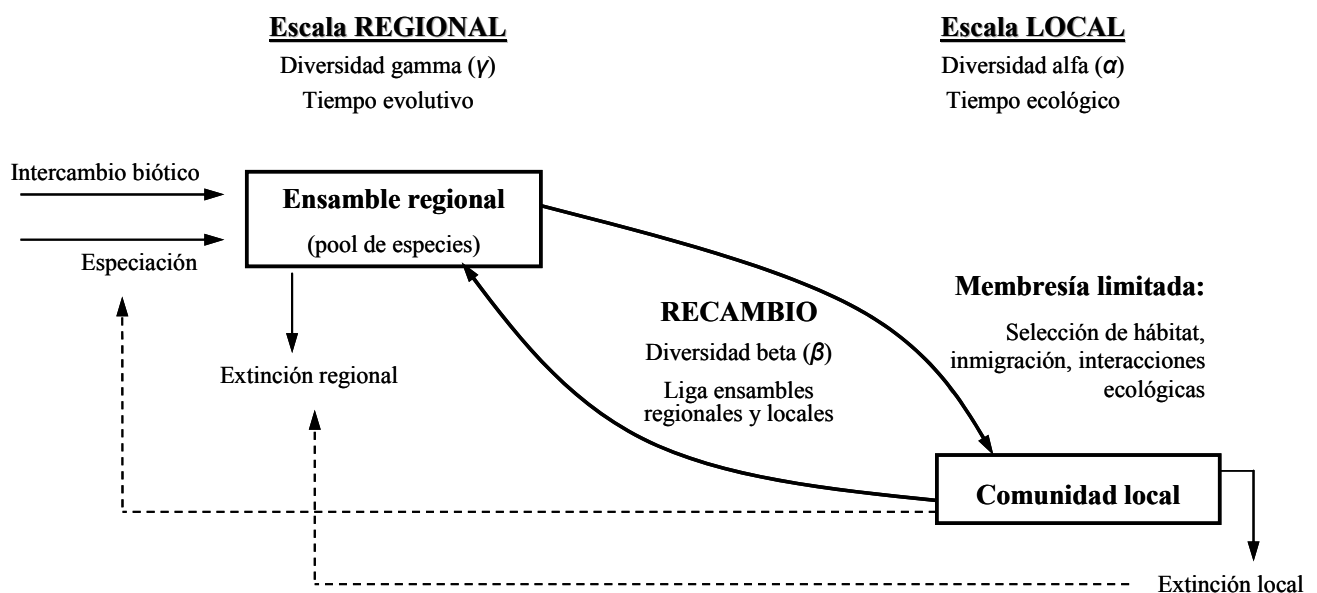
### Diversidades alfa, beta y gamma

#### Introducción

Los conceptos de diversidad alfa, beta y gamma se han convertido en el estándar del vocabulario actual para comparar la diversidad a distintas escalas (Brown & Sax, 2004). Whittaker (1960, 1972) fue quien utilizó estos términos con un trabajo teórico para caracterizar los cambios en la diversidad en un gradiente dentro y entre comunidades. Su postulado fue que la riqueza total de especies en una región (diversidad gamma;  $\gamma$ ), podría separarse en dos componentes: uno local equivalente a la riqueza de comunidades individuales (diversidad alfa;  $\alpha$ ), y otro correspondiente al recambio relativo de la composición de especies entre comunidades (diversidad beta;  $\beta$ ) (Schluter & Ricklefs, 1993). Esta relación la expresó como  $\gamma = \bar{\alpha} \cdot \beta$ , la cual hace explícita la conexión entre la de la riqueza local y la regional (Cornell & Lawton, 1992; Schluter & Ricklefs, 1993), y a partir de este y otros estudios sobre diversidad, se estableció la importancia de identificar a  $\alpha$  y  $\beta$  como componentes de toda la diversidad (Wilson & Shmida, 1984).

Típicamente se ha asociado a  $\alpha$  como la riqueza de especies de ensambles con interacciones ecológicas como la competencia, la depredación y otras interacciones bióticas y abióticas, mientras que  $\gamma$  usualmente se aplica a los ensambles de especies a escala regional, afectados por especiación y dispersión. Sin embargo, las comunidades locales también son afectadas por los procesos a nivel regional (Ricklefs, 1987), y es aquí donde de manera importante entra el concepto de beta, que es precisamente el factor que relaciona a las comunidades de especies a ambas escalas (Fig. 1). La diversidad beta, referida de aquí en adelante sólo como beta, es la diferencia entre la diversidad promedio de comunidades locales y la diversidad de la región en que están inmersas (Loreau, 2000; ver Koleff *et al.*, 2003). Los cambios en beta y los factores que la afectan, por lo tanto, resultan en un tema fascinante para plantear hipótesis y entender la relación entre la riqueza de especies de lo local y lo regional (e.g., Schluter & Ricklefs, 1993; Whittaker, 2001; Arita & Rodríguez, 2002; Rodríguez, 2006). Existe una gran cantidad de medidas de beta que difieren en comportamiento y utilidad de acuerdo con los objetivos del

estudio (Wilson & Shmida, 1984; Koleff *et al.*, 2003). También es interesante constatar que, como el nicho, beta es un concepto que se ha definido de muy variadas formas, muchas de las cuales se traslapan (Koleff, 2005), tales como: recambio a través de gradientes, recambio espacial, una medida de diferencia entre muestras, distancia ecológica, una función del cambio de hábitat, el grado en que las distribuciones de especies se traslapan, complementariedad en la composición de las especies, algunas de ellas más exploradas que otras.



**Figura 1.** Relación entre los procesos y patrones regionales y locales que determinan la composición de la diversidad de las comunidades y ensambles de especies (modificado de Arita & Rodríguez, 2003; Fig. 3), y se complementa al explicar que hay distintos factores que afectan la composición de las comunidades desde la perspectiva de las diversidades alfa, beta y gamma, como son la riqueza de especies, la escala espacial, el ambiente y la ocupación de las especies (Koleff, 2005).

En el contexto del análisis espacial, es común referirse a los dos componentes de la escala, grano (*grain*; unidad de área mínima de estudio) y extensión (*extent*; área total estudiada), en relación a lo local y lo regional, respectivamente. En el contexto ecológico y biogeográfico, podemos utilizar el término comunidades para referirnos a los conjuntos de especies a nivel local, y el de ensambles para conjuntos de especies a nivel regional (Arita & Rodríguez, 2003). Hay que aclarar que la definición de la escala es arbitraria y varía mucho entre estudios; por esta razón, debe hacerse explícito qué componentes de la escala cambian cuando se realizan los análisis de diversidad, pues los objetivos e

interpretación de los resultados son diferentes dependiendo de la región (extensión) y el tamaño de los sitios (grano) de estudio.

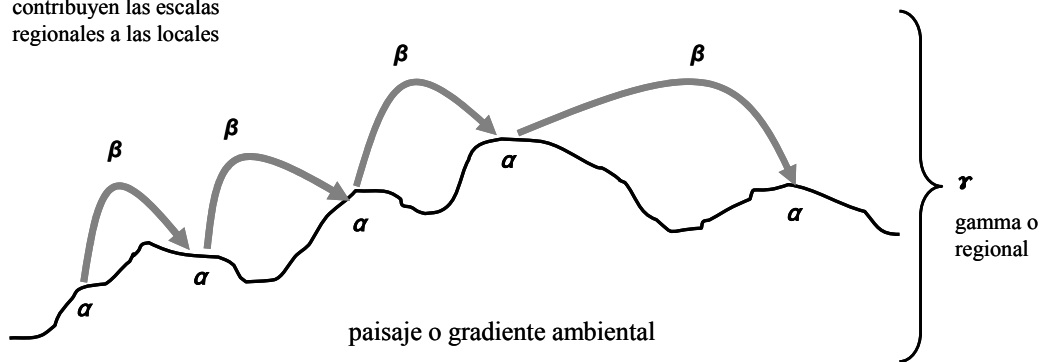
Hay dos propuestas para analizar la partición de la diversidad total de una región ( $\gamma$ ) en sus dos componentes, el local ( $\alpha$ ) y aquel entre comunidades o sitios ( $\beta$ ), que son la proporción multiplicativa de Whittker (1960, 1972) en la cual  $\gamma = \bar{\alpha} \cdot \beta$ , y la propuesta aditiva de Lande (1996) (ver Veech *et al.* 2002), en la que  $\gamma = \bar{\alpha} + \beta$  (Fig. 2).

(a)

Multiplicativo

$$r = a \cdot \beta$$

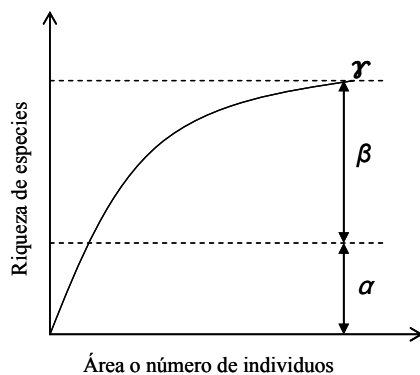
$\beta$  = recambio; qué tanto contribuyen las escalas regionales a las locales



(b)

Aditivo

$$r = \alpha + \beta$$



**Figura 2.** Representación de las definiciones de la partición de la diversidad regional ( $\gamma$ ) en sus componentes local ( $\alpha$ ) y de las especies que no están en el componente local que son necesarias para alcanzar la riqueza total ( $\beta$ ). (a) La propuesta multiplicativa de Whittaker (1960, 1972), definida en un gradiente ambiental y (b) la propuesta aditiva de Lande (1996) (ver Veech *et al.* 2002).

En esta tesis se utiliza la primera propuesta, que tiene la ventaja de poder interpretarse de manera directa con las áreas de distribución promedio de las especies en la región de estudio (que equivaldría al promedio de las unidades de muestreo ocupados por la especie): el inverso de beta equivale al promedio proporcional de las áreas de distribución en la región de estudio (Routledge, 1977; Schluter & Ricklefs, 1993). A la propuesta de Lande (1996), por otro lado, se le atribuye la ventaja de que las diversidades  $\bar{\alpha}$ ,  $\beta$  y  $\gamma$  tienen las mismas unidades (número de especies), mientras que en la fórmula multiplicativa beta carece de unidades (dependiendo de cómo se estandaricen los parámetros  $\bar{\alpha}$  y  $\gamma$ , ver más adelante). Sin embargo, la ventaja de utilizar una u otra aproximación para analizar la partición de la diversidad y sobre la relación entre ambas, es un debate vigente (Loreau, 2000; Ricotta, 2005).

El propósito de este capítulo es el de desglosar e interpretar la relación de Whittaker a partir de una matriz de presencias-ausencias, y también comentar las diferencias de esta aproximación con la cada vez más utilizada fórmula aditiva de la partición de la diversidad.

### Derivación de la relación de Whittaker

Considérese una región dividida en  $i = 1, 2, 3, \dots, h$  diferentes sitios de la misma resolución, ocupada por  $j = 1, 2, 3, \dots, S$  especies, información que se resume en una matriz de presencias-ausencias, denotando por  $\delta_{ij} = 1$  si la especie está presente, o  $\delta_{ij} = 0$  si ausente (Fig. 3; ver también el apéndice de Arita & Rodríguez, 2004).

|          |            | $J_1 \dots J_n$ |            |     |            |                |
|----------|------------|-----------------|------------|-----|------------|----------------|
|          |            | $sp\_1$         | $sp\_2$    | ... | $sp\_S$    | $\Sigma$       |
| $i_1$    | $sitio\_1$ | 0               | 1          | ... |            | $\alpha_1$     |
| $\vdots$ |            |                 |            |     |            |                |
| $i_n$    | $sitio\_2$ | 1               | 0          | ... |            | $\alpha_2$     |
|          | ...        | ...             | ...        |     |            |                |
|          | $sitio\_h$ |                 |            |     |            | $\alpha_n$     |
| $\Sigma$ |            | $\omega_1$      | $\omega_2$ |     | $\omega_n$ | $\Sigma\Sigma$ |

**Figura 3.** Matriz de presencia (1) o ausencia (0) de las especies en los sitios de estudio, base para cualquier análisis de diversidad. La escala espacial a la que se realiza el estudio determina el tamaño (área) de los sitios. El total de sitios representan la región de estudio.

El número de especies en cada sitio es:

$$\alpha_i = \sum_{j=1}^S \delta_{ij} \quad (1)$$

y el número promedio de especies en toda la región es:

$$\bar{\alpha} = \frac{1}{h} \sum_{i=1}^h \sum_{j=1}^S \delta_{ij} \quad (2)$$

La ocupancia de cada especie es:

$$\omega_j = \sum_{i=1}^h \delta_{ji} \quad (3)$$

y la ocupancia promedio de las especies en la región es:

$$\bar{\omega} = \frac{1}{S} \sum_{j=1}^S \sum_{i=1}^h \delta_{ji} \quad (4)$$

Aquí se ve que la suma del de las fórmulas (2) y (4) son iguales, pues son el total de unos en la matriz. Utilizando esta igualdad, despejamos la relación de las ambas fórmulas y tenemos:

$$\bar{\alpha}h = \bar{\omega}S, \text{ y } S = \frac{\bar{\alpha}h}{\bar{\omega}} \quad (5)$$

Haciendo la relación de la fórmula (5) con fórmula de Whittaker (1972), se puede ver que  $\beta = \frac{h}{\bar{\omega}}$ , la relación del número de sitios sobre el promedio de sitios ocupados por las especies en la región (Schluter & Ricklefs, 1993). Los valores de  $\beta$  van desde 1, cuando todas las especies están presentes en todos los  $h$  sitios, hasta  $h$  cuando cada especie utiliza un sólo sitio. El inverso de beta ( $\beta^{-1} = \frac{\bar{\omega}}{h}$ ) tiene la interpretación directa de equivaler al promedio del número de sitios proporcional ocupados por todas las especies ( $\bar{\omega}^*$ , ver más adelante) (Routledge, 1977; Schluter & Ricklefs, 1993), lo cual tiene la ventaja de permitir una interpretación de los resultados con algo tan elemental en

estos estudios como lo es el área promedio de distribución. Lo anterior fue conceptualizado por Schluter & Ricklefs (1993) y tiene la ventaja de hacer más explícito que la diversidad regional depende del número de sitios, la diversidad local y el factor de ocupancia (asociado a  $\beta$ ) (Soberón & Rodríguez, ideas y conceptos no publicados). Si se deriva de esta forma,  $\beta$  carece de unidades (se cancelan las unidades de área o sitios de la ocupancia), sin embargo, si se desea que  $\beta$  tenga unidades, entonces  $\gamma = h(\text{área}) \cdot \bar{\alpha} \cdot \beta(1/\text{área})$ , donde  $\beta$  tiene unidades de  $\text{área}^{-1}$ . La desventaja es que incrementando el área, el valor de  $\beta$  debe declinar como un artefacto aritmético. En consecuencia, incluimos  $h$  como un factor normalizador en la definición de  $\beta$ . Es fácil observar que  $\alpha$  se obtiene tomando el promedio del número de distribuciones que se sobrelapan en distintos sitios. Por otro lado,  $\beta$  se obtiene a través de la proporción del número de sitios que la distribución de una especie ocupa y tomando el promedio. En este sentido el dato básico que necesitamos es el área de distribución de las especies.

Según este razonamiento, las características de la riqueza de especies en la región,  $\bar{\alpha}$  y  $\beta$ , dependen de los marginales (totales) de los renglones ( $\alpha_1 \dots \alpha_n$ ) y las columnas ( $\omega_1 \dots \omega_n$ ).

Al estandarizar las fórmulas (2) y (4) por el número de especies y sitios, respectivamente, tenemos que:

$$\bar{\alpha}^* = \frac{\bar{\alpha}}{S} = \frac{1}{hS} \sum \sum \equiv \bar{\omega}^* = \frac{\bar{\omega}}{h} = \frac{1}{Sh} \sum \sum$$

donde  $\bar{\alpha}^*$  y  $\bar{\omega}^*$  denotan a la alfa promedio y la omega promedio estandarizadas, respectivamente. Este valor corresponde al área de ocupación de la especie  $j$  medido como el número de cuadros en el cual ocurre proporcionalmente al total de cuadros dentro de la región. Si los cuadros son cada vez más pequeños de modo que  $h \rightarrow \infty$ ,  $\bar{\omega}^*$  es el rango de la especie  $j$  proporcional al total del área de la región, y  $\bar{\alpha}^*$  se convierte en la riqueza de punto promedio regional (*average regional point species diversity*, RPD) de la región (Arita & Rodríguez, 2004).

## La fórmula aditiva de beta

Actualmente se ha despertado gran interés en la utilización de la fórmula aditiva de beta, una idea originalmente utilizada por MacArthur (1966) y Levins (1968), y retomada por Lande (1996) en el contexto de las diversidades  $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\gamma$  de Whittaker (Veech *et al.*, 2002). Lo que se propone con esta relación es que el número de especies total de una región puede separarse en dos componentes, por un lado la riqueza promedio dentro de las muestras ( $\bar{\alpha}$ ), y por el otro la diferencia de esta con respecto al total de especies ( $\gamma$ ), es decir, el complemento (promedio del número de especies) de la diversidad entre muestras, equivale a  $\beta$  ( $\gamma = \bar{\alpha} + \beta$ ) (Fig. 2b). El principal argumento a favor del uso de esta forma de separar la diversidad total de un sitio es que  $\bar{\alpha}$  y  $\beta$  tienen las mismas unidades (número de especies), lo cual no ocurre en la fórmula multiplicativa (Loreau, 2000; Veech *et al.*, 2002).

