



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

**PATRONES DE DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL DE LOS ANFIBIOS EN  
LAS DIFERENTES CORDILLERAS DE MÉXICO**

# **TESIS**

(POR ARTÍCULO CIENTÍFICO)

DIFFERENTIAL EFFECTS OF THE SPATIAL SCALE ON AMPHIBIAN  
DIVERSITY PATTERNS IN ELEVATIONAL GRADIENTS IN MEXICO

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**RICARDO RIVERA REYES**

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. LETICIA M. OCHOA OCHOA  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. IRENE GOYENCHEA MAYER-GOYENCHEA  
CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS, UAEH  
DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

Ciudad Universitaria, CD. MX., Enero, 2021



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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





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

**PATRONES DE DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL DE LOS ANFIBIOS EN  
LAS DIFERENTES CORDILLERAS DE MÉXICO**

# **TESIS**

(POR ARTÍCULO CIENTÍFICO)

DIFFERENTIAL EFFECTS OF THE SPATIAL SCALE ON AMPHIBIAN  
DIVERSITY PATTERNS IN ELEVATIONAL GRADIENTS IN MEXICO

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**RICARDO RIVERA REYES**

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. LETICIA M. OCHOA OCHOA  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. IRENE GOYENCHEA MAYER-GOYENCHEA  
CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS, UAEH  
DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

Ciudad Universitaria, CD. MX., 2021

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

OFICIO FCIE/DAIP/462/2020

ASUNTO: Oficio de Jurado

**M. en C. Ivonne Ramírez Wence**  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
Presente.

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Biología Evolutiva, Ecología, Manejo Integral de Ecosistemas y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **21 de septiembre de 2020** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del alumno **RIVERA REYES RICARDO** con número de cuenta **409025172** por la modalidad de graduación de **tesis por artículo científico** titulado: **“Differential effects of the spatial scale on amphibian diversity patterns in elevational gradients in Mexico”**, que es producto del proyecto realizado en la maestría que lleva por título **“Patrones de distribución altitudinal de los anfibios en las diferentes cordilleras de México”** ambos realizados bajo la dirección de la **DRA. LETICIA MARGARITA OCHOA OCHOA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. VÍCTOR MANUEL GUILLERMO SÁNCHEZ-CORDERO DÁVILA  
Vocal: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO  
Secretario: DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA  
Suplente: DRA. TANIA ESCALANTE ESPINOSA  
Suplente: DR. CRISÓFORO FABRICIO VILLALOBOS CAMACHO

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

**ATENTAMENTE**  
**“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”**  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 26 de noviembre de 2020

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



**COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria  
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX Tel. (+5255)5623 7002 <http://pbiol.posgrado.unam.mx/>

## **Agradecimientos institucionales**

- En primer lugar, agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por la oportunidad de haber realizado el maestría y por todas las facilidades y ayuda que me brindaron durante esta etapa en mi vida.
- Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y a todos los mexicanos por el apoyo económico otorgado bajo la beca 886417, sin la cual habría sido muy difícil el desarrollo de este proyecto.
- Al Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado porque hizo posible la realización de una estancia de investigación.
- Por último, doy mis más sinceras gracias a mi tutora, la Dra. Leticia M. Ochoa-Ochoa, y a los miembros del comité tutor, Dra. Irene Goyenechea Meyer-Goyenechea y Dr. José Jaime Zuñiga Vega por su buena disposición y todo el tiempo invertido durante el desarrollo de este proyecto.

## **Agradecimientos personales**

Desde el momento que decidí comenzar esta etapa de mi desarrollo personal y profesional he recibido el apoyo incondicional de viejos y nuevos amigos, además, he tenido la oportunidad de conocer y convivir con muchas otras personas que, sin ser precisamente su intención, ayudaron en mucho durante esta etapa. Sin duda, tengo mucho que agradecer y espero no olvidar mencionar a nadie, y si así lo fuera, les pido disculpas de antemano.

En primer lugar, quiero agradecer a mi familia, pues ellos han sido mis amigos incondicionales de toda mi vida. Gracias a mis padres, que sin saberlo, me han dado todo lo necesario para poder llegar hasta aquí. A mis hermanos, Yuli, Marquitos y Ale, por siempre estar ahí al pendiente de mí. Gracias a mis pequeñas sobrinas, Jimena y Regina, ustedes han sumado mucha luz a mis días.

Quiero agradecer a mi tutora, Lety. Has sido muy paciente y muy dedicada durante estos años del proyecto, y me has apoyado más de lo que, en ocasiones, siento que merecía. En verdad Lety, estoy muy agradecido contigo y con lo que he logrado estando bajo tu tutela.

A los miembros de mi comité tutor, Dra. Irene Goyenechea y Dr. José Jaime Zúñiga, nuevamente les agradezco su tiempo, paciencia y buena voluntad, todos sus comentarios, consejos y observaciones sin duda fueron de gran ayuda.

Agradezco a mi querido Dr. Arcadio Monroy, que ha sido todo un padre académico conmigo. Siempre aprendo cosas nuevas con usted, mi querido amigo y espero poder seguir aprendiendo por mucho más tiempo de su compañía.

A mis amigos Alán Jesús Palacios y Yetzubeli Aketzali, que siempre me han brindado su apoyo y amistad, motivándome siempre a seguir adelante. Siempre los recuerdo con mucho cariño a donde quiera que vaya.

A Nallely, por todo el apoyo que recibí de tu parte y que me motivó a no darme por vencido. Por eso y más te estoy muy agradecido.

Por supuesto, agradezco al Dr. Oscar A. Flores Villela por todo el apoyo e información que me brindó y que fue de ayuda para el proyecto. Además, agradezco todos esos ratos de risa que siempre vuelven amenos los días de mucho trabajo; gracias

por visitarnos en el cubículo de estudiantes, aunque a veces solo era para insultarnos. Y a mi estimado Dr. Julian Velazco, una persona admirable y muy talentosa de quien pude aprender muchas cosas.

A mis compañeros de laboratorio, que también formaron parte de esta aventura. Gracias Campi, Chaparrito, El Güero, Gonzy, Yolo, Atziri, Maluma, Tania-G, Sam, Alengendro, Gristian, Pátula, Carlitos y Tana, por las salidas a campo, las charlas, las chelas y el todo el apoyo.

Para todos mis nuevos amigos en el INECOL, con quienes tuve la fortuna de convivir en más de una temporada allá, en la bella Xalapa. Mi parcerero, Sebastian Villada y la orda colombiana, Lucho, Jr y a mi bella parce Raquel, gracias por el buen rato y los buenos tragos. A mi estimado Reuber

Del mismo modo, agradezco al Dr. Fabricio Villalobos, por haberme permitido realizar una estancia en su laboratorio, lo cual me ayudó en mucho para el desarrollo del proyecto. Así mismo, agradezco a sus estudiantes y al Dr. Jorge Antonio Gomez, con quienes pude compartir buenas charlas dentro y fuera del INECOL.

A mis amigos en Morelia, Ek, Natalia y Karen, gracias por su hospitalidad durante mi estancia en aquella hermosa ciudad. Al mismo tiempo agradezco al Dr. Victor Arroyo por la amabilidad que tuvo de prestarme un lugar en su laboratorio, y donde pude trabajar. Gracias a sus alumnos, por hacerme sentir parte del grupo.

Sin duda, hubo muchas personas más, que colaboraron y que sin intención he olvidado mencionar, pero sepan que les agradezco con toda sinceridad cualquier detalle que hayan tenido hacia mí.



Para todos aquellos que no desisten,  
que siguen luchando  
y consiguen sus sueños.

# Índice

Resumen .....	1
Abstract .....	3
Introducción .....	5
Patrones altitudinales .....	5
Los anfibios en México. ....	7
Las cordilleras de México. ....	8
Sobretiro artículo científico enviado	
Differential effects of the spatial scale on amphibian diversity patterns in elevational gradients in Mexico.....	11
Abstract .....	13
Material and Methods .....	18
Results.....	21
Discussion .....	24
Conclusions .....	29
Tables.....	30
Figures.....	32
Literature Cited .....	35
Discusión .....	41
Patrones de diversidad .....	41
Variables explicativas .....	43
Conclusiones .....	47
Bibliografía.....	48

## Resumen

Las montañas son sistemas de gran importancia ya que son cuna de una fracción importante de la biodiversidad mundial. Dentro de esta gran diversidad en las montañas, los anfibios son un grupo que ha recibido poca atención a pesar de estar cruzando una de las peores crisis de extinción en su historia. México, con sus extensas cordilleras, resulta ser un lugar idóneo para investigar los patrones altitudinales de riqueza de especies de anfibios y las variables ambientales que los explican. En el presente estudio se planteó el objetivo identificar los patrones de distribución altitudinal de la riqueza de anfibios, así como de las variables ambientales que explican dichos patrones y evaluar el efecto que tiene la escala espacial sobre ambos. Para ello, se utilizó una base de datos que contiene registros de colecta de anfibios de gran parte de las colecciones científicas del mundo. Los registros se proyectaron en un mapa de México y se diseñaron 14 transectos de 200 x 50 km a través de las cinco principales cordilleras de México para extraer una muestra del total de registros. Los gradientes fueron seleccionados de acuerdo con la pendiente de cada cordillera en cada transecto y con cuatro criterios que permitieron su estandarización. Los gradientes seleccionados se clasificaron en continentales y costeros, y la curva de riqueza de especies de cada transecto se clasificó dentro de uno de los cinco patrones descritos en la literatura: decreciente, planicie baja, planicie baja con un pico a altitudes intermedias, pico a altitudes intermedias y decreciente. Modelos lineales generalizados fueron empleados para poner a prueba seis modelos ambientales y su relación con la riqueza de especies: 1) temperatura, 2) precipitación, 3) dinámica agua-energía, 4) heterogeneidad topografía y las interacciones 5) topografía-temperatura y 6) topografía-precipitación. Tanto los patrones de riqueza como cada uno de los modelos se calcularon utilizando cuatro escalas de bandas altitudinales para cada gradiente (100, 200, 300 y 500 m). Se seleccionaron 20 gradientes, de los cuales, el 60% fueron continentales y el resto costeros, en los cuales hubo registro de 230 especies de anfibios. Encontramos cinco patrones de riqueza a través de las diferentes escalas espaciales, siendo el patrón de pico de riqueza a altitudes intermedias seguido del patrón decreciente de la riqueza los más comúnmente observados. La dinámica agua-energía fue el modelo más seleccionado y con mayor valor

de ajuste a pequeñas escalas, mientras que la temperatura y la heterogeneidad topográfica tuvieron una mayor relevancia conforme aumentó la escala. Los resultados de riqueza de especies apoyan la idea de que las montañas de México son sistemas de gran importancia ya que mantienen una gran diversidad de especies de anfibios. Además, las variables que explican la riqueza de especies son diferentes a través de la escala y a través de las diferentes cordilleras de México. Esto sugiere que diferentes mecanismos eco-evolutivos actúan a través de la escala espacial; además es probable que factores históricos-geográficos como el origen y la localización de las cordilleras también podrían influir en los patrones de riqueza que observamos hoy en día.

## **Abstract**

Mountains are systems of great importance since they are the cradle of a significant fraction of the world's biodiversity. Within this great diversity in the mountains, amphibians are a group that has received little attention despite facing one of the worst extinction crises in their history. Mexico, with its extensive mountain ranges, turns out to be an ideal place to investigate the elevational patterns of amphibian species richness and the environmental variables that explain them. In the present study, the objective was to identify the altitudinal distribution patterns of amphibian richness, as well as the environmental variables that explain these patterns and to evaluate the effect that the spatial scale has on both. In order to do this, a database containing Mexican amphibian collection records from most of the scientific collections of the world was used. The records were projected onto a map of Mexico and 14 transects of 200 x 50 km were designed through the five main mountain ranges of Mexico to extract a sample of the total records. The gradients were selected according to the slope of each mountain range in each transect and with four criteria that allowed their standardization. The selected gradients were classified as continental and coastal, and the species richness curve of each transect was classified within one of the five patterns described in the literature: decreasing, low plateau, low plateau with a peak at intermediate altitudes, peak at intermediate altitudes and decreasing. Generalized linear models were used to test six environmental models and their relationship with the amphibian species richness: 1) temperature, 2) precipitation, 3) water-energy dynamics, 4) topography heterogeneity and, two interactions, 5) topography-temperature and 6) topography-precipitation. Both the richness patterns and each of the models were calculated using four altitudinal band scales for each gradient (100, 200, 300 y 500 m). 20 gradients were selected, of which 60% were continental and the rest coastal with 230 species of amphibians recorded. Five patterns were found through the different spatial scales, the peak species richness pattern at intermediate altitudes followed by the decreasing pattern of species richness were the most commonly observed. The water-energy dynamics was the most selected model and with the highest adjustment value at small spatial scales, while temperature and topographic heterogeneity had a greater relevance as the spatial scale increased. The species richness results support the idea that the mountains of Mexico are highly

important systems in which a great diversity of amphibian species is maintained. In addition, the variables that explain species richness are different across the spatial scale and across the different mountain ranges of Mexico. This suggests that different eco-evolutionary processes operate across spatial scales; moreover, that historical-geographic factors such as the origin and location of mountain ranges could also have influenced the species richness patterns we observe today.

# Introducción

## Patrones altitudinales

Las montañas son elementos colosales que cubren cerca del 25% de la superficie terrestre y se estima que albergan cerca del 85% de la riqueza de varios grupos de vertebrados terrestres (Rahbek *et al.*, 2019a). No es casualidad que a lo largo de la historia científicos y naturalistas de la talla de von Humboldt, Darwin y Wallace, hasta Grinnell y Whittaker, se hayan interesado en descubrir cómo está distribuida la vida en las montañas (Grytnes y McCain, 2007; Lomolino, 2001). Aún en las pasadas décadas, el interés por estudiar los patrones de distribución de la vida a gran escala ha aumentado, tanto en las montañas como en otros gradientes como el batimétrico y el latitudinal (Grytnes y McCain, 2007).