Una pregunta interesante, sin embargo, radica en identificar y entender la relación entre las expresiones aditiva y multiplicativa, pues finalmente ambas expresan la diferencia entre el promedio de la riqueza dentro de las comunidades y la diversidad en una región. En una nota reciente, Ricotta (2005) concluye que ambos modelos de la descomposición de la diversidad, el aditivo y multiplicativo, son complementarios más que competitivos y que no son esencialmente diferentes. Esto lo expresa en términos de la concavidad del índice que se utilice para medir la diversidad. “Concavidad implica que la diversidad total de un conjunto de sitios no debe ser menor que la diversidad promedio dentro de los sitios” (Ricotta, 2005, p. 224). En el caso de que el índice para medir diversidad sea cóncavo, ambos modelos permiten la descomposición de la diversidad en un diseño de muestreo anidado; en la fórmula aditiva la  $\beta$  tiene las mismas unidades que  $\bar{\alpha}$  y  $\gamma$ , y en la multiplicativa  $\beta$  guarda la relación inversa de la similitud de la comunidad (del promedio de las áreas de distribución) (Ricotta, 2005). Para dos sitios, esto significa que la diversidad del conjunto debe ser mayor que el promedio entre ellos. Esto es cierto si la medida de diversidad es la riqueza de especies: el conjunto de los dos sitios no puede tener menos especies que el promedio de las dos. Sin embargo, teóricamente es posible que existan medidas de diversidad que no sean cóncavas. Finalmente, Ricotta (2005) señala que en ambos modelos, la  $\beta$  es una cantidad sin un

significado ecológico autocontenido, debido a que es una medida del exceso de  $\gamma$  con respecto a la  $\bar{\alpha}$ , y que por lo tanto, tomar el exceso de  $\gamma$  con respecto a  $\bar{\alpha}$  puede no ser la forma más propicia de medir la diversidad entre comunidades. Ante esta afirmación, sin embargo, habría que recuperar la interpretación de beta como el inverso del promedio de las áreas de distribución, lo cual tiene mucho sentido ecológico y biogeográfico, por lo que es necesario seguir explorando las cualidades de esta interpretación a las distintas escalas de análisis.

Nuevas propuestas para el análisis de la diversidad a partir de la matriz de presencias-ausencias, muestran que la información extraída a partir de los marginales, correspondiente a los valores de  $\bar{\alpha}$  y  $\bar{\omega}$  como se mostró en este capítulo, es apenas una forma muy simple de explotar la información contenida en la matriz (Arita *et al.*, enviado). La explicación es sencilla: existen muchos arreglos dentro de una matriz que podrían generar las mismas sumatorias en los marginales. Esto implica que se está perdiendo información precisamente del arreglo interno (de la relación espacial) de la matriz que es valiosa para el análisis de las distribuciones de las especies.

## Referencias

- Arita, H., Christen, J.A., Rodríguez, P. & Soberón, J. (enviado) Patterns of species richness and range size: Mathematical and biological constraints. *Global Ecology and Biogeography*
- Arita, H.T. & Rodríguez, P. (2002) Geographic range, turnover rate and the scaling of species diversity. *Ecography*, **25**, 541-550.
- Arita, H.T. & Rodríguez, P. (2003) Ecología geográfica y Macroecología. Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. (ed. por J. Llorente Bousquets & J.J. Morrone) pp. 63-80. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Arita, H.T. & Rodríguez, P. (2004) Local-regional relationships and the geographical distribution of species. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 15-21.
- Brown, J.H. & Sax, D.F. (2004) Gradients in species diversity: Why are there so many species in the Tropics? *Foundations of biogeography: Classic papers with*



- commentaries* (ed. por M.V. Lomolino, D.F. Sax, & J.H. Brown) pp. 1145-1154. The University of Chicago Press, Chicago.
- Cornell, H.V. & Lawton, J.H. (1992) Species interactions, local and regional processes, and the limits of richness of ecological communities: A theoretical perspective. *The Journal of Animal Ecology*, **61**, 1-12.
- Koleff, P., Gaston, K.J., & Lennon, J.J. (2003) Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 367-382.
- Koleff, P. (2005) Conceptos y medidas de diversidad beta. En: Halffter, G., Soberón, J., Koleff, P. & Melic, A. (eds.). *Sobre diversidades biológicas: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. m3m: Monografías Tercer Milenio, vol. 4, Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA), Zaragoza. pp. 19-40.
- Lande, R. (1996) Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* **76**: 5-13.
- Levins, (1968) *Evolution and changing environments: some theoretical explorations*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Loreau, M. (2000) Are communities saturated? On the relationship between  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  diversity. *Ecology Letters*, **3**, 73-76.
- MacArthur, R., Recher, H. & Cody, M. (1966) On the relation between habitat selection and species diversity. *The American Naturalist*, **100**, 319-332.
- Ricklefs, R.E. (1987) Community diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science*, **235**, 167-171.
- Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (1993) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Ricotta, C. (2005) On hierarchical diversity decomposition. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 223-226.
- Rodríguez, P. (2006) Escalas, diversidad beta y áreas de distribución de los mamíferos de américa del norte. Tesis doctoral, Instituto de Ecología, UNAM.
- Routledge (1977) On Whittaker's components of diversity. *Ecology*, **58**, 1120-1127.
- Schluter, D. & Ricklefs, R.E. (1993) Species diversity: an introduction to the problem. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical*

- perspectives* (ed. por R.E. Ricklefs y D. Schluter) pp. 1-10. The University of Chicago Press, Chicago.
- Veech, J.A., Summerville, K.S., Crist, T.O. & Gering, J.C. (2002) The additive partitioning of species diversity: Recent revival of an old idea. *Oikos*, **99**, 3-9.
- Whittaker, R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, **30**, 279-338.
- Whittaker, R.H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, **21**, 213-251.
- Whittaker, R.J., Willis, K.J., & Field, R. (2001) Scale and species richness: Towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, **28**, 453-470.
- Wilson, M.V. & Shmida, A. (1984) Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology*, **72**, 1055-1064.

## Capítulo 3

### Scale-dependency of diversity components estimated from primary biodiversity data and distribution maps<sup>1</sup>

### *Dependencia en escala de los componentes de la diversidad estimados a partir de datos primarios de biodiversidad y mapas de distribución*

Andrés Lira-Noriega<sup>(1)</sup>

Jorge Soberón<sup>(2)\*</sup>

Adolfo G. Navarro-Sigüenza<sup>(3)</sup>

Yoshinori Nakazawa<sup>(2)</sup>

A. Townsend Peterson<sup>(2)</sup>

(1) Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 México, DF, México.

(2) Natural History Museum and Biodiversity Research Center, University of Kansas, Lawrence KS USA 66045.

(3) Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 México, DF, México.

(\*)Corresponding author: [jsoberon@ku.edu](mailto:jsoberon@ku.edu)

---

<sup>1</sup> Manuscrito aceptado en *Diversity and Distributions*.

## **Abstract**

Different sources of information about biodiversity may lead to unrealistic or biased estimation of its components, with different patterns according to the scale of analysis. In this study, we analyze patterns of species richness at the local (average alpha) and regional (gamma) scales, and the relationship between them (Whittaker's beta), in central Mexico, using as a source of data for the species' distributions: (1) museum specimen occurrence data for birds, and (2) distribution maps based on ecological niche models developed and refined by experts. We performed analyses at five spatial resolutions ( $1/32^\circ$ - $1/2^\circ$ ). Scale changes (grain and extent) affected significantly the estimates of average alpha, gamma, and beta. Use of raw occurrence data versus distribution maps yielded contrasting results, with raw data underestimating alpha and overestimating beta, as functions of area. As regards species-area relationships, our results suggest a natural decomposition of factors into an area-invariant component (related to alpha), and an area dependent factor (related to beta). Most of our results are maintained in a null model that randomizes occurrences without changing observed range-size distributions. From this result we argue that average alpha and Whittaker's beta capture little information about the spatial covariation of species distribution patterns.

**Keywords:** alpha diversity, beta diversity, gamma diversity, species richness, species-area relationship, ecological niche modeling, geographic range, null models.

## **Resumen**

Diferentes fuentes de información sobre biodiversidad pueden conducirnos a estimaciones de sus componentes de manera no realista o sesgada, con patrones diferentes de acuerdo con la escala de análisis. En este estudio se analizaron patrones de la riqueza de especies a escala local (alfa promedio) y regional (gamma), y la relación entre estas (beta de Whittaker), en una región de México central, utilizando como fuentes de la información de la distribución de las especies: (1) datos de localidades de colecta de especímenes de museo para aves, y (2) mapas de distribución basados en modelos de nicho ecológico generados y editados por expertos. Se hicieron análisis a cinco resoluciones espaciales ( $1/32^\circ$ - $1/2^\circ$ ). Cambios en la escala (grano y extensión) afectan

significativamente los estimados de alfa promedio, gamma y beta. El uso de datos de presencia versus mapas de distribución generan resultados contrastantes, siendo que los datos de localidades de colecta subestiman alfa y sobreestiman beta, como funciones del área. Con respecto a las relaciones especies-área, estos resultados sugieren una descomposición natural de los factores en un componente área invariante (relacionado a alfa), y un factor área dependiente (relacionado a beta). La mayoría de los resultados se mantienen en un modelo nulo que aleatoriza las presencias sin cambiar los tamaños de las áreas de distribución. De estos resultados se argumenta que la alfa promedio y la beta de Whittaker capturan muy poca información sobre la covariación espacial de los patrones de distribución de las especies.

**Palabras clave:** diversidad alfa, diversidad beta, diversidad gamma, riqueza de especies, relación especies-área, modelado de nicho ecológico, distribución geográfica, modelo nulo.

## Introduction

Scientific collections hold on the order of  $3 \times 10^9$  biological specimens (Chalmers, 1996; Krishtalka and Humphrey, 2000), which constitute the primary data that form the basis of biodiversity studies, especially for systematics and biogeography. Primary biodiversity data can be used to estimate numbers of species in a given locality by direct enumeration if the locality is very well sampled; by correcting for insufficiencies or biases in sampling effort (Soberón & Llorente, 1993; Colwell & Coddington, 1994; Fagan & Kareiva 1997; Peterson & Slade, 1998; Gotelli & Colwell, 2001; Petersen, *et al.* 2003; Hortal *et al.* 2004); or by regressing well-sampled localities on environmental variables to obtain empirical predictive equations for species richness (Soberón & Llorente, 1993; Austin, 1996; Wohlgemuth, 1998; Heikkinen, 1998; Iverson & Prasad, 1998; Lobo & Martin-Piera, 2002). In any case, the extreme sampling biases and broad temporal gaps that characterize existing sampling often demand extrapolative and predictive approaches, as existing information is generally insufficient (Nelson *et al.*, 1990; Bojórquez-Tapia *et al.*, 1995; Soberón *et al.*, 1996; Fagan and Kareiva, 1997; Peterson *et al.*, 1998; Graham *et al.*, 2004). Spatial scale considerations are key in proper utilization and understanding of biodiversity patterns, since scale is well known to affect the patterns and processes that determine biodiversity (Shmida & Wilson, 1985; Whittaker *et al.*, 2001; Godfray & Lawton, 2001; Rahbek, 2005; Nogués-Bravo and Araújo, 2006), and because even data quality changes at different resolutions (Rahbek, 2005); “spatial scale” includes both the extent of the area studied (i.e., total area sampled) and the grain (i.e., the finest level of resolution made in observations) at which the study area is subdivided (Dungan *et al.*, 2002).

Although primary biodiversity databases are routinely used to estimate species richness at local scales (i.e., alpha diversity,  $\alpha$ ) and regional scales (i.e., gamma diversity,  $\gamma$ ) (Sarukhan & Dirzo, 1992; Ramamoorthy *et al.*, 1993; Wohlgemut, 1998; Petersen *et al.* 2003), their use for estimation of the beta component ( $\beta$ ) has been attempted less often (Halffter *et al.*, 2005). This difference probably results from the fact that  $\alpha$  can be measured satisfactorily using a single index, the number of species (Magurran, 1988), whereas a bewildering variety of measures have been proposed for  $\beta$  (Wilson & Shmida, 1984; Magurran, 1988; Koleff *et al.*, 2003). Indeed, estimation of  $\beta$

requires knowledge of local diversities for all localities comprising the region --even for the simplest of  $\beta$  measures, that of Whittaker (Whittaker, 1960), which is the ratio of the regional total species richness (gamma or  $\gamma$ ) to the average alpha ( $\bar{\alpha}$ ) diversity across all localities. Since estimating a single value of  $\alpha$  from primary biodiversity databases can be difficult due to the complications mentioned above, estimating it for many localities can be daunting. Colwell & Coddington (1994) and Chao *et al.* (2005) presented formulas for estimating complementarity of species for pairs of localities on the basis of incomplete-effort species lists; to our knowledge, however, similar equations are lacking for more than two localities.

In this paper, we approach the problem of estimating diversity components by a different method. We use estimates of distributional areas derived from ecological niche models (ENM) to obtain presence-absence (species x localities) matrices at different spatial extents (measured as the number of localities, or cells, in different subregions of the total region) and resolutions (area of the localities, or cells, in which the total region is subdivided). From these matrices,  $\bar{\alpha}$  and  $\beta$  follow directly, since the average of the locality marginals (species richness at each locality) is  $\bar{\alpha}$  and the reciprocal of the average of the species marginals (the average of the incidences) is  $\beta$  (Routledge, 1977; Soberón *et al.*, 2005). We examine the behavior of these estimates in response to changes in spatial grain, and compare with estimates obtained directly from the original (raw occurrence data) database. The methods we use allow the study of both components systematically, contrasting their respective effects. We also analyze the changes in species-area relationship (SAR) built using a scatter design (i.e., by adding random components, Rosenzweig, 1995) of samples of the region, and its relationship to changes in  $\bar{\alpha}$  and  $\beta$ ; these results are contrasted with a null model and a nested sampling SAR.

## Methods

**Study area.** The study area was arbitrarily chosen as a rectangular polygon of ~138,200 km<sup>2</sup> in central Mexico (104° to 99° W, 17° to 20° N) (Figure 1). We focused on a relatively small region because the high-resolution calculations are computationally intensive and time consuming at larger extents. The area corresponds roughly to the Balsas Basin, but includes parts of the adjacent highlands of the Transvolcanic Belt and

Sierra Madre del Sur (Ferrusquía, 1993). It is environmentally heterogeneous, with altitudes ranging 0-4300 m. Vegetation types are dominated by pine-oak forest and deciduous tropical forest.

**Taxa studied.** We based our analyses on a detailed compendium of >400,000 specimen records of Mexican birds, the “Atlas of Birds of Mexico” (Navarro-Sigüenza *et al.*, 2003) database, which includes >90% of all specimens of birds from Mexico, representing the holdings of >70 natural history museums worldwide (see Acknowledgements). Locality descriptions were assigned latitude-longitude coordinates based on maps and Internet resources to the nearest 0.1’ of latitude and longitude. In all, we identified 354 bird species that occur in the region, excluding those that were not permanent or summer residents at least in part of the region (following Howell & Webb, 1995). Approximately 35% the species in the database are represented by < 10 specimens, 32% between 10 and 100, and 33% > 100 . These locality records are termed the “raw data” occurrence data that were compared to the second data source, distributional maps derived from ecological niche models (ENMs).

**Niche modeling.** Species’ geographic distributions were reconstructed from raw occurrence data using ecological niche modeling, as follows. Information from land use and land cover was not incorporated into the modeling process because the occurrence data ranged from the mid-1800s to present, creating temporal discords with any single time-slice picture of land cover patterns across the country. First, we assembled a set of environmental data sets (raster GIS data layers) known to be relevant to bird distributions in Mexico (Ortega-Huerta & Peterson, 2004): topographic information (elevation, slope, aspect, compound topographic index) (USGS, 2001) and climatic data (annual mean temperature, annual maximum and minimum monthly temperatures, annual mean precipitation, annual maximum and minimum monthly precipitation)<sup>2</sup>. These data layers were resampled to a spatial resolution of 0.04° to match approximately the resolution of the species’ occurrence data.

Then, for each species, we developed initial models of ecological niches using the Genetic Algorithm for Rule-set Prediction (GARP) (Stockwell & Noble, 1992; Stockwell & Peters, 1999). GARP is an evolutionary-computing method that builds ecological niche

---

<sup>2</sup> <http://www.worldclim.org/>



models based on non-random associations between known occurrence points for species and sets of GIS coverages describing the ecological landscape. When  $\geq 15$  occurrence points were available, we configured GARP to use occurrence data as follows: 50% of occurrence data points set aside for an independent test of model quality (extrinsic testing data, see below), 25% used for developing models (training data), and 25% used for tests of model quality internal to GARP (intrinsic testing data). When sample sizes were  $< 15$ , we used 50% for training data and 50% for intrinsic testing data, and based the best-subsets procedure on the intrinsic testing data (Anderson, 2003). For all analyses, we used GARP version 1.1.3, publicly available for download (<http://www.lifemapper.org/desktopgarp/>).

Following recent best-practices recommendations (Anderson, 2003), we developed 100 replicate random-walk GARP models, and filtered out 90% based on consideration of error statistics, as follows. The ‘best subsets’ methodology consists of an initial filter removing models that omit (omission error = predicting absence in areas of known presence) heavily based on the extrinsic testing data, and a second filter based on an index of commission error (= predicting presence in areas of known absence), in which models predicting very large and very small areas are removed from consideration. Specifically, in DesktopGARP, we used a soft omission threshold of 20%, and a 50% retention based on commission considerations; the result was 10 ‘best subsets’ models (binary raster data layers) that were summed to obtain a raster map with values between 1 (only one model predicts presence in the cell) and 10 (all models predict a presence). We generally took as a final ‘best’ prediction for each species that area with a value of 10, except in a few cases when expert review (see below) indicated that a broader prediction was necessary.

These ecological niche models predictions summarize what has been referred to as the **potential** distribution of the species (Soberón & Peterson, 2005), and as such do not include the effects of historical constraints and limitations on dispersal abilities on species’ distributions. To obtain estimates of the **actual** species distribution, all GARP results were reviewed by coauthors that are experts on Mexican bird distributions (A.G.N.S. and A.T.P.), and trimmed if necessary in comparison with available, coarse-scale range maps (Howell & Webb, 1995) and using their knowledge of the biogeography

of the species. This trimming reduces the commission “errors” that occur when predictions of the spatial extent of the niche of a species (the potential distribution) are compared with its actual distribution, as it is often (and incorrectly) done.

The use of ENM differs markedly from that described by Hurlbert & White (2005), which is based on species-range maps from field guides (typically drawn at scales of 1:5,000,000 to 1:10,000,000 or less and that do not contain the “holes” and fine detail characteristic of real species distributional ranges). We used maps at scales of 1:500,000 (i.e., 100 times finer than those of coarse range maps), and, in principle, having the potential to illuminate finer attributes of species distributions.

**Presence-absence matrix construction.** We defined five grids of different resolutions:  $1/2^\circ$ ,  $1/4^\circ$ ,  $1/8^\circ$ ,  $1/16^\circ$  and  $1/32^\circ$  ( $\sim 2.93 \times 10^3 \text{ km}^2$ ,  $\sim 7.31 \times 10^2 \text{ km}^2$ ,  $\sim 1.83 \times 10^2 \text{ km}^2$ ,  $\sim 4.57 \times 10^1 \text{ km}^2$ , and  $\sim 1.14 \times 10^1 \text{ km}^2$  respectively), considering only grid cells that lay  $\geq 50\%$  on land. At each resolution, two sets of presence-absence matrices (PAMs) (one derived from raw occurrences and the other from ENM-based distributional maps; see below) were calculated using ArcMap 9.0, based on intersections of the grids with species’ distributional information. The PAMs consist of rows corresponding to cells in the grid, and columns corresponding to species. If a  $1/32^\circ$  cell included a presence of a given species, all coarser resolution cells ( $1/16^\circ$ ,  $1/8^\circ$ ,  $1/4^\circ$ ,  $1/2^\circ$ ) including that  $1/32^\circ$  cell were also scored positive for the species.

The first set of PAMs was obtained by querying the original, raw occurrence database ( $N = 354$  species), simply assigning presences for each species to each  $1/32^\circ$  cell containing at least one of its occurrences. The occurrences were assigned coordinates to a one minute precision (about 1.8 km of diameter at the latitude of central Mexico), which is equivalent to a threshold of about 21.5% of a  $1/32^\circ$  cell to get a presence for the species in question (if the center of a point of 1.8 km of diameter would be located exactly at the corner of a cell of  $1/32^\circ$ , which is about 3.44 km of side, the intersection of the circle and the cell would be 21.49% of the cell). These matrices suffer from all the problems of bias and insufficient sampling that characterize natural history museum databases: sparse sampling worsens at high resolutions; at lower resolutions, data from broader areas were pooled, compensating somewhat for sampling bias and insufficient sampling effort. The second set of matrices was obtained by overlaying the 354 species

distribution maps developed using ENM on each of the five grids; those grid cells that intersected a species' distributional area in  $\geq 90\%$  of the  $1/32^\circ$  cells, were scored present for that species. We chose 90% as a conservative threshold since lower values of thresholds overestimated presence of species at the lower resolutions. Preliminary inspections with low thresholds showed this effect to be noticeable. Since a specimen presence is more certain than one inferred by an ENM procedure we think it is justifiable to use a stricter threshold.

**Diversity measurements.** For each resolution, we increased the spatial extent by creating sets of increasing size. Cells in the PAM were selected randomly without replacement until the entire matrix was included (12,077 cells for  $1/32^\circ$ , 3020 for  $1/16^\circ$ , 755 for  $1/8^\circ$ , 190 for  $1/4^\circ$ , and 47 for  $1/2^\circ$ , for ENM-based matrices; 1528 cells for  $1/32^\circ$ , 926 for  $1/16^\circ$ , 449 for  $1/8^\circ$ , 162 for  $1/4^\circ$ , and 46 for  $1/2^\circ$  for occurrence-based matrices). Because occurrence-based PAMs contain numerous empty cells, different numbers of cells are available at each resolution. For each collection of cells, the cumulative number of species present with addition of new cells ( $\gamma$  diversity of the collection), the average number of species per cell ( $\bar{\alpha}$ ), and the ratio of the two (Whittaker's  $\beta$ ) were obtained. Thus, as successive assemblies of cells represent larger areas we are in fact obtaining species area relationships (SAR for  $\gamma$ ) and the corresponding functions of area for  $\bar{\alpha}$  and  $\beta$ . We used Whittaker's  $\beta$  because it has the advantage of a direct interpretation in terms of the species' areas of distribution (Routledge, 1977; Arita & Rodríguez, 2002; Arita & Rodríguez, 2004):  $\beta = 1/\bar{\omega}^*$ , where  $\bar{\omega}^*$  is the average proportional incidence, that is, the average of the proportion of the total extent (in units of cells) occupied across the set of species.

The procedure of creating growing sets of randomly selected cells was repeated 10 times to obtain averages and standard deviations of  $\gamma$ ,  $\bar{\alpha}$ , and  $\beta$  for all resolutions of the collections. The procedure of creating random collections of cells is an alternative to selecting some arbitrary route or transect. Our procedure creates "scattered plots" of numbers of species as a function of area, which have larger slopes than "nested" designs would have (Rosenzweig, 1995; Turner & Tjorve, 2005). See Drakare *et al.* (2006) for a different definition of nested design.

**Null models.** To have a process-free pattern with which to compare our results, we designed a simple null model. A reasonable null model is obtained by fixing distribution of range sizes of species, which come directly from the data: randomizing the PAM subject to fixed occurrence marginals helps to keep part of the original information constant. We use the statistical software SPlus to reorder randomly each column of the PAM. Such fixed range-distribution randomization is equivalent to species models of random placement (Ney-Nifle & Mangel, 1999; Jetz & Rahbek, 2001). We chose not to use Ney-Nifle & Mangel's (1999) explicit equations because they depend on having mathematical expressions for the distributions of values of the ranges, which change with resolution. Our simulations are statistically equivalent to their formulae and include the different distributions of range-sizes. Finally, to check the effects of the randomization on the spatial correlation of occurrences, at each resolution, we selected 20 random cells and obtained the Pearson  $r$  with the neighboring eight cells (at the most; coastal or border cells may have less neighbors), for both the original and the randomized PAMs. We also selected 20 random cells in the original PAM and obtained the  $r$  value of each random cell with another 8 randomly selected cells to assess how a random selection of new cells, as done in the scatter procedure of construction of the SAR, would compare to the SAR constructed from a random matrix.

## Results

**Fixed extent.** The first question we addressed is how components of diversity change with varying resolution at the maximum (the entire region), fixed extent (Figure 2). Both  $\bar{\alpha}$  and  $\beta$  change markedly with resolution. The raw occurrence database calculations greatly underestimate  $\bar{\alpha}$  and overestimate values of  $\beta$  in relation to the ENM results. The distributions of values of  $\bar{\alpha}$  and proportional range size (which is  $1/\beta$ ) also change with the resolution (Figure 3).

We then compared these results with those of PAMs with the same distribution of range sizes at each scale, but with randomly reordered incidences. The distribution of richness values again changes with the resolution (Figure 3). However, at a given resolution, randomization of the PAM does not alter the value of  $\bar{\alpha}$ . This may appear surprising at first, but it is an obvious consequence of fixing the marginals of the columns

(or the rows). By doing it, the total number of presences in the PAM remains fixed, and since at each resolution the total number of rows is also fixed, it follows that the value of  $\bar{\alpha}$ , which is equal to the sum of all richness (sums of ones over columns) divided by the total number of rows, remains constant. Hence-the randomization of the PAM subject to fixing either marginal leaves the values of  $\bar{\alpha}$  and  $\beta$  constant.

**Fixed resolution.** The graphs of diversities ( $\gamma$ ,  $\bar{\alpha}$ , and  $\beta$ ) as functions of area differ quantitatively, depending on whether they are based on occurrences or on ecological niche modeling (ENM) areas of distribution (Figs. 4, 5, & 6). In both cases  $\gamma$  increases with area, as expected, but  $\bar{\alpha}$ s at any given scale contrast sharply between the two datasets, with ENM-based estimates always higher. However, the effect of resolution is apparent in both sets of SARs. Resolution affects  $\gamma$ ,  $\bar{\alpha}$  and  $\beta$ , although in different ways. The curves also flatten markedly at the end of the growth in area (extent). This decrement of slope is not a true asymptote in a mathematical sense (Williamson *et al.*, 2001), since both values in the graph are bounded, but it is clear that “true,” ENM-derived curves are not straight lines in semi-log or log-log scales (data not shown).

Average local richness ( $\bar{\alpha}$ ) is basically constant with total area sampled (total number of cells), but it is clearly and regularly affected by the resolution of the sampling cells (Figure 5). As would be expected, the larger the area of the cells, the larger the value of  $\bar{\alpha}$ . Values of  $\bar{\alpha}$  derived from raw occurrence data are much lower than corresponding from the ENM-based calculations. This difference results because raw occurrence-based estimates of  $\bar{\alpha}$  are dependent on exhaustive sampling effort, which is not the case in most primary biodiversity databases (Prendergast *et al.*, 1993; Soberón *et al.*, 1996; Peterson & Slade, 1998; Peterson *et al.*, 1998).

Total numbers of species ( $\gamma$ ) changes with extent, but  $\bar{\alpha}$  is constant, therefore  $\beta$  has to change with area, since it is calculated from Whittaker’s equation  $\beta = \gamma / \bar{\alpha}$  (Whittaker, 1960; Figure 7).  $\beta$  changes with area in a regular way that is affected by resolution. The use of biased, insufficiently sampled databases can produce  $\beta$  estimates an order of magnitude higher than those obtained by the approximations based on ENM maps. Plots of  $\bar{\alpha}$  and  $\beta$  calculated across the entire region show these differences clearly (Figure 2).

When we repeat the analysis using a randomly reorganized PAM with fixed species-occurrences marginal, we get the interesting result that the random matrix and the data matrix SARs are virtually indistinguishable from each other (Figure 7). This is in part due to the fact that we are constructing the SAR using a scatter method which breaks the spatial correlation amongst distributions. Spatial correlation becomes important when constructing the SAR using a nested procedure, as it is shown in Figure 7. In order to check the effect of the randomization on the correlation structure of the PAM, we obtained values of the Pearson  $r$  of species present in twenty randomly selected grid cells, with their 8 cell neighborhood in the original PAM. There is a clear spatial correlation. However, when we do the same in the randomized PAM we get correlation values very similar to those obtained by randomly selecting twenty sets of 8 cells from the original PAM and obtaining their correlation (Table 1)

## **Discussion**

**Raw occurrences vs. ENM estimates.** Raw occurrence data constitute the fundamental information on which almost every biogeographic study is based. However, such data, despite their considerable volume, have limitations, mostly related to insufficient or biased collecting efforts (Prendergast *et al.*, 1993; Fagan & Kareiva, 1997). To take full advantage of the huge amount of information represented in museum databases, we generated extrapolations of observed localities to estimate distributional areas based on ecological niche models supervised by experts (Peterson, 2001). This approach makes full use of the available primary data, but also compensates for collecting biases by means of inference based on environmental correlations. The ENM-based approach can produce estimates of richness that are not negatively biased, as are the raw data occurrences. The ENM approach is also an improvement over digitizing and overlaying maps in field guides or monographs (Hawkins *et al.* 2003), at least at the resolutions we explored. Published range maps are seldom projected (making precise estimates of areas doubtful), and seldom contain details on gaps, holes, or irregular borders. Overlaying them produces positively-biased richness estimates and underestimates species turnover (Hurlbert & White, 2005). In our case, modeling was based on 4.4 km resolution environmental maps. At this resolution, working with birds in

the same region of our study, Ferial & Peterson (2002) obtained ENM estimates of richness that were compared with field survey estimates. The bias [(expected-observed)/expected] was on average 16% (n=7, s.e. = 0.1). We conclude that raw occurrence data underestimates richness and the field-guide method overestimates it, but that the ENM method produces intermediate results that at resolutions of ~1-10 km<sup>2</sup> are probably nearest to what would be obtained by surveying sites. However, at much coarser resolutions (in the order of 10<sup>5</sup> km<sup>2</sup> and larger) our experience with museum databases show that raw occurrences can indeed provide good estimates of numbers of species (Soberón *et al.*, accepted).

**Local species richness and spatial turnover.** The way in which spatial extent and grain affect  $\bar{\alpha}$  and  $\beta$  is a topic of ongoing discussion (Loreau, 2000; Whittaker *et al.*, 2001). Here, we show how both grain and extent affect both diversity measures. The  $\bar{\alpha}$ s estimated with the ENM maps method decrease linearly with the logarithm of the resolution of the sampling cell (grain), but are independent of extent. The same results apply to  $\bar{\alpha}$ s estimated directly from raw occurrence data, but the incompleteness of survey effort is manifested in much smaller estimates of  $\bar{\alpha}$ .  $\beta$  increases with both cell size (grain) and the total number of cells (extent), reflecting the effect of area in  $\gamma$ .

To understand this pattern, it is useful to resort to an alternative interpretation of Whittaker's  $\beta$  (Routledge, 1977; Arita & Rodríguez, 2002; Arita & Rodríguez, 2004):  $\beta$ , as can be easily demonstrated, is equivalent to the reciprocal of the average fraction of the total extent occupied by the species. In other words, a  $\beta = 1$  means that all species occupy the whole of the extent in question,  $\beta = 2$  means that the species occupy, on average, half of the extent, and so on. Our results show clearly that increasing grid resolution (i.e., decreasing grain size) increases  $\beta$ , which is equivalent to saying that at smaller sampling units the proportion of total extent occupied decreases. This result follows from noticing that when the size of the sample unit is decreased, the proportion of terrain that will contain a species tends more precisely to the "true area" to total area ratio. Larger sampling units thus overestimate the proportion of total extent occupied by a species, and therefore underestimate  $\beta$ . The relationship between  $\beta$  and total extent means that as extent increases, a decreasing proportion of it is occupied, on average, by

the species or Whittaker's  $\beta$  should be a non-decreasing function of area. As proven in the Appendix, exceptions to this trend may occur when the new region added contains few or no new species, or when the species in the original region have very restricted distributions (hence high  $\beta$  values).

In a study that asked similar questions (Stoms, 1994), variation in  $\bar{\alpha}$  and  $\beta$  components and their relation to grain size were explored. Stoms (1994) obtained maps of distributions based on habitat modeling at diverse spatial resolutions (identical to ours in terms of fractions of degrees). He found dependence of  $\bar{\alpha}$  and  $\beta$  on grain, but reported results in the form of the coefficient of determination ( $r^2$ ) of regressions of total richness as a function of  $\bar{\alpha}$  or  $\beta$  at different grains. The overall pattern was of increasing  $r^2$  for  $\beta$  and decreasing  $r^2$  for  $\alpha$  with increasing grain size, although the details differed between his two regions. We found a similar pattern for  $\bar{\alpha}$ , but the pattern for  $\beta$  was different, because our  $\beta$   $r^2$  is almost constant with respect to grain (these results not shown). Unfortunately, the plots of  $r^2$  against resolution are difficult to interpret (for example, a relation may be positive or negative and yield the same value of  $r^2$ ). The difference in the pattern with  $\beta$  may result from the different modeling techniques, different geographic setting, or different taxonomic groups.

**Species-area relationship,  $\bar{\alpha}$  and  $\beta$  and scales.** Most analyses of the role of scaling in determining components of species richness have been based on theoretical or graphical arguments (Loreau, 2000; Srivastava, 1999), or on data at very coarse resolutions. Caley & Schluter (1997), for example, used a finest resolution quadrat of  $2.5 \times 10^3 \text{ km}^2$  and Hawkins *et al.* (2003) reviewed 85 datasets of which 60 were map-based, with resolutions of  $10^3$  to  $10^5 \text{ km}^2$ . An exception is the study by Crawley & Harral (2001), in which the slope of the SAR (and therefore  $\beta$ , see below) was found to be scale-dependent in quadrat sizes from  $10^{-5}$  to  $10^5 \text{ km}^2$ , but they did not disentangle explicitly effects of grain size and extent. In this work we aimed to disentangle the effects of grain and extent at resolutions between 1 to  $10^3 \text{ km}^2$  and extents between 1 to  $1.38 \times 10^5 \text{ km}^2$ . By varying the extent we are in fact creating SARs. It is known that SARs are affected by incomplete surveys (Turner & Tjorve 2005). The form of the curves and numbers of samples required to reach maximum numbers of species in the region were different



when comparing the two data sources we examined. Because the pool of species is fixed, these curves reach a maximum number of species (a pseudoasymptote). However, comparing with the ENM-based curves, the raw occurrence-based curves give a more conventional, less pseudoasymptotic view, suggesting that perhaps a proportion of published SARs suffer from effects of non-exhaustive sampling (Turner & Tjorve 2005).