En todo el mundo se han desarrollado rigurosos estudios que nos han permitido obtener información para dilucidar los patrones de distribución de la biodiversidad en gradientes altitudinales (Heaney, 2001; McCain, 2005, 2007a, 2007b, 2010; Md. Nor, 2001; Patterson *et al.*, 1998; Presley *et al.*, 2011; Rickart, 2001; Sánchez-Cordero, 2001). Al principio, la reducción gradual de la riqueza de especies conforme aumenta la altitud era comúnmente reconocido como un patrón general (patrón decreciente; Rahbek, 1995). Sin embargo, la acumulación de más estudios dio como resultado el reconocimiento de otros patrones como el de una mayor riqueza de especies a altitudes intermedias (patrón de pico a altitudes intermedias; Brown, 2001; Grytnes y McCain, 2007; Lomolino, 2001). Rahbek (1995; 2005), realizó una exhaustiva revisión de la literatura publicada sobre los patrones de distribución altitudinal de diferentes grupos taxonómicos en diferentes partes del mundo. Lo que Rahbek encontró, fue que el 50% de los estudios mostraban una mayor riqueza de especies a altitudes intermedias y que apenas un 25% de ellos reportaron una reducción de menor riqueza a altitudes bajas, el resto de los estudios mostraban otros patrones diferentes.

Los patrones de riqueza observados no son causados por la altitud *per se*, sino por las variables ambientales que se correlacionan con la altitud, combinadas con la historia geológica y evolutiva, las cuales han sido identificadas como las responsables de generar y mantener los patrones de riqueza (Brown, 2001; Rahbek *et al.*, 2019b). Esto ha

generado una gran cantidad de hipótesis que tratan de identificar cuáles de esas variables son las causantes directas de los patrones de diversidad, y estas hipótesis pueden ser clasificadas en cuatro categorías: climáticas, espaciales, históricas y bióticas (Grytnes y McCain, 2007; Lomolino, 2001). Las hipótesis climáticas se basan en los gradientes de variables ambientales como la temperatura, la precipitación y la productividad primaria relacionadas a la altitud (Heaney, 2001; Li, Song y Zeng, 2003; Md. Nor, 2001; Sánchez-Cordero, 2001). Por otro lado, las hipótesis espaciales se basan en el área disponible y en el efecto del dominio medio. En el primer caso, usando la relación especies-área (Arrhenius, 1921), donde se predice una reducción gradual de la riqueza conforme aumenta la altitud debido a que el área también se va reduciendo con la altura; sin embargo, se ha sugerido que sólo tiene validez a nivel regional (diversidad gama; Lomolino, 2001). Por su parte, el efecto del dominio medio sugiere que los gradientes de riqueza de especies también puede surgir de la distribución aleatoria de los rangos de distribución dentro de límites geométricos, como en los son la base y la cima de una montaña, cuando hay ausencia de gradientes ambientales e históricos (Colwell, Rahbek y Gotelli, 2004; McCain, 2004). El efecto del dominio medio predice una mayor riqueza de especies al centro del dominio o altitudes intermedias en el caso del gradiente altitudinal (Colwell, Rahbek y Gotelli, 2004). Finalmente, las hipótesis históricas se han basado en el aislamiento de las poblaciones para explicar la mayor riqueza de especies a mayores altitudes, y por otro lado, tasas de especiación, extinción y dispersión como causa de una mayor riqueza a altitudes menores (Lomolino, 2001). Por último, las hipótesis bióticas se han basado en el efecto de ecotono, argumentando que una mayor riqueza de especies puede ser producto del superposición de dos comunidades (Nor, 2001; Patterson, Meserve y Lang, 1989; Presley *et al.*, 2011), y la heterogeneidad ambiental, medida principalmente por los estratos vegetales presentes (Li *et al.*, 2003; Yu, 1994).

Algunos autores han observado que tanto los patrones altitudinales de riqueza como las variables explicativas se ven afectadas por factores como el área, el esfuerzo de muestreo, la escala espacial (y temporal), además del grupo biológico estudiado (Grytnes y Vetaas, 2002; McCoy, 1990; Nogués-Bravo *et al.*, 2008; Rahbek, 2005). Por ejemplo, los mamíferos presentan una mayor riqueza a altitudes intermedias, pero, dentro del



grupo, los mamíferos pequeños no voladores se ha observado que presentan dicho patrón (McCain, 2005), mientras que en el caso de murciélagos se observan dos tendencias: una mayor riqueza a altitudes intermedias y una reducción de la riqueza con la altitud (McCain, 2005; Sánchez-Cordero, 2001). En plantas, la mayoría de los estudios han mostrado una mayor riqueza a altitudes intermedias (Rahbek, 2005). Para otros grupos han mostrado más de dos relaciones con la altitud, por ejemplo los anfibios y reptiles, en los que se ha observado mínimo tres tendencias diferentes: una mayor riqueza a bajas altitudes (low plateau), una reducción con la altitud y una mayor riqueza a altitudes intermedias (Grytnes y McCain, 2007; McCain, 2010).

### **Los anfibios en México.**

Los anfibios son un grupos de vertebrados terrestres con características muy peculiares, como sus ciclos de vida y su dependencia del agua para su reproducción en la mayoría de sus especies (Vitt y Caldwell, 2014). A nivel mundial, los anfibios representan poco más de 8,180 especies descritas, de las cuales cerca del 5% (poco más de 400 especies), se encuentran en México (AmphibiaWeb, 2020; Frost, 2020; Parra-Olea, Flores-Villela y Mendoza-Almeralla, 2014). Si bien este no es el grupo de vertebrados terrestres más diverso en nuestro país, cabe resaltar que cerca del 69% de las especies son endémicas de México (Parra-Olea *et al.*, 2014).

Sobre los patrones de distribución latitudinal de la riqueza de anfibios, la mayor diversidad se encuentra en la zona intertropical (Jenkins, Pimm y Joppa, 2013). Para el caso de México, los sitios que albergan la mayor riqueza de especies se encuentran en el centro-sur y sureste del país, especialmente en tierras altas (Ochoa-Ochoa, Campbell, y Flores-Villela, 2014). Por otro lado, en cuanto a los patrones de distribución altitudinal, a diferencia de otros grupos de vertebrados como las aves y los mamíferos, los anfibios no han sido tan estudiados; sin embargo, la evidencia que se tiene es que, comunmente hay una mayor riqueza de especies a altitudes intermedias (patrón de pico a altitudes intermedias; McCain y Sanders, 2010).

Al igual que el resto de los vertebrados, la diversidad de anfibios se encuentra bajo amenaza, debido principalmente a los efectos de actividades humanas que provocan pérdida y fragmentación de sus hábitats, así como la explotación directa de sus

poblaciones naturales (Parra-Olea *et al.*, 2014). Sin embargo, la situación con los anfibios es aún más alarmante, pues se considera que se encuentran en la peor crisis de extinción de su historia (Wake y Vredenburg, 2008) ya que, además de las causas mencionadas anteriormente, las enfermedades infecciosas emergentes y el cambio climático contribuyen en gran medida a la disminución de sus poblaciones (Collins y Storer, 2003; Stuart *et al.*, 2004). En el caso de México, se estima que al menos el 40% de las especies de anfibios se encuentran en peligro y que el 50% de las especies con una distribución muy pequeña y restringida a un sitio o microendémicas necesitan medidas urgentes de conservación (Parra-Olea *et al.*, 2014).