The curves we obtained are neither Arrhenius (1921) nor Gleason (1922) SARs. This is in accordance with the results of Ney-Nifle & Mangel (1999) that found that for a geographic-range based SAR to have a power-function shape, the fraction of species with small ranges should be high (average fraction in the order of 0.1% of the total, or a  $\beta$  value of about 10). In our examples we have a  $\beta$  of about 3, which means that the SAR should saturate quickly (Ney-Nifle & Mangel, 1999).

Our result that the  $\beta$  component of species richness changes with area, while  $\bar{\alpha}$  remains essentially constant, suggests that in any SAR, a natural decomposition of factors would be into an area-invariant component (related to  $\bar{\alpha}$ ), and an area-dependent factor, related to  $\beta$  (Connor & McCoy, 1979; MacArthur, 1965; Rosenzweig, 1995). For example, Whittaker's equation is  $S(A) = \bar{\alpha}\beta(A)$ , where we write  $\beta$  as " $\beta(A)$ " to stress that the component of diversity responsible for the increases of  $\gamma$  with area is  $\beta$ , since the  $\bar{\alpha}$  remains basically constant. Now, recall that the Arrhenius SAR is  $S(A) = kA^z$ , therefore, it would make sense to equate  $k = \bar{\alpha}$  and  $\beta(A) = A^z$ . Many authors have remarked that the  $z$  exponent in the SAR is related to  $\beta$  (Westoby, 1993; Harte & Kinzig, 1997; Arita & Rodríguez, 2002). The above heuristic relation suggests that, if the SAR is a power function, as the area of a region increases, the fraction of it occupied on average by species ( $1/\beta$ ) should decrease as a power function. This prediction can be tested independently of fitting a SAR.

When the SAR is constructed by the scatter method, the result is indistinguishable from creating a SAR from a randomized PAM (subject to fixed occurrences marginal), so we must ask what information from the original data is being retained by the SAR. We have seen that when the PAM is randomized, both  $\bar{\alpha}$  and  $\beta$  remain constant, retaining their original values in the original PAM. This result serves to reinforce the hypothesis that a SAR built by a scatter process is actually composed of the information about the

area-invariant  $\bar{\alpha}$  and the area-dependent  $\beta$  and nothing else. In fact, randomization with at least one constant marginal distribution appears to be undetectable by information about  $\bar{\alpha}, \beta$  or a scatter-built SAR. A SAR built by a nested (*sensu* Rosenzweig, 1995) process is a very different thing, because, besides including information about  $\bar{\alpha}$  and  $\beta$ , the actual path or trajectory along which the area increases contains information about the spatial correlations among the species.

Our results show that simple, marginal-based measures of community-structure such as  $\bar{\alpha}$ , Whittaker's  $\beta$  as well as some indices of nestedness, see Wright & Reeves (1992), and scatter-built SARs do not contain information about the spatial correlations of ranges or richnesses. To advance our understanding of the structure of species communities and biodiversity patterns, it is likely that we will have to move beyond such simple paradigms and start addressing more complex measures of biodiversity structure, including indices that contain information about covariances of ranges or richness (Arita *et al.*, submitted) and nested SARs where the pattern and scale of construction is explicitly considered and which would yield non-constant parameters (Crawley & Harral, 2001) instead of the simple shapes favored in the literature.

**Acknowledgments.** We thank Gerardo Tapia and Trishia Consiglio for their support on GIS and data base management. Comments from Héctor Arita and Pilar Rodríguez on an early version of the manuscript helped us to improve it significantly. Daniel Nogués, José Felizola Diniz-Filho and an anonymous reviewer provided constructive comments. Many of the ideas in this work have been discussed with Mariana Munguía and Leticia Ochoa. Alejandro Gordillo coordinated the georeferencing of the Atlas database. Funding from database construction and map production was obtained from NSF, British Council Mexico, Commission for Environmental Cooperation, CONABIO (E002, V009, and CE-015), CONACyT, DGAPA-UNAM (IN208906), and de SEMARNAT-CONACyT Sectorial Fund (C01-0265). A.L.N. received graduate studies scholarship support from CONACyT (189256) and DGEP-UNAM (098547319). The following scientific collections provided access to specimens and associated occurrence data: American Museum of Natural History, Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Bell Museum (University of Minnesota), Natural History Museum (British Museum), Carnegie

Museum of Natural History, California Academy of Sciences, Canadian Museum of Nature, Denver Museum of Natural History, Delaware Museum of Natural History, Florida Museum of Natural History, Fort Hays State College, Field Museum, Iowa State University, University of Kansas, Los Angeles County Museum, Leiden Natuurhistorische Museum, Louisiana State University Museum of Zoology, Museum of Comparative Zoology (Harvard University), Moore Laboratory of Zoology, University of Michigan, Museo de Historia Natural de París, Museo de Ciencias Naturales de Madrid, Museum of Vertebrate Zoology (University of California), Museo de Zoología (Facultad de Ciencias, UNAM), University of Nebraska, Royal Ontario Museum, San Diego Natural History Museum, Southwestern College, Texas A&M University, University of Arizona, University of British Columbia, University of California Los Angeles, University of Oklahoma, Western Foundation of Vertebrate Zoology, United States National Museum, and Peabody Museum (Yale University).

## References

- Anderson, R.P. (2003) Real vs artefactual absences in species distributions: Tests for *Oryzomys albigularis* (Rodentia: Muridae) in Venezuela. *Journal of Biogeography*, **30**, 591-605.
- Arita, H. & Rodríguez, P. (2002) Geographic range, turnover rate and scaling of species diversity. *Ecography*, **25**, 541-550.
- Arita, H. & Rodríguez, P. (2004) Local-regional relationships and the geographical distribution of species. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 15-21.
- Arita, H., Christen, J.A., Rodríguez, P. & Soberón, J. (Submitted) Patterns of species richness and range size: Mathematical and biological constraints. *Global Ecology and Biogeography*
- Arrhenius, O. (1921). Species and area. *Journal of Ecology*, **9**, 95-99.
- Austin, M. (1996) An ecological perspective on biodiversity investigations: Examples from Australian eucalypt forests. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **85**, 2-17.
- Balvanera, P., Lott, E., Segura, G., Siebe, C. & Islas, A. (2002) Patterns of  $\beta$ -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science*, **13**, 145-158.

- Bojórquez-Tapia, L.A., Azuara, I., Ezcurra, E. & Flores-Villela, O. (1995) Identifying conservation priorities in Mexico through geographic information systems and modeling. *Ecological Applications*, **5**, 215-231.
- Caley, M.J. & Schluter, D. (1997) The relationships between local and regional diversity. *Ecology*, **78**, 70-80.
- Chalmers, N.R. (1996) Monitoring and inventorying biodiversity: Collections, data and training. *Biodiversity, Science and Development. Towards a New Partnership*. (ed. by F. di Castri and T. Younes), pp. 171-179. CAB International.
- Chao, A. R. L. Chazdon, R. K. Colwell & T. Shen (2005) A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data *Ecology Letters*, **8**, 148-159
- Colwell, R.K. & Coddington, J.A. (1994) Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **345**, 101-118.
- Connor, E.F. & McCoy, E.D. (1979) The statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist*, **113**, 791-833.
- Crawley, M.J. & Harral, J.E. (2001) Scale dependence in plant biodiversity. *Science*, **291**, 864-868.
- Drakare, S., J. J. Lennon & H. Hillebrand (2006) The imprint of the geographical, evolutionary and ecological context on species-area relationships. *Ecology Letters*, **9**, 215-227
- Dungan, J.L., Perry, J.N., Dale, M.R.T., Legendre, P., Citron-Pousty, S., Fortin, M.J., Jakomulska, A., Miriti, M. & Rosenberg, M.S. (2002) A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *Ecography*, **25**, 626-640.
- Fagan, W.F. & Kareiva, P.M. (1997) Using compiled species list to make biodiversity comparisons among regions: A test case using Oregon butterflies. *Biological Conservation*, **80**, 249-259.
- Feria, P. & A. T. Peterson (2002) Prediction of bird community composition based on point-occurrence data and inferential algorithms: a valuable tool in biodiversity assessments. *Diversity and Distributions*, **8**, 49-56

- Ferrusquía, I. (1993) Geology of Mexico: A synopsis. *Biological Diversity of Mexico. Origins and Distribution*. (ed. by T.R. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, and J. Fa,) pp. 3-107. Oxford University Press.
- Garcillán, P.P. & Ezcurra, E. (2003) Biogeographic regions and beta-diversity of woody dryland legumes in the Baja California peninsula. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 859-868.
- Gleason, H.A. (1922) On the relation between species and area. *Ecology*, **3**, 158-162.
- Godfray, H.C.J. and Lawton, J.H. (2001) Scale and species numbers. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**, 400-404.
- Gotelli, N. & Colwell, R.K. (2001). Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, **4**, 379-391.
- Graham, C., Ferrier, S., Huettman, F., Moritz, C. & Peterson, A.T. (2004). New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 497-503.
- Jetz, W. & C. Rahbek (2001) Geometric constraints explain much of the species richness pattern in African birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **98**(10), 5661-5666
- Halffter, G., Soberón, J., Koleff, P. & Melic, A. (2005). *Sobre diversidad biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. CYTED & Sociedad Entomologica Aragonesa, Zaragoza.
- Harte, J. & Kinzig, A.P. (1997). On the implications of species-area relationships for endemism, spatial turnover, and food web patterns. *Oikos*, **80**, 417-427.
- Hawkins, B. A., R. Field, H. V. Cornell, D. Currie, J Guegan, D. Kaufman, J. T. Kerr, G. G. Mittelbach, T. Oberdorff, E. M. O'Brien, E. E. Porter & J. G. Turner (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, **84**(12), 3105-3117
- Heikkinen, R.K. (1998) Can richness patterns of rarities be predicted from mesoscale atlas data? A case study of vascular plants in the Kevo reserve. *Biological Conservation*, **83**, 133-143.

- Hortal, J., P. García-Pererira, & E. García-Barros (2004) Butterfly species richness in mainland Portugal: predictive models of geographic distribution patterns. *Ecography*, **27**, 68-82
- Howell, S.N.G. & Webb, S. (1995) *A guide to the birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford University Press.
- Hurlbert, A.H. & White, E.P. (2005) Disparity between range map- and survey-based analyses of species richness: Patterns, processes and implications. *Ecology Letters*, **8**, 319-327.
- Iverson, L.R. & Prasad, A. 1998. Estimating regional plant biodiversity with GIS modeling. *Diversity and Distributions*, **4**, 49-61.
- Koleff, P., Gaston, K.J. & Lennon, J.J. (2003) Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 367-382.
- Krishtalka, L. & P. S. Humphrey (2000) Can natural history museums capture the future? *BioScience* **50**, 611-617
- Lobo, J.M. & Martin-Piera, F. (2002). Searching for a predictive model for species richness of Iberian dung beetles based on spatial and environmental variables. *Conservation Biology*, **16**, 158-173.
- Loreau, M. (2000) Are communities saturated? On the relationship between  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  diversity. *Ecology Letters*, **3**, 73-76.
- Magurran, A. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press.
- MacArthur, R.H. (1965) Patterns of species diversity. *Biological Reviews*, **40**, 510-533.
- Navarro-Sigüenza, A., Peterson, A.T. & Gordillo-Martinez, A. (2003) Museums working together: The atlas of the birds of Mexico. *Bulletin of the British Ornithologist's Club*, **123A**, 207-225.
- Nelson, B.W., Ferreira, C.A.C., da Silva, M. & Kawasaki, M.L. (1990) Endemism centres, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. *Nature*, **345**, 714-716.
- Ney-Nifle, M. & Mangel, M. (1999) Species-area curves based on geographic range and occupancy. *Journal of Theoretical Biology*, **196**, 327-342.

- Nogués-Bravo & M. Araújo (2006) Species richness, area and climate correlates. *Global Ecology and Biogeography*, In press. DOI: 10.1111/j.1566-822x.2006.00240.x
- Ortega-Huerta, M. & Peterson, A.T. (2004) Modelling spatial patterns of biodiversity for conservation prioritization in North-Eastern Mexico. *Diversity and Distributions*, **10**, 39-54.
- Petersen, F.T., Meier, R. & Nykjaer, M. (2003) Testing species richness estimation methods using museum label data on the Danish Asilidae. *Biodiversity and Conservation*, **12**, 687-701.
- Peterson, A. T. (2001) Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modeling. *Condor*, **103**, 599-605
- Peterson, A.T. & Slade, N.A. (1998) Extrapolating inventory results into biodiversity estimates and the importance of stopping rules. *Diversity and Distributions*, **4**, 95-105.
- Peterson, A.T., Navarro-Sigüenza, A. & Benítez-Díaz, H. (1998) The need for continued scientific collecting: A geographic analysis of Mexican bird specimens. *Ibis*, **140**, 288-294.
- Prendergast, J. R., S. N. Wood, J. H. Lawton & B. C. Eversham (1993) Correcting for variation in recording effort in analyses of biodiversity hotspots. *Biodiversity Letters* **1**, 39-53
- Rahbek, C. (2005) The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, **8**, 224-239.
- Ramamoorthy, T.R., Bye, R., Lot, A. & Fa, J. (1993) *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution*. Oxford University Press.
- Rodríguez, P., Soberón, J. & Arita, H. 2003. El componente beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zoologica Mexicana*, **89**, 241-259.
- Routledge, R.D. (1977) On Whittaker's components of diversity. *Ecology*, **58**, 1120-1127.
- Rosenzweig, M.L. (1995). *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press.
- Sarukhán, J. & Dirzo, R. (1992) *México ante los retos de la biodiversidad*. CONABIO, México.

- Shmida, A. & Wilson, M.V. (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, **12**, 1-20.
- Soberón, J. & Llorente, J. (1993) The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, **7**, 480-488.
- Soberón, J., Llorente, J. & Benítez-Díaz, H. (1996) An international view of national biological surveys. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **83**, 562-573.
- Soberón, J., Llorente, J. & Luis, A.M. (2005) Estimación del componente beta del número de especies de Papilionidae y Pieridae (Insecta: Lepidoptera) de México por métodos indirectos. *Sobre diversidad biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gama* (ed. by G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff and A. Melic). Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.
- Soberon, J. & Peterson, A.T. (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, **2**, 1-10.
- Soberón, J., R. Jiménez, J. Golubov & P. Koleff (accepted) Assessing completeness of biodiversity databases at different spatial scales. *Ecography*
- Srivastava, D.S. (1999) Using local-regional richness plots to test for species saturation: Pitfalls and potentials. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 1-16.
- Stockwell, D.R.B. & Noble, I.R. (1992) Induction of sets of rules from animal distribution data: A robust and informative method of analysis. *Mathematics and Computers in Simulation*, **33**, 385-390.
- Stockwell, D.R.B. & Peters, D.P. (1999) The GARP modelling system: Problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographic Information Systems*, **13**, 143-158.
- Stoms, D.M. (1994) Scale dependence of species richness maps. *Professional Geographer*, **46**, 346-358.
- Turner, W.R. & Tjorve, E. (2005) Scale-dependence in species-area relationships. *Ecography*, **28**, 721-730.
- USGS. (2001) HYDRO1k Elevation Derivative Database, <http://edcdaac.usgs.gov/gtopo30/hydro/>. U.S. Geological Survey, Washington, D.C.



- Westoby, M. (1993) Biodiversity in Australia compared with other continents. *Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives* (ed. by R.E. Ricklefs and D. Schluter,) pp. 170-177. University of Chicago Press, Chicago.
- Whittaker, R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, **30**, 279-338.
- Whittaker, R.J., Willis, K.J. & Field, R. (2001) Scale and richness: Towards a general hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, **28**, 453-470.
- Williamson, M., Gaston, K.J. & Lonsdale, W.M. (2001) The species-area relationship does not have an asymptote! *Journal of Biogeography*, **28**, 827-830.
- Wilson, M.V. & Shmida, A. (1984) Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology*, **72**, 1055-1064.
- Wohlgemuth, T. (1998) Modeling floristic species richness on a regional scale: A case study in Switzerland. *Biodiversity and Conservation*, **7**, 159-1977.
- Wright, D.H.A. & Reeves, J.H.A. (1992) On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia*, **92**, 416-428.

**Appendix.** Conditions for growth of Whittaker's  $\beta$  with size of the region.

Let us begin with a large area  $\mathbf{A}$  composed by  $A$  unit size cells, which is increased by a unitary-size cell  $a$ . The set of species  $\mathbf{S}(\mathbf{A})$  present in  $\mathbf{A}$  has cardinality (number of elements)  $S_{\mathbf{A}}$ , and the respective set  $\mathbf{S}(a)$  has cardinality  $S_a$ . The new region, formed by the cells in  $\mathbf{A}$  incremented with  $a$  has a new set of species  $\mathbf{S}(\mathbf{A} \cup a)$  and its cardinality is  $\#\mathbf{S}(\mathbf{A} \cup a) = \#\mathbf{S}(\mathbf{A}) + \#\mathbf{S}(a) - \#\mathbf{S}(\mathbf{A} \cap a) = S_{\mathbf{A}} + S_a - S_{\cap}$ , where  $S_{\cap}$  denotes the number of species in the intersection of the set of species in  $\mathbf{A}$  and the set of species in  $a$ . By definition, the size of the new area is  $A + 1$ .

We will denote the number of units occupied by the  $i$ th-species as  $\omega_i$ . The average value of the area occupied by the species in  $\mathbf{A}$  is then:

$$\varpi(\mathbf{A}) = \frac{1}{S_{\mathbf{A}}} \sum_{i \in \mathbf{S}(\mathbf{A})} \omega_i \quad (1)$$

As several authors have noticed (Routledge, 1977; Arita & Rodríguez, 2002),

$$\beta(\mathbf{A}) = A / \varpi(\mathbf{A})$$

The average area occupied by the species in the new, increased region is:

$$\varpi(\mathbf{A} \cup a) = \frac{1}{(S_{\mathbf{A}} + S_a - S_{\cap})} \left( \sum_{i \in \mathbf{S}(\mathbf{A})} \omega_i + \sum_{j \in \mathbf{S}(a)} \omega_j \right). \quad (2)$$

The first sum gives the total area occupied by species that were present in  $\mathbf{A}$ . When the new cell is included, to obtain the average we add to the previous sum a number of area units equivalent to the number of species in  $a$  (second sum), because each species in  $a$ , regardless of whether it already occurs in  $\mathbf{A}$  or is new, will contribute one area unit. In

other words,  $\sum_{j \in \mathbf{S}(a)} \omega_j = S_a$  and (2) reduces to:

$$\varpi(\mathbf{A} \cup a) = \frac{1}{(S_{\mathbf{A}} + S_a - S_{\cap})} \left( \sum_{i \in \mathbf{S}(\mathbf{A})} \omega_i + S_a \right). \quad (3)$$

We now ask for the conditions to have  $\varpi(\mathbf{A} \cup a) \leq \varpi(\mathbf{A})$ , which as we have seen is equivalent to asking when  $\beta(\mathbf{A}) \leq \beta(\mathbf{A} \cup a)$ . In other words we are asking for conditions under which adding area to a region lowers the average occupancy, or increases  $\beta$ . Using equation (1) to substitute for the sum in (3), after a little algebra, we get:

$$\frac{S_a}{S_a - S_\rho} \leq \varpi(\mathbf{A}). \quad (4)$$

Inequality (4) formalizes an intuitive idea: addition of a new region will increase the value of  $\beta$  if the species in the original region are widespread [i.e., large values of  $\varpi(\mathbf{A})$ ] and/or if the region added contains many new species ( $S_\rho \approx 0$ ). In the opposite case, when the region added contains few new species ( $S_\rho \approx S_a$ ) and/or the species in  $\mathbf{A}$  are very localized [small values of  $\varpi(\mathbf{A})$ ], addition of a new region may even decrease the value of  $\beta$ .

Table 1

Average Pearson correlation coefficients and standard error (in parentheses), for each of the 5 resolutions, between 20 randomly-selected basal cells and their 8 adjacent neighbors (first two columns) and 8 randomly selected cells (third column).

|      | Original PAM,<br>nearest 8 neighbours<br>of 20 random points | Randomized PAM,<br>nearest 8 neighbours<br>of 20 random points | Original PAM,<br>20 sets of 9<br>randomly<br>selected points |
|------|--|--|--|
| 1/2  | 0.78 (0.013)   | 0.47 (0.007)   | 0.49 (0.035)   |
| 1/4  | 0.84 (0.008)   | 0.46 (0.005)   | 0.46 (0.040)   |
| 1/8  | 0.83 (0.012)   | 0.41 (0.005)   | 0.52 (0.053)   |
| 1/16 | 0.82 (0.017)   | 0.37 (0.005)   | 0.40 (0.037)   |
| 1/32 | 0.80 (0.018)   | 0.32 (0.005)   | 0.26 (0.037)   |

## Figure captions

Figure 1. Area of study and a representation of the grids at each of the five resolutions used in the analysis ( $1/2^\circ$ ,  $1/4^\circ$ ,  $1/8^\circ$ ,  $1/16^\circ$ ,  $1/32^\circ$ ). When sampling was carried out, the total area (extent) was covered with each grid as described in the methods. The gray scale represents altitude from 0-4300 m, from lightest to darkest.

Figure 2. Values of  $\bar{\alpha}$  and  $\beta$  at the maximum extent, as a function of resolution (area of the sampling cell).

Figure 3. Histograms of the values of the proportional number of species per site ( $\alpha$  divided by the total number of species) for the ENM-based PAMs (column A), the randomized PAM (column B), and of  $\bar{\omega}$ , the proportional range (range divided by total number of cells) of species (column C). The rows correspond to three resolutions:  $1/2^\circ$  (row 1),  $1/8^\circ$  (row 2) and  $1/32^\circ$  (row 3).

Figure 4. Average total species richness ( $\gamma$ ) as a function of accumulated number of sampling cells (extent) at different resolutions (area of sampling cell). The bars are standard deviations (based on 10 random replicates). Data sources were: in (a), raw-occurrence data, and (b), ENM-based distribution maps.

Figure 5. Average richness ( $\bar{\alpha}$ ) as a function of accumulated number of sampling cells (extent) at different resolutions (area of sampling cells).

Figure 6. Average value of  $\beta$  as a function of accumulated number of sampling cells (extent) at different resolutions (area of sampling cells).

Figure 7. Average total species richness ( $\gamma$ ) as a function of number of randomly accumulated sampling cells at different resolutions for the original (solid circles) and randomized (open circles) matrices. The bars are standard deviations (based on 10 random replicates). Triangles correspond to a nested sample in a NE-SW transect in the study region. The transect was formed by 13  $1/2^\circ$  cells.

Figure 1.

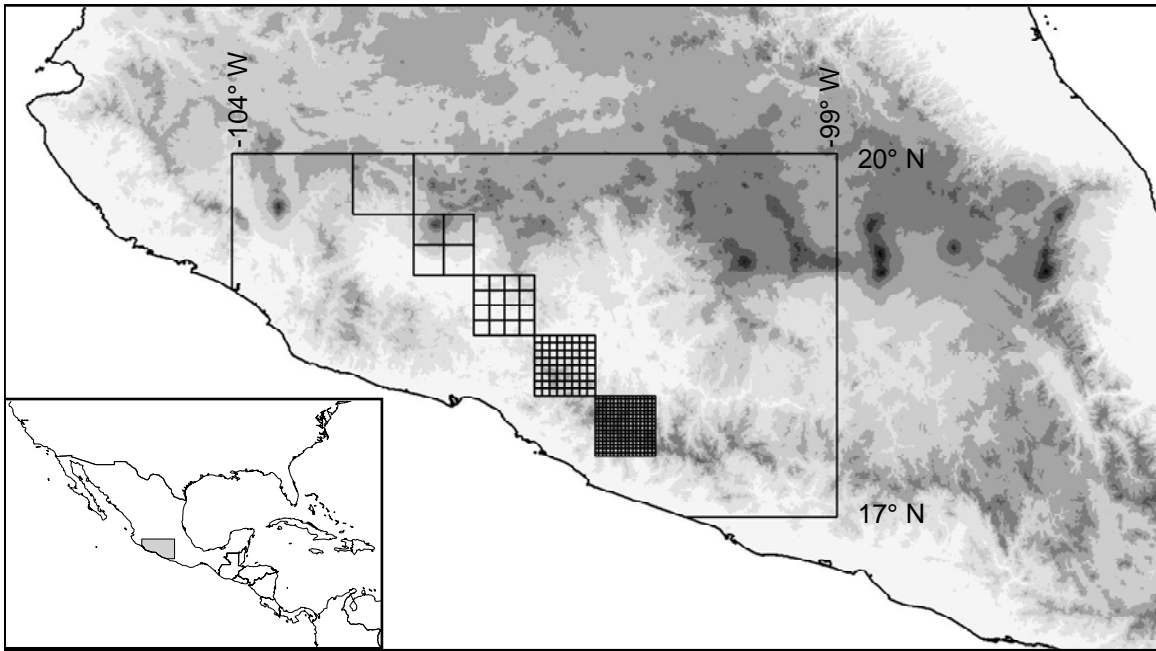


Figure 2.

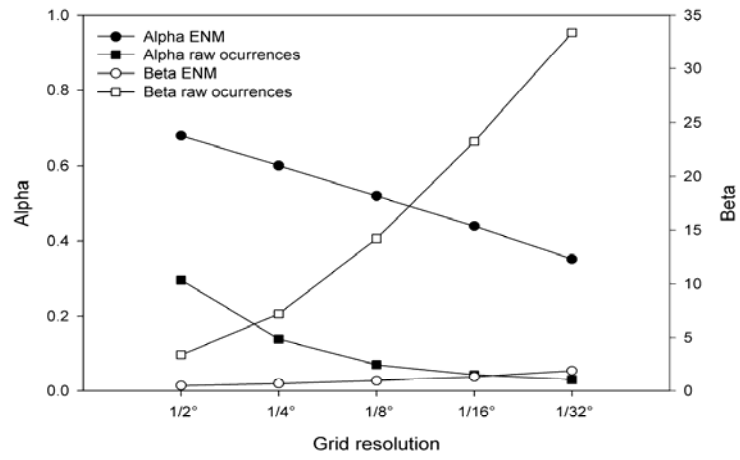


Figure 3.

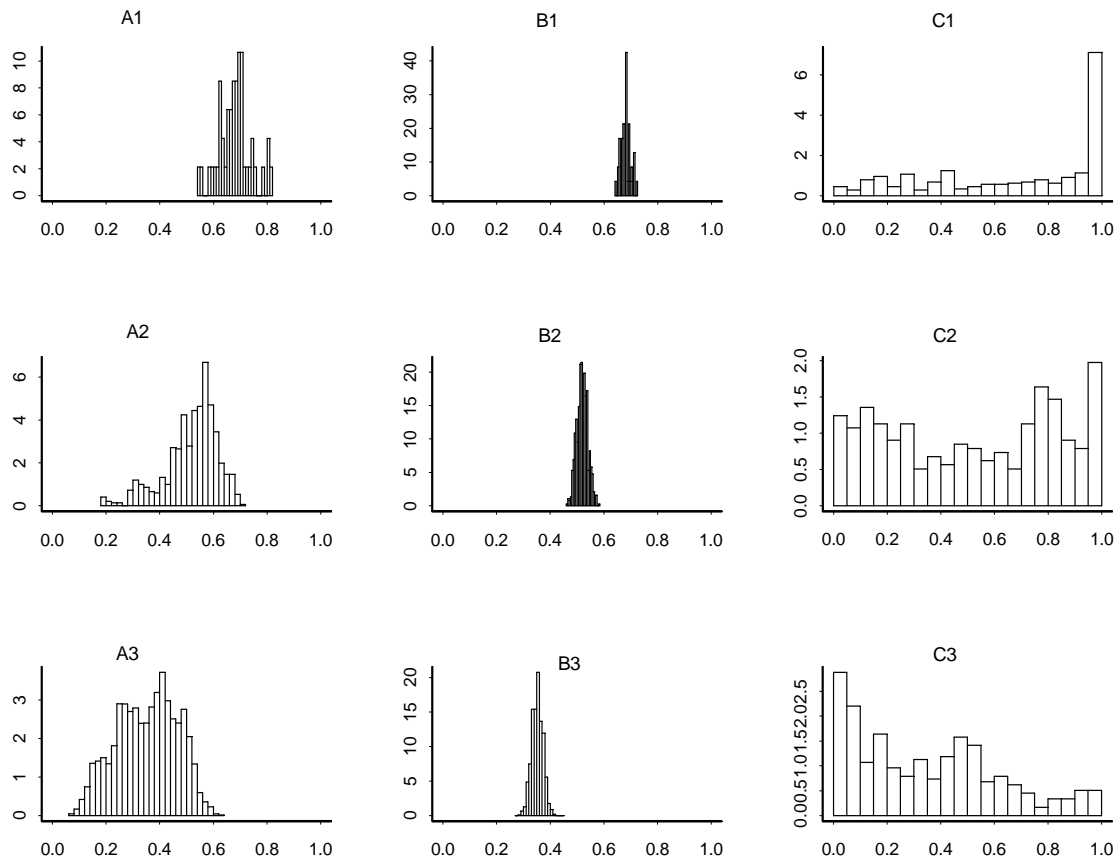


Figure 4.

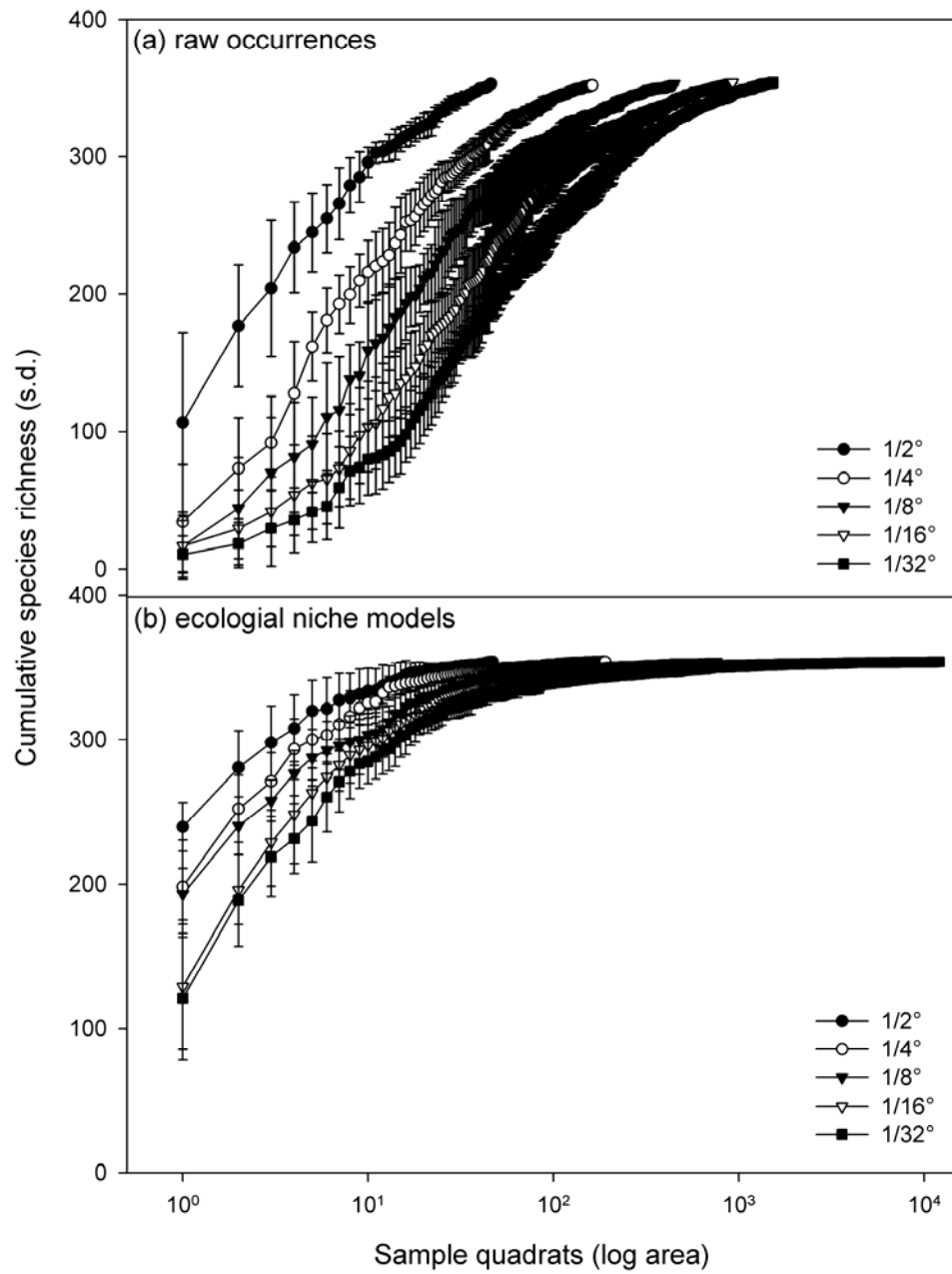




Figure 5.