## **Las cordilleras de México**

Las cordilleras han sido reconocidas como unidades diferenciadas y clasificadas de diferentes maneras, ya sea en regiones o en unidades más pequeñas como las provincias, con base en diferentes características biológicas, físicas o una combinación de ambas. Por un lado, las regiones ecológicas agrupan a las cordilleras continentales de México junto con las cordilleras del resto de Norteamérica como Montañas Noroccidentales de Coníferas (CCA, 1997), mientras que las ecoregiones las llaman Sierras Templadas (INEGI-CONABIO-INE, 2008). Por otra parte, las provincias dividen estas cordilleras en al menos cinco unidades, de acuerdo con diferentes características. En cuanto a las características biológicas se han definido provincias florísticas (Rzedowski y Reyna-Trujillo, 1990), mastofaunísticas (Ramírez-Pulido y Castro-Campillo, 1990), y herpetofaunísticas (Casas-Andreu y Reyna-Trujillo, 1990). De acuerdo con sus características físicas como el origen, morfología y extensión, se ha generado una clasificación en provincias fisiográficas (Ordoñez, 1941; Quiñonez, 1984). Un caso especial que combina varios elementos tanto bióticos como físicos lo son las provincias biogeográficas (Morrone, 2019; Morrone *et al.*, 2002). En todos los casos es coincidente el reconocimiento como provincias a las sierras madres Occidental, Oriental y del Sur, la Faja Volcánica Transmexicana, la Cordillera Centroamericanas las Sierras de Chiapas y Guatemala.

Como ocurre a nivel mundial, se puede suponer que la mayor densidad de especies de los principales grupos vegetales y animales de México se encuentra entre las cordilleras y zonas aledañas, debido a su complejidad geológica y ecológica (Espinosa y Ocegueda, 2008). Sumado a esto, es muy probable que las cordilleras puedan presentar patrones de riqueza distintos debido a su origen diferente, características ambientales y extensión latitudinal que vuelven a cada montaña única (Rahbek *et al.*, 2019a). Debido a esto, se hace evidente la necesidad de generar más estudios, a escalas tanto locales como regionales, para poder llegar a un consenso general sobre los patrones de distribución altitudinal de la riqueza de anfibios y reptiles a nivel global (Fu *et al.*, 2006). Por tal razón, las cordilleras continentales de México representan un sitio idóneo para la evaluación del gradiente altitudinal y su relación con uno de los grupos más amenazados a nivel mundial, los anfibios.

En el presente estudio se planteó responder tres preguntas de investigación 1. ¿Cuál o cuáles son los patrones de distribución altitudinal de los anfibios en las principales cordilleras de México? 2. ¿Cuál o cuáles variables ambientales explican dichos patrones? 3. ¿Cuál es el efecto de la escala espacial, a través del tamaño de banda altitudinal de análisis, sobre la percepción de los patrones y la selección de las variables explicativas? Del mismo modo, tres objetivos fueron planteados 1. Determinar el o los patrones de distribución altitudinal de los anfibios en las principales cordilleras de México. 2. Identificar que variables ambientales explican dichos patrones a través de poner a prueba seis modelos medioambientales: a) temperatura, b) precipitación, c) dinámica agua-energía, d) heterogeneidad topográfica, e) interacción heterogeneidad topográfica-temperatura, f) interacción heterogeneidad topográfica-precipitación. 3. Evaluar el efecto de la escala espacial de análisis, mediante el uso de bandas altitudinales de diferentes amplitudes, sobre la determinación de los patrones de riqueza de anfibios y la identificación de las variables ambientales asociadas. Por último, se plantearon tres hipótesis: 1. Así como se ha observado en otros grupos taxonómicos se espera que la riqueza de especies de anfibios en las cordilleras de México presenta un patrón de pico a altitudes intermedias como patrón más común. 2. Debido a la gran relevancia que la disponibilidad de agua tiene sobre los anfibios para completar sus ciclos de vida, se espera que aquellos modelos ambientales que incluyan la disponibilidad de agua como

parte de sus variables sean los que mejor expliquen los patrones de riqueza observados.

3. Los patrones de riqueza así como las variables explicativas tendrán cambios en su percepción y su selección debido a la escala espacial utilizada, ya que los procesos que generan dichos patrones difieren a diferentes escalas espaciales.

**Artículo científico enviado**

**Differential effects of the spatial scale on amphibian diversity  
patterns in elevational gradients in Mexico**

**Title: Differential effects of the spatial scale on amphibian diversity patterns in elevational gradients in Mexico.**

**Running title: Altitudinal patterns of Mexican Amphibians**

Ricardo Rivera Reyes<sup>1,2</sup>, Irene Goyenechea Mayer-Goyenechea<sup>3</sup> and Leticia M. Ochoa Ochoa<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, Mexico.

<sup>2</sup>Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.

<sup>3</sup> Centro de Investigaciones Biológicas, Instituto de Ciencias Básicas e Ingenierías, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca, Hidalgo, México.

### **Correspondence**

Dra. Leticia M. Ochoa Ochoa, Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito exterior s/n, Ciudad Universitaria, C.P. 04510, Coyoacán, Ciudad de México, México.

Email:leticia.ochoa@ciencias.unam.mx

### **Acknowledgements**

The lead author would like to thank the Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México for its support and assistance during the development of this project, the Comisión Nacional de Ciencia y Tecnología for the financial support through grant number 886417. Additional thanks go to Dr. José Jaime Zúñiga Vega for his comments, observations, and advice that helped improved this project. To Dr. Oscar A. Flores Villela for additional information provided, and to Dr. Fabricio Villalobos and Dr. Jorge Antonio Gómez for their help in polishing the project. We are thankful to Brett Butler for the English Translation.

## **Abstract**

**Aim:** Mountains are estimated to harbor the highest diversity in many taxonomic groups. However, patterns of elevational distributions and their underlying explanatory environmental variables have not been well studied in amphibians. We explore elevational patterns of species richness in amphibians, and evaluate six environmental models that may explain such patterns. We also test how the spatial scale of elevational bands affects the perceived patterns and the power of the explanatory variables.

**Location:** Mexico

**Taxon:** Amphibia

**Methods:** We utilize records from the most comprehensive amphibian database of Mexico. Gradients were selected across five Mexican mountain ranges, for both coastal and continental slopes, according to four criteria that allowed for standardization. Species richness relations were classified into five patterns as described in the literature. Generalized linear models were utilized to test six models, which include temperature, precipitation, water-energy dynamics, topographic heterogeneity (TH), and their interaction. Species richness and environmental factors for each model and each gradient were calculated at four spatial scales of elevational segmenting (100, 200, 300, and 500 m).

**Results:** A total of 20 gradients were evaluated, for which all five patterns of species richness reported in literature were observed at least once. The pattern of mid-peak richness was most commonly observed, followed by a decreasing pattern of richness with elevation. The water-energy dynamic was the best model at smaller spatial scales, while temperature and TH became increasingly important in explaining richness patterns as the spatial scale increased.