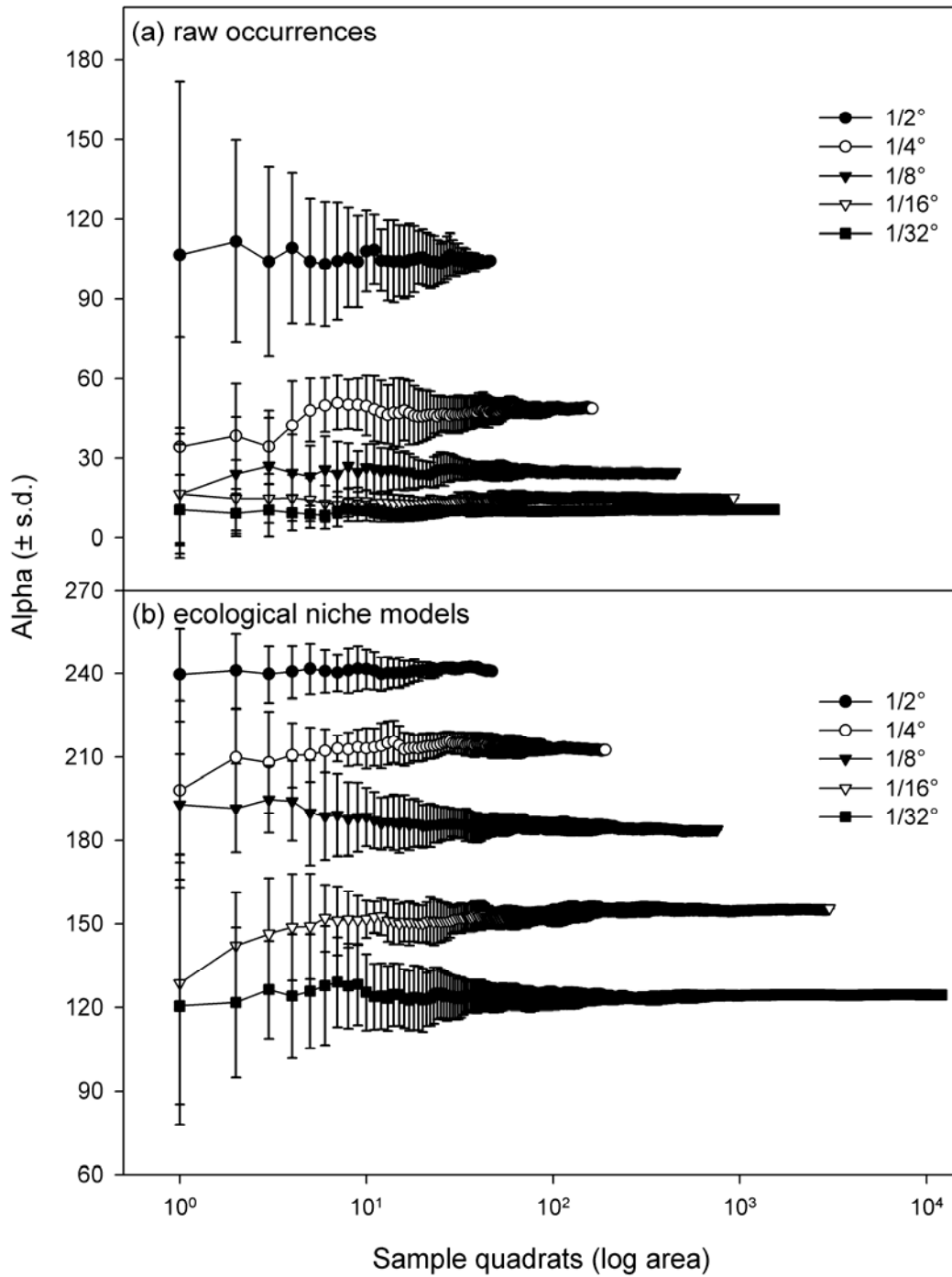


Figure 6.

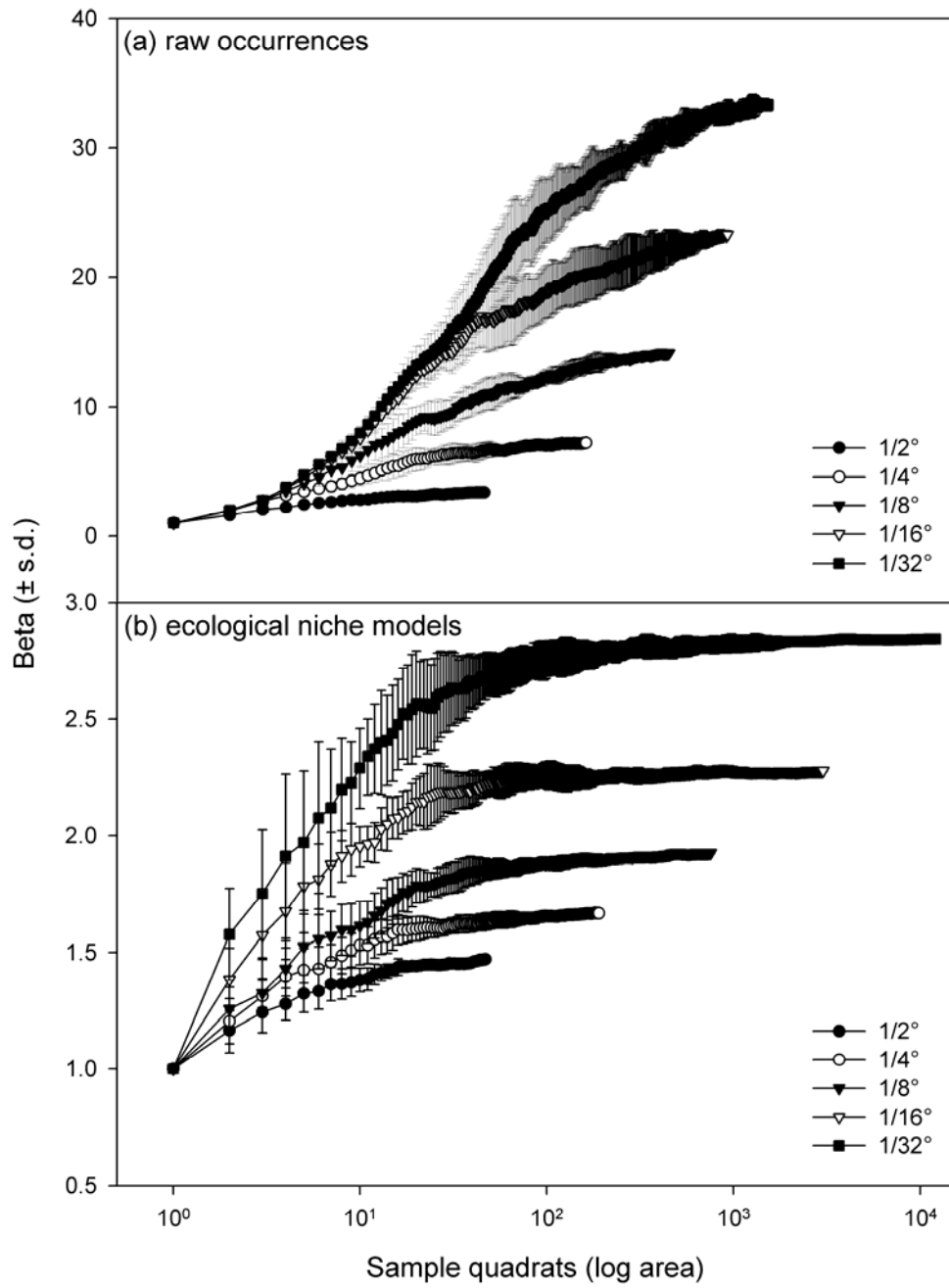
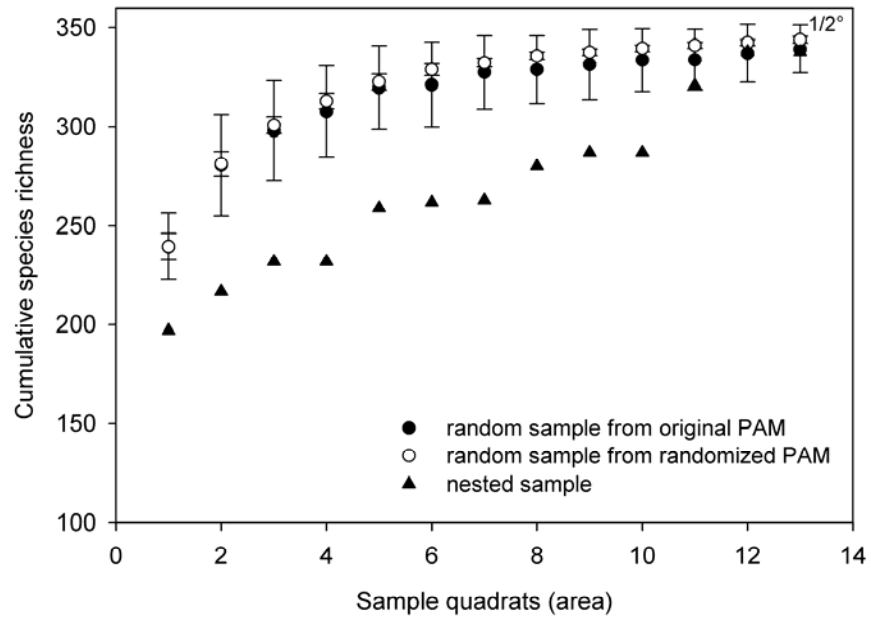


Figure 7.



## Discusión y conclusiones

El modelado de áreas de distribución potenciales a través de la correlación de variables ambientales con las localidades de colecta o muestreo de las especies, genera conjuntos de datos que guardan estrecha relación con el concepto de nicho ecológico “n” dimensional de Hutchinson (1957). Hutchinson (1978) definió dos tipos de variables a través de las cuales se pueden definir los ejes del nicho ecológico, las variables scenopoéticas (*scenopoetic*) y las bionómicas (*bionomic*). Para tener mayor claridad en el uso de este concepto, es conveniente hacer la distinción entre el espacio ecológico (variables ambientales) y su correspondiente en el espacio geográfico. En el primero podemos definir al nicho como el conjunto de valores de las variables ambientales, los cuales tienen una expresión en el espacio geográfico y en un momento dado pueden corresponder al área de distribución de la especie (Soberón *et al.*, aceptado). Los modelos de nicho ecológico que se utilizaron para obtener las áreas de distribución de las especies empleadas en esta tesis, se hicieron con variables scenopoéticas, las cuales reflejan la tolerancia de los organismos a ciertos factores físicos y químicos, como la temperatura y la precipitación, y están desacopladas de la dinámica poblacional; estas variables han sido utilizadas de distinta manera en la literatura especializada (Soberón *et al.*, enviado). El concepto de nicho ecológico es complejo, y gracias a aportaciones matemáticas y computacionales se ha podido avanzar en su definición y operatividad (Hutchinson, 1978; Phillips *et al.*, 2006; Soberón *et al.*, enviado).

A pesar del declive en el uso del concepto de término nicho en ecología, es un concepto relevante en el estudio de la biología de los organismos y en la ecología de comunidades a escala local y regional, un tema que está siendo evaluado nuevamente. A escala local son relevantes tanto los requerimientos de la especie como los impactos sobre los recursos para determinar su sobrevivencia, mientras que a escala regional los requerimientos seguramente son más importantes que los impactos (Chase & Leibold, 2003), sin embargo aún hacen falta estudios que integren este tipo de enfoques y distintas escalas en el análisis y predicción de los patrones de diversidad.

La propuesta de Whittaker (1960, 1972) para analizar la riqueza de especies de una región tiene la ventaja de poder interpretarse directamente a través del promedio del número de sitios proporcional ocupado por todas las especies (una medida del área de

distribución) en la región de estudio ( $\beta^{-1}$ ). Esta propuesta y la de Lande (1996) son complementarias, en la medida en que utilizan fórmulas que están altamente relacionadas (Ricotta, 2005). A pesar de la utilidad de estas fórmulas en el análisis de la diversidad, una matriz de presencias-ausencias contiene aún más información sobre la diversidad de las especies que las correspondientes medidas de  $\alpha$  y  $\beta$ , las cuales dependen exclusivamente de la suma de los marginales (de los renglones o de las columnas), por lo que la complejidad y naturaleza de una matriz de presencia-ausencia no se explota al máximo si exclusivamente usamos dichas medidas de diversidad; es decir, la configuración de una matriz de este tipo tiene más información que sólo sus marginales. Nuevos métodos con este tipo de matrices nos pueden ayudar a enriquecer el análisis de la diversidad, como es el caso de la diversidad proporcional de rango para analizar la “unicidad” o “endemicidad” de las regiones geográficas bajo estudio (Arita *et al.*, enviado).

El análisis de la diversidad a diferentes escalas espaciales, refleja que los cambios en escala (en el grano y la extensión), afectan las medidas de diversidad. Al fijar la extensión, como el total del área de estudio (medida a través del número de celdas), la  $\bar{\alpha}$  de modelos de nicho decrece linealmente con el logaritmo de la resolución (grano) y es independiente del área. La  $\bar{\alpha}$  se subestima cuando está basada en datos de localidades de colectas.  $\beta$  incrementa tanto al aumentar la resolución (grano más chico) como el área. Al aumentar la resolución (grano más chico), aumenta el valor de  $\beta$ , i.e., decrece el total del área ocupada, y nos acercamos a las áreas de distribución “verdaderas”, pues se acerca a una relación “área verdadera de distribución/área total de estudio” en donde el sesgo del estimado del área verdadera se hace cada vez menor. A escalas gruesas (grano grande), se subestima  $\beta$ . Una  $\beta$  grande implica que el área de distribución promedio ocupada es menor; la  $\beta$  de Whittaker es una función que no decrece con el área (pero hay excepciones cuando la región añadida contiene pocas o ninguna especie nueva, o cuando las especies en la región original tienen distribuciones muy restringidas (ver Apéndice del Capítulo 3). El hecho de que  $\beta$  cambie con el área y la  $\bar{\alpha}$  se mantenga constante, sugiere que para una relación especies-área (SAR) hay un componente área-invariante ( $\bar{\alpha}$ ) y uno área-dependiente ( $\beta$ ). Si la SAR es una función potencia, la

fracción del área ocupada en una región debería decrecer también como función potencia. Es difícil distinguir entre una SAR de un muestreo aleatorio cuando se aleatoriza la matriz fijando el marginal de las áreas de distribución: ¿qué información de la matriz original está manteniendo la SAR? Son  $\bar{\alpha}$  y  $\beta$  los componentes que construyen la SAR de un muestreo aleatorio, el cual es diferente a un muestreo anidado. La siguiente pregunta es ¿qué afecta o determina a  $\bar{\alpha}$  y a  $\beta$ ? Dependiendo de la escala,  $\bar{\alpha}$  puede ser afectada por factores ecológicos y  $\beta$  por factores del nivel regional, sin embargo hacen falta más estudios que confirmen esta hipótesis.

## Referencias

- Arita, H., Christen, J.A., Rodríguez, P. & Soberón, J. (enviado) Patterns of species richness and range size: Mathematical and biological constraints. *Global Ecology and Biogeography*
- Chase, J.M. & Leibold, M.A. (2003) *Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding Remarks. Cold Spring Harbor Symposium in Quantitative Biology, **22**, 415-427.
- Hutchinson, G.E. 1978. *Introduction to population ecology*. Yale University Press. 271 p.
- Lande, R. (1996) Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76: 5-13.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190**, 231–259.
- Ricotta, C. (2005) On hierarchical diversity decomposition. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 223-226.
- Soberón, J., Eaton, M., Menon, S. & Peteron, A.T. (enviado) Methods for measuring environmental niches to estimate geographical distribution of species. *Ecography*.
- Whittaker, R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, **30**, 279-338.
- Whittaker, R.H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, **21**, 213-251.

**Apéndice 1.** Listado de especies para las que existe al menos una localidad de colecta (latitud-longitud) en el polígono de estudio (Fig. 1, Capítulo 3). En total se seleccionaron 354 especies para realizar los análisis (Listado a). Todas las especies que no fueran residentes en el área de estudio se eliminaron del análisis (Listado b), así como aquellas para las que no se contó con un mapa raster o la distribución del mapa raster no entrara en el polígono de estudio (Listado c).