**Main conclusions:** The elevational distribution of species richness in amphibians showed similar tendencies as in literature. This study demonstrated a larger variation in the power of explanatory variables between mountain ranges than between spatial scales. In general, the proportion of variance explained was high, showing that the chosen environmental variables are important in structuring the elevational patterns.

**Keywords:** Amphibians, elevational patterns of species richness, mountain ranges, scale, temperature topographic heterogeneity, water-energy dynamic.

## Introduction

Montane systems are viewed as natural experiments and have thus received great interest in scientific research and hypothesis testing for at least the past two centuries (Brown, 2001; Grytnes & McCain, 2013; Lomolino, 2001). These systems are not trivial; rather, they occupy approximately 25% of the earth's land cover and contain approximately 85% of the planet's amphibian, avian, and mammal species (Körner, 2007; Rahbek, Borregaard, Colwell, et al., 2019). This extensive area provides ample opportunity to replicate experiments at different spatial scales.

McCain (2010) and Rahbek (2005) classified the elevational gradient patterns into five categories (Figure 1): 1) decreasing (D), in which species richness decreases as elevation increases (Figure 1a); 2) low plateau (L), in which higher species richness is observed in the lowest 300 m of the gradient, after which a steady decrease is seen as elevation increases (Figure 1b); 3) low plateau with a mid-peak (LM), similar to L except that a peak of at least three additional species is observed above 300 m from the lowest elevational point in the gradient, followed by a steady decrease in species richness as elevation increases (Figure 1c); 4) mid-peak (M), characterized by a unimodal curve with at least 25% more species at intermediate elevations than at lower and higher elevations, and whose maximum species richness is 400 m above from the lowest elevational point in the gradient (Figure 1d); and 5) increasing (I), in which the sampling shows a pattern of increasing species richness as elevation increases (Figure 1e). Mexico is an ideal place to evaluate different hypotheses regarding these systems, given the extensive mountain ranges that exist within the country (Ordoñez, 1941; Quiñonez, 1984). The spatial heterogeneity of Mexico is one of the many factors attributing to the country's high biodiversity. Harboring ~10% of the world's species, Mexico is recognized as a mega-diverse country (Sarukhán & Dirzo, 2013). The mountain ranges and neighboring regions are thought to harbor the highest diversity of plant and vertebrate species within the country, given the large environmental variability associated with these systems (Espinosa & Ocegueda, 2008). Among other vertebrate groups, amphibian diversity stands out in Mexico. While 5% of the planet's amphibian species are found in Mexico (over 410 recognized species; Frost, 2019), approximately 70% of them represent endemic species (Parra-Olea, Flores-Villela, & Mendoza-Almeralla, 2014).



Amphibians are ectothermic terrestrial vertebrates with unique life cycles. The majority of species live conditionally on the availability of water for reproduction and the development of larval tadpoles (Vitt & Caldwell, 2014). Many large-scale studies have found evidence for a coupled relationship between species richness and climatic variables in amphibians. In particular, precipitation and temperature are considered the main environmental variables in explaining observed patterns of species richness (Fu et al., 2006; Hedges, 1999; Vasconcelos, Santos, Haddad, & Rossa-Feres, 2010). It has been shown that in temperate zones the species richness patterns may be impacted by both, past and present factors, while for tropical zones, topography also represents an important variable (Rahbek, Borregaard, Colwell, et al., 2019). Additionally, the interaction between these two variables, precipitation and temperature, has been suggested as a key factor in modeling the distribution of species richness. In most cases, both variables are correlated and thus present conflicts when being evaluated statistically in models (McCain, 2007, 2010). One model that relates both variables, deemed water-energy dynamics (WED), was proposed by O'Brien (1993, 1998) to explain the distribution of woody plant species richness in South Africa. Recently, Vetaas, Paudel and Christensen (2019) modified this model to test it in the Himalayas, and found a model fit >90% for various taxonomic groups, including amphibians.

## **Models**

Six models, all based on environmental variables proven in the literature, are examined herein: temperature (Model 1), precipitation (Model 2), water-energy dynamic (Model 3), topographic heterogeneity (Model 4), topographic heterogeneity-temperature interaction (Model 5), and topographic heterogeneity-precipitation interaction (Model 6).

**Model 1.** The first model is based on the species-energy relationship, and proposes that the total number of co-existing species in a determined place is limited by the amount of available energy (Brown, 1981). Temperature is often considered a proxy for measuring available energy, as numerous biological processes are innately tied to it, particularly in ectotherms (e.g. metabolism and speciation rates; McCain & Sanders, 2010). Given that temperature generally decreases with elevation, it can be expected that species richness follows suit. Accordingly, a positive relationship is expected between temperature and species richness (Figure 1a).

$$\text{Model 1} = S \sim T \quad (1)$$

Where S is species richness and T is average temperature in degrees Celsius (°C).

**Model 2.** The second model is based on the hypothesis that species richness is determined by the availability of water, measured by precipitation (Heaney, 2001). In general, given their physiological characteristics amphibians are dependent on the availability of water to complete their life cycles (Alexander & Eischeid, 2001). This model predicts a positive relationship between species richness and elevational areas with higher precipitation; however, it does not predict a direct relationship with elevation, given that precipitation shows a more complex relationship with elevation compared to temperature (Grytnes & McCain, 2013).

$$\text{Model 2} = S \sim P \quad (2)$$

Where S is species richness and P is precipitation measured in annual millimeters (mm).

**Model 3.** The third model, called WED, couples the effects of water (precipitation) and energy (measured by potential evapotranspiration, PET). It predicts that both factors interact to limit the distribution of species, with precipitation in a linear fashion and PET as a parabolic function (O'Brien, 1993). The prior is explained by the availability of water that is limited by the amount of rainfall, as well as water lost to evapotranspiration, while the latter is affected by amount of light, available liquid water, and heat—all things indispensable for essential biological processes such as photosynthesis and subsequently primary productivity (O'Brien, 2006; Vetaas et al., 2019). According to this hypothesis, elevations with high PET due increased energy input will show low species richness due to the limited availability of water. Also, areas with less energy input and therefore less PET, but where water availability is limited due to freezing, will show reduced biological activity leading to a pattern of decreased species richness. In areas with optimal PET and abundant precipitation, biological activity will be greatest, supporting high species richness (Vetaas et al., 2019). These hypotheses translate to a model predicting peak species richness at mid elevations (Figure 1d).

$$\text{Model 3} = S \sim P + \text{PET}(\text{PET})^2 \quad (3)$$

Where S is species richness and PET is the annual potential evapotranspiration measured in mm of liquid water evaporated by every 1° C per year.

**Model 4.** The fourth model is based on the hypothesis that species richness is determined by the amount of habitat generated from environmental topographic heterogeneity (*sensu* Stein & Kreft, 2015). Sites with more environmental topographic heterogeneity (abbreviated herein as TH) are predicted to encompass greater climatic and habitat variation in relatively smaller areas (Rahbek, Borregaard, Colwell, et al., 2019; Stein, Gerstner, & Kreft, 2014). Accordingly, this model predicts that elevational segments with greater TH will have higher species richness, and not necessarily a direct elevational pattern.

$$\text{Model 4} = S \sim \text{SD} \quad (4)$$

Where S is species richness and SD is the standard deviation of the elevation, measured in meters (m).