**Listado a.** Especies incluidas en los análisis (N = 354).

ANSERIFORMES

ANATIDAE

*Aix sponsa*

*Anas acuta*

*Anas americana*

*Anas clypeata*

*Aythya americana*

*Cairina moschata*

*Dendrocygna autumnalis*

*Dendrocygna bicolor*

APODIFORMES

APODIDAE

*Aeronautes saxatalis*

*Chaetura vauxi*

*Cypseloides niger*

*Cypseloides storeri*

*Panyptila sanctihieronymi*

*Streptoprocne rutila*

*Streptoprocne zonaris*

TROCHILIDAE

*Amazilia beryllina*

*Amazilia rutila*

*Amazilia violiceps*

*Amazilia viridifrons*

*Atthis heloisa*

*Calothorax lucifer*

*Calothorax pulcher*

*Colibri thalassinus*

*Cyananthus latirostris*

*Cyananthus sordidus*

*Eugenes fulgens*

*Eupherusa poliocerca*

*Heliomaster constantii*

*Heliomaster longirostris*

*Hylocharis leucotis*

*Lampornis amethystinus*

*Lampornis clemenciae*

*Lamprolaima rhami*

*Lophornis brachylopha*

*Thalurania ridgwayi*

*Tilmatura dupontii*

CAPRIMULGIFORMES

CAPRIMULGIDAE

*Caprimulgus ridgwayi*

*Chordeiles acutipennis*

*Chordeiles minor*

*Nyctidromus albicollis*

*Nyctiphrynus mcleodii*

NYCTIBIIDAE

*Nyctibius jamaicensis*

CHARADRIIFORMES

CHARADRIIDAE

*Charadrius alexandrinus*

*Charadrius collaris*

*Charadrius vociferus*

HAEMATOPODIDAE

*Haematopus palliatus*

JACANIDAE

*Jacana spinosa*

LARIDAE

*Sterna antillarum*

RECURVIROSTRIDAE

*Himantopus mexicanus*

SCOLOPACIDAE

*Actitis macularia*

CICONIIFORMES

ARDEIDAE

*Ardea alba*

*Botaurus lentiginosus*

*Bubulcus ibis*

*Butorides virescens*

*Cochlearius cochlearius*

*Egretta caerulea*

*Egretta thula*

*Egretta tricolor*

*Ixobrychus exilis*

*Nyctanassa violacea*

*Nycticorax nycticorax*

*Tigrisoma mexicanum*

CICONIIFORMES

THRESKIORNITHIDAE

*Eudocimus albus*

*Plegadis chihi*

COLUMBIFORMES

COLUMBIDAE

*Columbina minuta*

*Columbina passerina*

*Columbina talpacoti*

*Geotrygon albifacies*

*Geotrygon montana*

*Leptotila verreauxi*

*Patagioenas flavirostris*

*Zenaida asiatica*

*Zenaida macroura*

CORACIIFORMES

ALCEDINIDAE

*Ceryle torquata*

*Chloroceryle amazona*

*Chloroceryle americana*

CORACIIFORMES

MOMOTIDAE

*Momotus mexicanus*

CUCULIFORMES

CUCULIDAE

*Coccyzus minor*

*Geococcyx californianus*

*Geococcyx velox*

*Morococcyx erythropygus*

*Piaya cayana*

FALCONIFORMES

ACCIPITRIDAE

*Accipiter cooperii*  
*Accipiter gentilis*  
*Accipiter striatus*  
*Aquila chrysaetos*  
*Asturina nitida*  
*Buteo albicaudatus*  
*Buteo brachyurus*  
*Buteo jamaicensis*  
*Buteo lineatus*  
*Buteo magnirostris*  
*Buteogallus anthracinus*  
*Buteogallus urubitinga*  
*Chondrohierax uncinatus*  
*Elanus leucurus*  
*Geranospiza caerulescens*  
*Harpagus bidentatus*  
*Parabuteo unicinctus*  
*Spizaetus ornatus*  
FALCONIDAE  
*Caracara plancus*  
*Falco femoralis*  
*Falco peregrinus*  
*Falco rufigularis*  
*Falco sparverius*  
*Herpetotheres cachinnans*  
*Micrastur ruficollis*  
*Micrastur semitorquatus*  
GALLIFORMES  
CRACIDAE  
*Ortalis poliocephala*  
*Penelope purpurascens*  
ODONTOPHORIDAE  
*Colinus virginianus*  
*Cyrtonyx montezumae*  
*Dactylortyx thoracicus*  
*Dendrortyx macroura*  
PHASIANIDAE  
*Meleagris gallopavo*  
GRUIFORMES  
RALLIDAE  
*Aramides axillaris*  
*Aramides cajanea*  
*Coturnicops noveboracensis*  
*Fulica americana*  
*Porphyrio martinicus*  
*Porzana flaviventer*

PASSERIFORMES  
AEGITHALIDAE  
*Psaltriparus minimus*  
ALAUDIDAE  
*Eremophila alpestris*  
BOMBYCILLIDAE  
*Bombycilla cedrorum*  
CARDINALIDAE  
*Cardinalis cardinalis*  
*Cardinalis sinuatus*  
*Cyanocompsa parellina*  
*Passerina caerulea*  
*Passerina leclancherii*  
*Passerina versicolor*  
*Pheucticus chrysopheplus*  
*Pheucticus melanocephalus*  
*Saltator atriceps*  
*Saltator coerulescens*  
CERTHIIDAE  
*Certhia americana*  
CINCLIDAE  
*Cinclus mexicanus*  
CORVIDAE  
*Aphelocoma ultramarina*  
*Aphelocoma unicolor*  
*Calocitta colliei*  
*Calocitta formosa*  
*Corvus corax*  
*Cyanocitta stelleri*  
*Cyanocorax sanblasianus*  
*Cyanocorax yncas*  
*Cyanolyca mirabilis*  
DENDROCOLAPTIDAE  
*Dendrocolaptes sanctithomae*  
*Lepidocolaptes affinis*  
*Lepidocolaptes leucogaster*  
*Lepidocolaptes souleyetii*  
*Sittasomus griseicapillus*  
*Xiphocolaptes promeropirhynchus*  
*Xiphorhynchus flavigaster*  
EMBERIZIDAE  
*Aimophila botterii*  
*Aimophila humeralis*  
*Aimophila rufescens*  
*Aimophila ruficauda*  
*Aimophila ruficeps*

*Amaurospiza concolor*  
*Arremonops rufivirgatus*  
*Atlapetes pileatus*  
*Buarremon brunneinucha*  
*Buarremon virenticeps*  
*Diglossa baritula*  
*Junco phaeonotus*  
*Melospiza melodia*  
*Melospiza kieneri*  
*Oriturus superciliosus*  
*Passerculus sandwichensis*  
*Pipilo albicollis*  
*Pipilo fuscus*  
*Pipilo maculatus*  
*Pipilo ocai*  
*Sicalis luteola*  
*Spizella atrogularis*  
*Spizella passerina*  
*Sporophila minuta*  
*Sporophila torqueola*  
*Volatinia jacarina*  
*Xenospiza baileyi*  
FORMICARIIDAE  
*Grallaria guatemalensis*  
FRINGILLIDAE  
*Carduelis notata*  
*Carduelis pinus*  
*Carpodacus mexicanus*  
*Coccothraustes abeillei*  
*Coccothraustes vespertinus*  
*Euphonia affinis*  
*Euphonia elegantissima*  
*Loxia curvirostra*  
FURNARIIDAE  
*Anabacerthia variegaticeps*  
*Automolus rubiginosus*  
HIRUNDINIDAE  
*Hirundo rustica*  
*Progne chalybea*  
*Progne sinaloae*  
*Progne subis*  
*Stelgidopteryx serripennis*  
*Tachycineta albilinea*  
*Tachycineta thalassina*  
ICTERIDAE  
*Agelaius phoeniceus*



*Cacicus melanicterus*  
*Icterus abeillei*  
*Icterus bullockii*  
*Icterus graduacauda*  
*Icterus gularis*  
*Icterus parisorum*  
*Icterus pectoralis*  
*Icterus pustulatus*  
*Icterus wagleri*  
*Molothrus aeneus*  
*Molothrus ater*  
*Sturnella magna*  
*Sturnella neglecta*  
LANIIDAE  
*Lanius ludovicianus*  
MIMIDAE  
*Melanotis caerulescens*  
*Mimus polyglottos*  
*Toxostoma curvirostre*  
*Toxostoma ocellatum*  
PARIDAE  
*Baeolophus wollweberi*  
*Poecile sclateri*  
PARULIDAE  
*Basileuterus belli*  
*Basileuterus culicivorus*  
*Basileuterus rufifrons*  
*Dendroica graciae*  
*Dendroica petechia*  
*Ergaticus ruber*  
*Euthlypis lachrymosa*  
*Geothlypis nelsoni*  
*Geothlypis poliocephala*  
*Geothlypis speciosa*  
*Geothlypis trichas*  
*Granatellus venustus*  
*Myioborus miniatus*  
*Myioborus pictus*  
*Parula pitiayumi*  
*Parula superciliosa*  
PASSERIDAE  
*Passer domesticus*  
PEUCEDRAMIDAE  
*Peucedramus taeniatus*  
PTILOGONATIDAE  
*Phainopepla nitens*

*Ptilonys cinereus*  
REGULIDAE  
*Regulus satrapa*  
SITTIDAE  
*Sitta carolinensis*  
STURNIDAE  
*Sturnus vulgaris*  
SYLVIIDAE  
*Polioptila albiloris*  
*Polioptila caerulea*  
*Polioptila melanura*  
*Polioptila nigriceps*  
THRAUPIDAE  
*Chlorospingus ophthalmicus*  
*Habia rubica*  
*Piranga erythrocephala*  
*Piranga flava*  
*Rhodinocichla rosea*  
TROGLODYTIDAE  
*Campylorhynchus brunneicapillus*  
*Campylorhynchus gularis*  
*Campylorhynchus jocosus*  
*Campylorhynchus megalopterus*  
*Campylorhynchus rufinucha*  
*Catherpes mexicanus*  
*Cistothorus palustris*  
*Cistothorus platensis*  
*Henicorhina leucophrys*  
*Salpinctes obsoletus*  
*Thryomanes bewickii*  
*Thryothorus felix*  
*Thryothorus pleurostictus*  
*Thryothorus sinaloa*  
*Troglodytes aedon*  
*Uropsila leucogastra*  
TURDIDAE  
*Catharus aurantiirostris*  
*Catharus frantzii*  
*Catharus occidentalis*  
*Ridgwayia pinicola*  
*Sialia mexicana*  
*Sialia sialis*  
*Turdus assimilis*  
*Turdus infuscatus*  
*Turdus migratorius*  
*Turdus rufopalliatus*

TYRANNIDAE  
*Campostoma imberbe*  
*Contopus pertinax*  
*Contopus sordidulus*  
*Deltarhynchus flammulatus*  
*Empidonax affinis*  
*Empidonax albigularis*  
*Empidonax fulvifrons*  
*Empidonax occidentalis*  
*Megarynchus pitangua*  
*Mitrephanes phaeocercus*  
*Myiarchus nuttingi*  
*Myiarchus tuberculifer*  
*Myiarchus tyrannulus*  
*Myiodynastes luteiventris*  
*Myiopagis viridicata*  
*Pitangus sulphuratus*  
*Rhynchocyclus brevirostris*  
*Sayornis nigricans*  
*Sayornis saya*  
*Tityra semifasciata*  
*Tyrannus crassirostris*  
*Tyrannus melancholicus*  
*Tyrannus vociferans*  
*Xenotriccus mexicanus*  
VIREONIDAE  
*Vireo brevipennis*  
*Vireo flavoviridis*  
*Vireo gilvus*  
*Vireo huttoni*  
*Vireo hypochryseus*  
*Vireo nelsoni*  
*Vireo solitarius*  
PELECANIFORMES  
ANHINGIDAE  
*Anhinga anhinga*  
FREGATIDAE  
*Fregata magnificens*  
PHALACROCORACIDAE  
*Phalacrocorax brasilianus*  
PICIFORMES  
PICIDAE  
*Campephilus guatemalensis*  
*Campephilus imperialis*  
*Colaptes auratus*  
*Dryocopus lineatus*

*Melanerpes aurifrons*  
*Melanerpes chrysogenys*  
*Melanerpes formicivorus*  
*Melanerpes hypopolius*  
*Melanerpes uropygialis*  
*Picoides scalaris*  
*Picoides stricklandi*  
*Picoides villosus*  
*Piculus auricularis*  
*Veniliornis fumigatus*  
RAMPHASTIDAE  
*Aulacorhynchus prasinus*  
PODICIPEDIFORMES  
PODICIPEDIDAE  
*Podiceps nigricollis*  
*Podilymbus podiceps*  
PSITTACIFORMES  
PSITTACIDAE  
*Amazona albifrons*

*Amazona finschi*  
*Amazona oratrix*  
*Ara militaris*  
*Aratinga canicularis*  
*Rhynchopsitta pachyrhyncha*  
STRIGIFORMES  
STRIGIDAE  
*Aegolius acadicus*  
*Asio otus*  
*Asio stygius*  
*Bubo virginianus*  
*Ciccaba virgata*  
*Glaucidium brasilianum*  
*Glaucidium gnoma*  
*Glaucidium palmarum*  
*Megascops guatemalae*  
*Megascops kennicottii*  
*Megascops seductus*  
*Megascops trichopsis*

*Otus flammeolus*  
*Strix occidentalis*  
*Strix varia*  
TYTONIDAE  
*Tyto alba*  
TINAMIDAE  
*Crypturellus cinnamomeus*  
TROGONIFORMES  
TROGONIDAE  
*Euptilotis neoxenus*  
*Trogon citreolus*  
*Trogon elegans*  
*Trogon mexicanus*

**Listado b.** Las siguientes especies fueron eliminadas del conjunto de especies con que se hicieron los análisis o bien por no tener un estatus de reproducción y residencia en la zona de estudio (\*): migratoria, visitante de invierno o transitoria, o reproductor holártico (sensu Howell & Webb, 1995); o porque tienen una distribución en el mapa raster que no entra en el polígono de estudio (N = 153).

ANSERIFORMES

ANATIDAE

*Anas crecca*

*Anas discors*

*Anas platyrhynchos*

*Anas strepera*

*Anser albifrons*

*Aythya affinis*

*Aythya collaris*

*Aythya valisineria*

*Bucephala albeola*

*Lophodytes cucullatus*

APODIFORMES

TROCHILIDAE

*Amazilia cyanocephala*

*Archilochus alexandri*

*Calypte costae*

*Campylopterus hemileucurus*

*Stellula calliope*

CICONIIFORMES

ARDEIDAE

*Ardea herodias*

THRESKIORNITHIDAE

*Platalea ajaja*

*Plegadis falcinellus*

CORACIIFORMES

ALCEDINIDAE

*Ceryle alcyon*

CUCULIFORMES

CUCULIDAE

*Coccyzus americanus*

*Coccyzus erythrophthalmus*

*Crotophaga ani*

CHARADRIIFORMES

CHARADRIIDAE

*Charadrius semipalmatus*

*Charadrius wilsonia*

*Pluvialis squatarola*

LARIDAE

*Larus argentatus*

*Larus atricilla*

*Larus californicus*

*Larus delawarensis*

*Larus pipixcan*

*Rynchops niger*

*Sterna caspia*

*Sterna elegans*

*Sterna forsteri*

*Sterna hirundo*

*Sterna maxima*

RECURVIROSTRIDAE

*Recurvirostra americana*

SCOLOPACIDAE

*Aphriza virgata*

*Arenaria interpres*

*Bartramia longicauda*

*Calidris alba*

*Calidris bairdii*

*Calidris himantopus*

*Calidris mauri*

*Calidris minutilla*

*Catoptrophorus semipalmatus*

*Gallinago delicata*

*Heteroscelus incanus*

*Limnodromus scolopaceus*

*Limosa fedoa*

*Numenius americanus*

*Numenius phaeopus*

*Phalaropus lobatus*

*Phalaropus tricolor*

*Tringa flavipes*

*Tringa melanoleuca*

*Tringa solitaria*

FALCONIFORMES

ACCIPITRIDAE

*Buteo albonotatus*

*Buteo platypterus*

*Buteo swainsoni*

*Circus cyaneus*

*Pandion haliaetus*

FALCONIDAE

*Falco columbarius*

GRUIFORMES

RALLIDAE

*Gallinula chloropus*

*Porzana carolina*

PASSERIFORMES

CARDINALIDAE

*Passerina amoena*

*Passerina ciris*

*Passerina cyanea*

*Pheucticus ludovicianus*

*Spiza americana*

EMBERIZIDAE

*Ammodramus savannarum*

*Calcarius mccownii*

*Chondestes grammacus*

*Haplospiza rustica*

*Melospiza georgiana*

*Melospiza lincolni*

*Pipilo chlorurus*

*Poocetes gramineus*

*Spizella breweri*

*Spizella pallida*

*Zonotrichia leucophrys*

FRINGILLIDAE

*Carpodacus cassinii*

HIRUNDINIDAE

*Tachycineta bicolor*

ICTERIDAE

*Euphagus cyanocephalus*

*Icterus cucullatus*

*Icterus galbula*

*Icterus spurius*

*Xanthocephalus xanthocephalus*

MIMIDAE

*Dumetella carolinensis*

MOTACILLIDAE

*Anthus rubescens*

*Anthus spragueii*

PARULIDAE

*Cardellina rubrifrons*

*Dendroica coronata*

*Dendroica dominica*  
*Dendroica fusca*  
*Dendroica magnolia*  
*Dendroica nigrescens*  
*Dendroica occidentalis*  
*Dendroica palmarum*  
*Dendroica pensylvanica*  
*Dendroica townsendi*  
*Dendroica virens*  
*Helmitheros vermivorus*  
*Icteria virens*  
*Mniotilta varia*  
*Oporornis philadelphia*  
*Oporornis tolmiei*  
*Parula americana*  
*Protonotaria citrea*  
*Seiurus aurocapilla*  
*Seiurus motacilla*  
*Seiurus noveboracensis*  
*Setophaga ruticilla*  
*Vermivora celata*  
*Vermivora crissalis*  
*Vermivora luciae*  
*Vermivora ruficapilla*

*Vermivora virginiae*  
*Wilsonia canadensis*  
*Wilsonia pusilla*  
REGULIDAE  
*Regulus calendula*  
SYLVIIDAE  
*Polioptila plumbea*  
THRAUPIDAE  
*Piranga ludoviciana*  
*Piranga rubra*  
TURDIDAE  
*Catharus guttatus*  
*Catharus ustulatus*  
*Hylocichla mustelina*  
*Myadestes unicolor*  
*Sialia currucoides*  
TYRANNIDAE  
*Contopus cinereus*  
*Contopus cooperi*  
*Contopus virens*  
*Empidonax alnorum*  
*Empidonax difficilis*  
*Empidonax flaviventris*  
*Empidonax hammondi*

*Empidonax minimus*  
*Empidonax oberholseri*  
*Empidonax traillii*  
*Empidonax wrightii*  
*Sayornis phoebe*  
*Tyrannus forficatus*  
*Tyrannus verticalis*  
VIREONIDAE  
*Vireo atricapilla*  
*Vireo cassinii*  
*Vireo leucophrys*  
*Vireo philadelphicus*  
PELECANIFORMES  
PELECANIDAE  
*Pelecanus erythrorhynchos*  
PICIFORMES  
PICIDAE  
*Sphyrapicus nuchalis*  
*Sphyrapicus varius*  
STRIGIFORMES  
STRIGIDAE  
*Asio flammeus*  
*Athene cunicularia*  
*Micrathene whitneyi*

**Listado c.** Para las siguientes especies no se contó con un mapa de distribución tipo raster al momento de hacer los análisis, y no fueron incluidas en los análisis (N = 62).

ANSERIFORMES

ANATIDAE

*Anas cyanoptera*  
*Branta canadensis*  
*Oxyura jamaicensis*

APODIFORMES

APODIDAE

*Streptoprocne semicollaris*

TROCHILIDAE

*Archilochus colubris*  
*Chlorostilbon auriceps*  
*Phaethornis superciliosus*  
*Selasphorus platycercus*  
*Selasphorus rufus*  
*Selasphorus sasin*

CAPRIMULGIFORMES

CAPRIMULGIDAE

*Caprimulgus vociferus*

CHARADRIIFORMES

ALCIDAE

*Ptychoramphus aleuticus*

LARIDAE

*Anous stolidus*  
*Chlidonias niger*  
*Sterna paradisaea*

SCOLOPACIDAE

*Phalaropus fulicaria*

CICONIIFORMES

CATHARTIDAE

*Cathartes aura*  
*Coragyps atratus*

CICONIIDAE

*Mycteria americana*

COLUMBIFORMES

COLUMBIDAE

*Columba livia*  
*Columbina inca*  
*Patagioenas fasciata*

CUCULIFORMES

CUCULIDAE

*Crotophaga sulcirostris*

GALLIFORMES

ODONTOPHORIDAE

*Philortyx fasciatus*

PHASIANIDAE

*Phasianus colchicus*

GRUIFORMES

RALLIDAE

*Pardirallus maculatus*  
*Rallus elegans*  
*Rallus limicola*  
*Rallus longirostris*

PASSERIFORMES

CORVIDAE

*Aphelocoma coerulescens*

DENDROCOLAPTIDAE

*Xiphorhynchus erythropygius*

FRINGILLIDAE

*Carduelis psaltria*

HIRUNDINIDAE

*Petrochelidon pyrrhonota*

*Riparia riparia*

ICTERIDAE

*Quiscalus mexicanus*

MOTACILLIDAE

*Anthus cervinus*

SITTIDAE

*Sitta pygmaea*

THRAUPIDAE

*Piranga bidentata*

TURDIDAE

*Myadestes occidentalis*

TYRANNIDAE

*Attila spadiceus*  
*Myiarchus cinerascens*  
*Myiozetetes similis*

*Pachyramphus aglaiae*

*Pachyramphus major*

*Pyrocephalus rubinus*

VIREONIDAE

*Vireo bellii*

*Vireo plumbeus*

*Vireolanius melitophrys*

PELECANIFORMES

PELECANIDAE

*Pelecanus occidentalis*

PHAETHONTIDAE

*Phaethon aethereus*

SULIDAE

*Sula leucogaster*

PICIFORMES

PICIDAE

*Sphyrapicus thyroideus*

PODICIPEDIFORMES

PODICIPEDIDAE

*Aechmophorus clarkii*

*Aechmophorus occidentalis*

*Tachybaptus dominicus*

PROCELLARIIFORMES

PROCELLARIIDAE

*Puffinus griseus*

*Puffinus lherminieri*

TROGONIFORMES

TROGONIDAE

*Trogon collaris*

**Apéndice 2.** Cronología y características de los conceptos de nicho ecológico y su relación con el modelado de nicho ecológico utilizando variables abióticas (scenopoéticas *sensu* Hutchinson, 1978; ver nota al pie de página 17).

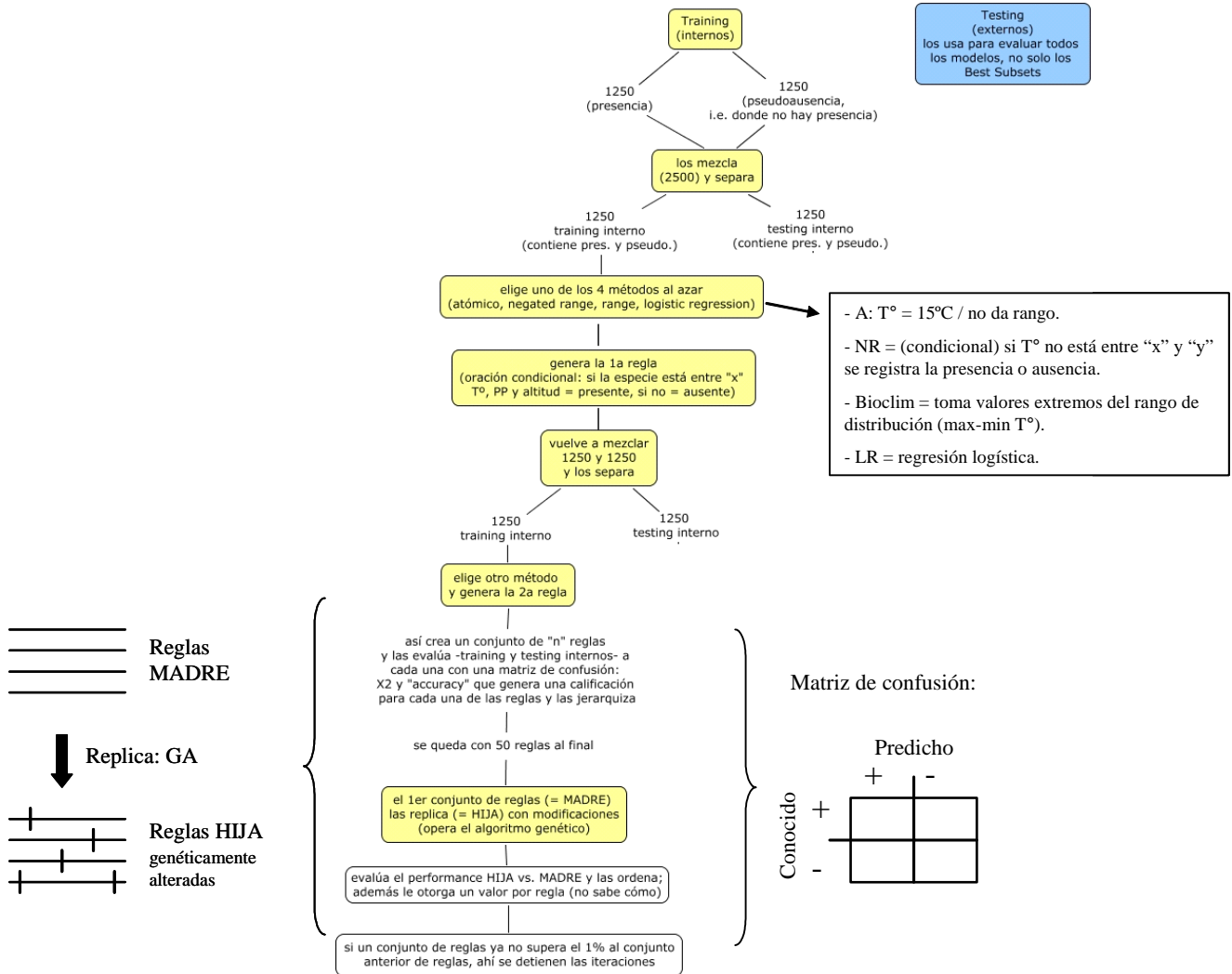
| Autor         | Año        | Elementos del concepto  | Relación con el modelado del nicho ecológico usando variables abióticas  |
|---------------|------------|---|--|
| R. H. Johnson | 1910       | <ul style="list-style-type: none"> <li>- Se refirió a los hábitos y hábitats de unas catarinas, y utilizó la palabra nicho por primera vez de forma explícitamente biológica.</li> <li>- Exclusión competitiva.</li> </ul>  |  |
| J. Grinnell   | 1913-1920s | <ul style="list-style-type: none"> <li>- El lugar que una especie ocupa en el ambiente como una forma de ver las condiciones necesarias para que la especie pueda existir, incluyendo tolerancias fisiológicas, limitantes morfológicas, hábitos de alimentación e interacción con miembros de otras comunidades (espacio, dieta, estrategias de forrajeo). Nicho = habitat; cada especie ocupa un nicho; como una forma de ver los efectos del ambiente sobre la especie.</li> <li>- Los nichos pueden existir en la ausencia de la especie y quedar vacíos. Los nichos como “recesos o lugares” en una comunidad se distinguen claramente de sus ocupantes.</li> <li>- Provee una explicación a la cercana correspondencia de una especie a una asociación particular de vegetación.</li> <li>- Exclusión competitiva.</li> <li>- Se restringe a una sola especie.</li> </ul>   | <p>Aplicaría sólo para el factor ambiental del hábitat, sin precisión en la dieta y las estrategias de forrajeo. De acuerdo con este concepto, se podrían modelar nichos potenciales (vacíos) para que distintas especies las ocupen. Resultar difícil medir el papel y la posición funcional de un organismo en la comunidad.</p> |
| C. Elton      | 1927       | <ul style="list-style-type: none"> <li>- Papel ecológico de la especie en la comunidad a la que pertenecen, principalmente en relación a la cadena alimenticia, y el impacto de la especie sobre el ambiente; como una forma de ver el efecto de la especie sobre el ambiente.</li> <li>- ‘It is ... convenient to have some term to describe the status of an animal in its community, to indicate what it is doing and not merely what it looks like, and the term used is “niche”.’; ‘its place in the biotic environment, <i>its relations to food and enemies</i>’ (Schoener 1989, pp. 63-64, citado en cap. 1).</li> <li>- Sin hacerlo tan explícito como Grinnell, incluye factores microambientales (capa de follaje de donde se toman los alimentos). Excluye explícitamente factores macroambientales.</li> <li>- Hay a menudo un paralelo extraordinario entre nichos de comunidades separadas (e.g., hienas y zorro ártico).</li> <li>- No limita su discusión al alimento: ‘... it is convenient sometimes to include other factors than food when describing the niche of any animal.’</li> <li>- Igual que Grinnell, ve el nicho como lugares inmutables o recesos en una comunidad.</li> <li>- No se restringe a una sola especie.</li> </ul> | <p>Debido a que centra el concepto en las propiedades tróficas, resultaría difícil observarlo en un modelo de predicción basado en GARP; aún más difícil de modelar si el concepto excluye los factores macroambientales; puede sin embargo sugerirse cómo ocurren los nichos en paralelo en comunidades separadas.</p>            |

|                  |                  |   |  |
|------------------|------------------|---|--|
| G. F. Gause      | 1934             | - La intensidad de competencia entre especies sugiere el grado al cual sus nichos se sobrelapan: principio de exclusión competitiva.  |  |
| D. Lack          | 1947             | - Las relaciones del nicho pueden proveer una base para la diversificación de las especies.   |  |
| Dice             | 1952             | - Subdivisión del habitat.<br>- ... 'the term does not include, except indirectly, any consideration of the function the species serves in the community.'  |  |
| Clarke           | 1954             | - Distingue dos conceptos diferentes: "nicho funcional" y "nicho lugar".<br>- Plantas y animales tienen una función en el complejo ecológico.   | Probablemente lo que se refiere al nicho lugar.  |
| G. E. Hutchinson | 1944, 1957, 1978 | - (1944) 'The term niche (in Gause's sense, rather than Elton's) is here defined as the sum of all the environmental factors acting on the organism; the niche thus defined is a region of an n-dimensional hyper-space, comparable to the phase-space of statistical mechanics.' (p. 20).<br>- (1957) Enfoque cuantitativo para referirse a los "n" factores limitantes de una especie. La cantidad de cada factor limitante puede ser graficado en un hipervolumen de "n" dimensiones. El espacio ocupado en el espacio n-dimensional representa el rango de condiciones en el que la especie puede vivir. El hipervolumen n-dimensional representa el nicho fundamental y no presenta interacciones bióticas. El volumen del nicho fundamental bajo la influencia de las interacciones, es el nicho realizado. Este concepto permite la participación del análisis teórico y predicciones.<br>- 'Consider two independent environmental variables $x_1$ and $x_2$ , which can be measured along ordinary rectangular coordinates. Let the limiting values permitting a species S1 to survive and reproduce be respectively $x'_1$ for $x_1$ and $x'_2$ for $x_2$ . An area is thus defined, each point of which corresponds to a possible environmental state permitting the species to exist indefinitely. If the variables are independent in their action on the species, we may regard this area as the rectangle ( $x_1 = x'_1$ , $x_1 = x''_1$ , $x_2 = x'_2$ , $x_2 = x''_2$ ), but failing such independence the area will exist whatever the shape of its sides.<br>We may now introduce another variable, $x_3$ and obtain a volume, and then further variables $x_4 \dots x_n$ until all of the ecological factors relative to S1 have been considered. In this way an n-dimensional hypervolume is defined, every point in which corresponds to a state of the environment which would permit the species S1 to exist indefinitely. For any species S1, this hypervolume N1 will be called fundamental niche of S1. Similarly for a second species S2 the fundamental niche will be a similar defined hypervolume N2.<br>It will be apparent that if this procedure could be carried out, all $X_n$ variables, both physical and biological, being considered, the | El riesgo de utilizar el concepto de nicho fundamental como sinónimo de los modelos resultantes del GARP, es que se hacen muchas inferencias con respecto a las n-dimensiones no ambientales (i.e., aquellas coberturas que no fueron introducidas en el modelos). Por este motivo se podría pensar que el GARP predice sólo una parte del nicho fundamental como el propuesto por Hutchinson.<br>Los modelos de nicho ecológico que hemos realizado se basan exclusivamente en variables scenopoéticas (ver nota al pie de la página 17), lo cual nos permite ignorar la competencia y la dinámica poblacional. Para análisis de carácter macroecológico, de predicción de rutas de invasión de especies, entre otros, este tipo de modelos son muy útiles. |

|                           |      |   |  |
|---------------------------|------|---|--|
|                           |      | <p>fundamental niche of any species will completely define its ecological properties. The fundamental niche defined in this way is merely an abstract formalization of what is usually meant by an ecological niche.' (p. 416).</p> <p>- (1978) Distinción entre dos conjuntos de variables de nicho: scenopoéticas (abióticas, como temperatura y precipitación, desacopladas de la dinámica poblacional) y bionómicas (bióticas, interacciones acopladas a la dinámica poblacional). Ver nota al pie de la página 17.</p> |  |
| Chase & Leibold           | 2003 | - Descripción conjunta de los factores del ambiente que permiten que la población tenga una tasa de natalidad igual o mayor que su tasa de mortalidad junto con los efectos de la población sobre dichos factores ambientales.  | Utilizan tanto variables scenopoéticas (sobre las que no tiene efecto la población) como bionómicas (sobre las que tiene efecto la población). |
| Odling-Smee <i>et al.</i> | 2003 | - El nicho definido como todos los requerimientos o características de adaptación de la especie; esta definición no es operativa en el sentido de que requiere conocer a que esta adaptada la especie.  |  |



**Apéndice 3.** Representación de la construcción y evaluación de reglas en el proceso de construcción de modelos de nicho ecológico en GARP (Genetic Algorithm for Rule-set Production; Stockwell & Noble, 1992; Stockwell & Peters, 1999).



**Apéndice 4.** Código en QBasic para el cálculo de las diversidades alfa, beta y gamma de la matriz de presencias-ausencias para un muestreo aleatorio (elaborado por Jorge Soberón).

```

OPTION NOLET
RANDOMIZE
OPEN #1: NAME "c:\nombre del archivo de entrada.txt"
ASK #1: FILESIZE numvar
print numvar
!
DIM a(5,9)
DIM alfa (5),omega(9),gama(5),alfaprom(5),omegaprom(5),acum(9)
DIM origin (5), r(5) !r es el arreglo que recibe las coordenadas al azar, s es el número
de especies y h el número de sitios, los valores 9 y 5 son un
ejemplo de las dimensiones de la matriz de presencia-ausencia

s=9
h=5
MAT INPUT #1: a
CLOSE # 1
!
!
PRINT " _____ "
!
!Genera un vector con coordenadas al azar entre 1 y tope
!
l=0
cuenta=0
tope=5
FOR i=1 to tope
    origin(i)=i
NEXT i
!
DO
indice=INT(RND*tope +1)
l=l+1
r(l)=origin(indice)
FOR i=indice+1 to tope
    origin(i-1)=origin(i)
NEXT i
tope=tope-1
LOOP UNTIL tope=0
!
!
FOR i=1 to h
    PRINT i,r(i)
NEXT i

```

```

INPUT x
!
!
FOR j = 1 TO h
  alfa(j)=0
  FOR i=1 to s
    alfa(j)=alfa(j)+a(j,i)          !Suma sobre todas las especies. Riquezas
  NEXT i
NEXT j
!
!
FOR i=1 to s
  omega(i)=0
  FOR j=1 to h
    omega(i)=omega(i)+a(j,i)      !Suma sobre todos los lugares. Incidencias
  NEXT j
NEXT i
!
!
prom=0
FOR k=1 TO h          !Gama es el # total de especies, acumulado. Notar que k es indice
                     de cuántas celdas, no cuáles
  gama(k)=0          !Se va a usar el indice aleatorizado que está en r(j)
  suma=0
  FOR i=1 to s
    IF a(r(k),i)>0 THEN
      acum(i)=1      !Marca como presentes todas las especies presentes.
    END IF          !Sitio por sitio
  NEXT i
  FOR i=1 to s
    suma=suma+acum(i)
  NEXT i
  gama(k)= suma
  prom=prom+alfa(r(k)) !Se aprovecha el loop para calcular los promedios de alfa
  alfaprom(k)=prom/k
NEXT k
!
!
OPEN #2: NAME "c:\nombre del archivo de salida.txt"
RESET #2: END
FOR j=1 to h
  PRINT #2: j, gama(j), alfaprom(j), gama(j)/alfaprom(j)
NEXT j
CLOSE #2
END

```