**Model 5.** Topographic heterogeneity, together with climate and soil type, is known to indirectly affect the vegetation (Stein et al., 2014). The combined effect of environmental variables and topography has been suggested to predict species richness in amphibians (Buckley & Jetz, 2007; Rahbek, Borregaard, Colwell, et al., 2019). For example, topographic heterogeneity together with environmental variables such as precipitation was shown to have a positive relationship with species richness in amphibians (Hedges, 1999). For this reason, the fifth model evaluates the relationship between TH and energy (temperature), predicting that species richness will not only be influenced by the number of habitats generated by a greater spatial heterogeneity, but also due to the combined effect with temperature. The resulting model predicts that elevations with greater spatial heterogeneity and higher temperatures will support greater species richness.

$$\text{Model 5} = S \sim (\text{SD} * T) \quad (5)$$

Where S is species richness, T is average temperature in degrees Celsius (°C) and SD is the standard deviation of the elevation, measured in meters (m).

**Model 6.** The sixth model assumes that species richness depends on the combined effect of available liquid water and available habitat given the TH. Under this model, species richness is predicted to have a positive relationship with TH and precipitation. For these two models, a direct pattern with elevation and species richness is not expected.

$$\text{Model 6} = S \sim (\text{SD} * P) \quad (6)$$

Where S is species richness, P is precipitation measured in annual millimeters (mm) and SD is the standard deviation of the elevation, measured in meters (m).

Lastly, several studies have proven that an important factor influencing observed patterns of species richness is the spatial scale at which the study is carried out (Rahbek, 1995, 2005). Both the extent of the study area and the grain utilized to evaluate gradients have been shown to influence observed patterns and explanatory variables of species richness (Nogués-Bravo, Araújo, Romdal, & Rahbek, 2008). Because of this, we consider it necessary to evaluate how the spatial scale determines observed patterns and underlying explanatory variables.

In the present study, we evaluated the distribution patterns of amphibian richness in altitudinal gradients along of the five largest mountain ranges in Mexico. In addition, we tested six models based on environmental variables as explanatory variables of the observed patterns. Finally, we evaluate whether the spatial scale, mediated by the amplitude of the altitudinal bands, has effects on the observed pattern and its explanatory variables.

## **Material and Methods**

### **Study Sites and Data Acquisition**

For the delimitation of mountain ranges in Mexico, the classification of Mexican physiographic provinces by Quiñonez (1984) was followed, which recognizes six montane systems: Sierra

Madre Occidental (SMOc), Sierra Madre Oriental (SMO), Sierra Madre del Sur (SMS), Faja Volcánica Transmexicana (FVT), Cordillera Centroamericana, and the Sierras de Chiapas y Guatemala (Figure 2). Given that these last two mountain ranges are considerably smaller in area than the others, the present study combines them into a single working unit (CCySCG), further justified by the fact that both are considered under the same region of herpetofaunistic regions of endemism (Flores-Villela & Martínez, 2009).

Species records for amphibians were taken from the Mexican herpetofauna database of the Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, at the Universidad Nacional Autónoma de México (MZFCHE-UNAM). This database contains information on Mexican records from more than 40 museums around the world. All records used in this study were manually inspected and compared with specialized literature, allowing for the removal of dubious and/or incorrectly georeferenced records, as well as the actualization of taxonomy following Frost (2019) and Flores-Villela (unpublished data). Environmental data for temperature and precipitation were obtained from WorldClim version 1.4 (Hijmans, Cameron, Parra, Jones, & Jarvis, 2005), while data on potential evapotranspiration were obtained from the Global Aridity and PET Database version 1 (Trabucco & Zomer, 2009), and elevational data was obtained from the digital elevation model (DEM) of Mexico with a resolution of 60 m (INEGI, 2013). We decided to use those versions corresponding to the timeframe 1960–1990 in order to reduce temporal bias, given that the majority of species records in this study are from the previous century.

## **Data Analysis**

A total of 14 transects of 50 x 200 km were placed— three for each mountain range, with the exception of CCySCG, for which only two transects were assigned given its smaller size (Figure 2). Within each transect, elevational profiles were identified, analyzing each slope of the mountain range independently (i.e. coastal and continental slopes; Figure 3). Once the gradients were defined, amphibian species records and environmental variables were extracted for the area of each transect. Each species record was assigned an elevational value using the MDE of Mexico (INEGI, 2013). Next, the gradients were standardized for analysis using the following selection criteria outlined by McCain (2005, 2007, 2010), Rahbek (2005), and Nogués-Bravo et al. (2008): that the gradient 1) covered at least 1,000 m in elevation; 2) showed high sampling

effort (described below); 3) included at least seven species of amphibians; 4) contained species records in at least 70% of its length; and 5) coastal slopes were classified as those where water flows into either of the coasts, while continental slopes as those where water flows into the interior of the country (Figure 3).

The sampling effort was estimated using the interpolation method of sampling coverage. This method is based on the proportion of records pertaining to each species to the total number of records in the inventory, and has been shown to utilize the most information available (Chao & Jost, 2012). Elevational ranges of species were delimited by the minimum and maximum elevation records for each species from the locality records, assuming their presence in the entire area between these two extremes (interpolation; Grytnes & McCain, 2013). The obtained data was analyzed at different spatial scales of elevational segmenting —100, 200, 300, and 500 m— for each gradient. Species richness, average temperature, average precipitation, and average PET were calculated. Additionally, the standard deviations of elevation (SD) were calculated as proxies for topographic heterogeneity (Stein & Kreft, 2015), extracting for each altitudinal band the altitude value of each pixel and calculating the standard deviation for the obtained data set. For each band size across all elevation gradients, the relationship between species richness and elevation was determined and classified into the following five categories according to the criteria according to McCain (2010) described above. The proportion of each model observed across all gradients was calculated for each elevational band size.

## **Models and Explanatory Variables**

To evaluate the relation between species richness variables, Generalized Linear Models (GLM) were utilized for each gradient with a Poisson error distribution. In the cases where overdispersion was observed in the data, a negative binomial error distribution was used. The use of GLMs for this kind of data (elevational) has been demonstrated to be an effective method when the distribution of the data does not conform normally, as is the case with species richness data (McCullagh & Nelder, 1989). Each model was tested by evaluating the explanatory power for each one of the variables and the interactions between them with respect to the observed species richness. Model selection was determined based on the corrected Akaike's Information Criterion value (AICc), which accounts for smaller sample sizes. When the difference between

the best model and the other models was under two AICc units, model selection was determined by choosing the model with the highest fit value.

### **The Effects of Scale Size on the Selection and Fit of Models**

To evaluate if the spatial scale of elevation bands influences the fit of the models, a Repeated Measures Analysis of Variance (RM ANOVA) was conducted. This analysis was conducted on both the total dataset, as well as on the separate coastal and continental groupings. If the data showed a lack of sphericity, the Greenhouse-Geisser correction was employed (Quinn & Keough, 2002). All statistical analyses were performed in the R 2.4.1 platform with the car package version 3.0-3 (Fox & Weisberg, 2019), sample coverage was calculated with the iNEXT package version 2.0.19 (Hsieh, Ma, & Chao, 2016), while the graphics were created using the ggplot2 package version 3.2.1 (Wickham, 2016).

## **Results**

### **Patterns of Distribution of Species Richness**

A total of 29 gradients (between coastal and interior) spanning five mountain ranges were originally selected, encompassing 53,452 species records. Of these gradients, only 20 fulfilled the selection criteria comprising 43,912 records of 230 amphibian species, of which 168 are anurans, 60 are salamanders, and 2 are caecilians. 40% of the gradients classify as coastal (8/20), while 60% classify as continental (12/20). On average, each gradient contained 35 species, with a minimum and maximum of 13 and 71 species, respectively. The completeness of the species inventory in each gradient was very high, with an average sampling coverage of 0.9937 across all gradients, approaching the maximum sampling coverage of 1.0. The smallest gradient was 2,042 m long, while the largest extended slightly over 3,700 m; the average gradient length was 2,800 m. The mountain range with the least number of gradients selected was SMO (1), while the SMS had the most (8) (Table 1).

## Patterns of Diversity

Five patterns of elevational species richness were recovered across all scales of elevational bands analyzed — the four described by McCaine (2010) and a fifth that shows increased species richness with elevation (Rahbek, 2005). In general, the most-observed pattern was the mid-peak pattern (M). At the scale of 100 m elevational segmenting, this pattern was observed in 75% of the cases, the decreasing pattern (D) was observed in 15% of the gradients, and the patterns of 10% of the gradients could not be placed into any of the five patterns (ND). When analyzed separately, coastal and continental gradients showed the same patterns, albeit in different proportions. (e.g. the decreasing pattern (D) was observed in 25% of coastal gradients compared to 8% of continental gradients) (Table 2, Figure 4).

At the scale of 200 m elevational segmenting, the mid-peak pattern (M) was seen in 70% of the gradients, and the low plateau pattern (L) was observed in one gradient. This latter instance was registered in a continental gradient, causing the proportion of mid-peak patterns (M) to be slightly lower in this group, while the rest of the gradients showed the same results as in the 100 m scale.

In elevational bands segmented every 300 m, the mid-peak pattern was once again the most common, recovered in 55% of the gradients; however, the low plateau with mid-peak pattern (LM) was recovered in 5% of the gradients, while the low plateau pattern (L) seen in the 200 m scale was not recovered at all. The decreasing pattern (D) showed a higher frequency among gradients (35%) than in the previous analyses, and 10% of the gradients could not be determined (ND). Continental gradients showed a higher frequency of decreasing pattern than 100 m and 200 m scale with 33% of the gradients, and the only one gradient with low plateau with mid-peak patter (LM) was recovered in these gradients. Coastal gradients showed de same results as in the 100 m and 200 m scale.

Finally, at the scale of 500 m elevational segmenting, a total of four patterns were observed. 63% of the gradients showed a mid-peak (M), 15% each for the decreasing pattern (D) and low plateau with mid-peak pattern (LM), and one gradient displayed the increasing pattern (I). Looking at the distinct slope types, coastal gradients displayed three patterns, mid-peak (M), decreasing (D), and low plateau with mid-peak (LM), while continental gradients showed these same three patterns plus one gradient with the increasing pattern (I). The two gradients for which



none of the five patterns described by McCain (2010) and Rahbek (2005) could be assigned contained the least number of species records of all gradients.

## **Explanatory Variables**

Model selection was affected by the spatial scale of elevational segmenting utilized in both the joint analysis and the separate analyses of coastal and continental gradients (Figure 5). Model 6 (HT-P interaction) was not selected in any of the gradients. Choosing a scale of 100 m for elevational segmenting resulted in the WED (model 3) to be selected in 60% of the cases (Table 2). This model also showed the best fit, with an average of 82% of the variance explained, while model 2 (P) showed the worst fit (13%). In analyzing coastal and continental gradients separately, model 4 (HT) was most selected for coastal gradients (also selected were models 1, 3, and 5), while in continental gradients models 1, 2, 3, and 5 were selected.

In elevational bands analyzed at the 200 m scale, model 3 was once again the most selected (45% of the gradients) and showed the best fit with an average of 85% of the variance explained. Similar to the 100 m scale, model 2 showed the worst fit, with an average of 47.3% of the variance explained. For coastal gradients at this scale, model 5 (T\*HT) was selected for one gradient, with the others recovering models 1, 3, and 4. All models are represented in the continental gradients at this scale with the exception of model 6, which was not selected in any of the cases at any scale.

For analyses with elevational segmenting of 300 m, model 3 was once again the most frequently selected, however at a lower percentage than in the previous results (35% of the gradients). Interestingly, at this scale model 5 was recovered as the model with the best fit, with an average of 89% of the variance explained. Model 4 (HT) showed the worst fit at only 43% of the variance explained, nonetheless this model, together with model 5, were the next most frequently selected models, followed by models 1 and 2. In the coastal gradients, the same models were selected as in the combined analyses (models 1, 3, 4, and 5), with models 1 and 3 being selected in equal proportions. For the continental gradients, models 1–5 were selected, with model 3 being the most common.

Finally, at elevational segmenting of 500 m, only models with a single variable were selected — models 1, 2, and 4. Models 1 and 4 were the most frequently selected at 47% each, while model

4 showed the highest average fit, explaining 61.78% of the variance. Model 2 was selected in only 5% of the gradients, and showed the worst average fit (35.2%). Coastal gradients were explained in the majority of cases by model 1 (71%), with the rest pertaining to model 4. Average fit values for these two models were 60% and 64%, respectively. For continental gradients, model 4 was selected in the majority of cases (58%), followed by model 1 (33%), and model 2 in only 8% of the gradients. Fit values were low for models 1 and 2, each with fewer than 50% of the average variance explained, while model 4 explained on average 60% of the variance. Significant differences were found in the fit of the models at different scales of elevational segmenting ( $F=0.685$ ,  $p=0.014$ ), and the average fit of the models effectively decreased as the size of the scale increased.

## **Discussion**

With about ~7% of Mexico's land cover evaluated, the number of species included in the selected gradients of this study represent over 56% of the known amphibian diversity for Mexico (Frost, 2019). This supports the claim that the mountains and neighboring zones harbor the highest species richness in Mexico (Espinosa & Ocegueda, 2008). Additionally, little to no distributional information for amphibians exists for large areas within Mexico (Ochoa-Ochoa, Campbell, & Flores-Villela, 2014). In the 29 gradients chosen for this study, 9 were excluded due to less than 70% of their area containing species records. In most gradients, the highest elevational zones were those with the least records, especially in the Sierra Madre Oriental, where only one gradient fit the selection criteria. The Sierra Madre Occidental showed the least number of species records (see Table 1). These regions represent high priority areas for documenting species composition and distribution.

## **Patterns of Distribution**

The elevational distribution of amphibian species richness in Mexico showed a general pattern of mid-peak (M), as this was the most represented pattern across all gradients and at all scales. This result corroborates the works of Rahbek (1995, 2005) and Guo et al. (2013), who performed an

exhaustive review of literature across different taxonomic groups and found that 50–60% of studies reported this same pattern. The second most common pattern observed in these studies across all scales was that of decreasing richness with elevation (D). Similarly, McCain (2010) found that the elevational distributional patterns of species richness in salamanders showed a higher proportion of mid-peak patterns (~65% of the cases), while in anurans this pattern was approximately 30%. However, of the nine gradients evaluated in Mexico in this same study, more than 55% of the cases showed peak richness at mid elevations. Throughout the different scales, the 55% of gradients showed the same pattern: eight with a mid-peak and three showing a decreasing pattern. As mentioned previously, scale is comprised of two components: extension and grain. In terms of extension, gradients less than 1,000 m in length tend to show a decreasing pattern most often (Rahbek, 2005). Additionally, the selective inclusion or exclusion of certain parts of a gradient has been shown to affect the observed richness patterns, particularly when the high elevation regions are excluded (Nogués-Bravo et al., 2008). In this study, this extension bias was limited due to the selection criteria employed for the gradients, thus leaving the second scalar component, grain, to explain the changes observed in some patterns across gradients. Grain or band size selection, defined as the size of the unit of sampling, influences the perception of the patterns of species distribution observed. In terms of elevational gradients analyzed at different scales of segmenting, the mid-peak pattern is most frequently observed when bands are between 100–300 m wide in elevation; above this, other patterns are seen (Rahbek, 2005). However, Hu, Xie, Li and Jiang (2011) evaluated the distribution of Dicroglossid frogs' diversity at different scales of elevational bands and found no difference in the general patterns observed. This coincides with the results of the 11 gradients in this study for which the observed pattern remained constant across different scales analyzed.

For the other nine gradients for which the observed pattern changed with the scale of elevational band employed, it appears that the observed patterns suffer perceptual changes depending on the grid size utilized, as seen in other studies (e.g. Rahbek & Graves, 2000, 2001). In latitudinal studies, the increase in grid size has been shown to affect the observed pattern in two ways — in the shape of the area of distribution, and in the relative area that a species occupies (Rahbek, 2005). However, in elevational gradients, the increase in band size results in a modification of the elevational range of species distributions, especially for species with small distributions and in gradients with a high species turnover (beta diversity). This causes an inflation in the species

richness registered at certain elevations due to the sum of local species diversity of smaller elevational bands, effectively altering the observed pattern.

When comparing coastal and continental gradients, the overall tendencies were similar. The mid-peak pattern (M) remains the most represented of all patterns, with the decreasing pattern (D) in second. An exception to this was observed in the coastal gradients at the 500 m scale, in which the pattern of low plateau with mid-peak (LM) and the decreasing pattern (D) were equally the most represented. McCain (2007) carried out a similar study as the present study, comparing the elevational distribution patterns of vegetation at the base of different mountains. The author's model predicted higher species richness at elevations of optimal temperature and water availability. This translates to a decreasing pattern of species richness with increased elevation in dry mountains, and a mid-peak pattern in humid mountains. Her results proved the model correct. However, testing this model with reptiles, ectotherms, failed to recover these elevational species richness patterns, even when snakes and lizards were grouped separately. In these cases, patterns observed in both types of mountains were the same, with the decreasing species richness pattern most frequently found (McCain, 2010). In the present study, Mexican amphibians display a similar trend between coastal and continental gradients, only differing when the elevational band scale is increased, which causes two patterns to appear in the continental gradients that are not observed in coastal gradients (L and I).

### **Model Selection and Explanatory Variables**

Despite amphibians' dependency on available water to complete their life cycles, it is noteworthy that of the two models involving precipitation, one was never selected in any of the cases (model 6), and the other was rarely selected with a weak explanatory power (model 2). Technically, water tends to flow away from where it falls, especially in sloped habitats. Also, water loss from evapotranspiration is not constant, and may vary in space and time, effectively limiting the actual amount of available water (Stephenson, 1998). Combined with this, humid air originating in the oceans generates fog upon reaching extensive mountain ranges, accounting for an important quantity of water that condenses on vegetation. This aspect is often not reflected in precipitation records (Rahbek, 1997). For this reason, precipitation does not necessarily reflect an adequate representation of available water, potentially causing model 2 to only be chosen for continental

slopes, where conditions are more arid than their coastal counterparts. Furthermore, precipitation is a more efficient explanatory variable at scales of elevational segmenting of 200 and 300 m (~40–70% of the variance explained), while at the smaller and larger spatial scales evaluated in this study, this factor showed a weak explanatory power (<40%).

The interaction between water and energy as explanatory variables for the observed diversity has been proposed several times for different taxonomic groups (e.g. Fu et al., 2006; Hawkins et al., 2003; O'Brien, 1998; Vetaas et al, 2019). In the present study, model 3 showed considerable predictive power (averaging over 80%), comprising the most important factor in gradients with mid-peak pattern. This is similar to the results of Vetaas et al. (2019), whose model predicted with good fit the distribution of over ten taxonomic groups of plants and animals in the central Himalayas, including amphibians. However, this relationship seems to be more prevalent when analyzing with a scale of smaller elevational segmenting size (i.e. less than 500 m).

Model 3 stems from the idea that the availability of liquid water is vital for the development of organisms, and, furthermore, that this quantity can be measured by the amount of rainfall minus the amount of water lost through evapotranspiration (O'Brien, 2006). Given that amphibians are closely associated to water availability, both for reproduction and for preventing desiccation, many of the species are restricted to habitats with sufficiently humid conditions for their survival (Vitt & Caldwell, 2014; Wells, 2007). Despite this coupling, it seems that this effect is not widespread—while this model was selected for the majority of mountain ranges in this study, the gradients in the Sierra Madre Occidental did not conform to this model.

On the other hand, temperature (model 1) was the model that best explained the decreasing patterns of species richness with elevation, as predicted. However, this model was not selected for every case across all scales. This caused the model's average explanatory power to decrease as the scale size increased. In contrast, the fit values of model 1 for decreasing gradients stayed constant at high values, explaining between 55% and 95% of the variance. This partially supports the theory that temperature is one of the best explanatory variables in the distribution of species richness for different vertebrate and plant groups (Currie, 1991; Hawkins et al., 2003).

Different explanations have been proposed for the mechanism in which temperature limits species richness observed across a gradient, including the species-temperature hypothesis and the species-productivity hypothesis (Sanders, Lessard, Fitzpatrick, & Dunn, 2007). The species-temperature hypothesis has been proven using the metabolic theory to predict that more species

will be found at higher temperatures based on the effect on organisms' metabolism.

Unfortunately, there is no evidence to prove this theory in amphibians (McCain & Sanders, 2010). The productivity-temperature hypothesis is founded upon the basis that productivity increases with temperature (available energy), allowing for a larger amount of resources across all trophic levels, and provoking a greater abundance of individuals and a higher probability of supporting more species (Evans, Warren, & Gaston, 2005). For ectotherms such as amphibians, environmental temperature has been shown to be important in the use and assimilation of energy, the elevation of metabolic rates, foraging capacity, and embryonic development, especially in places where water is not limiting (Bennett, 1990; Wells, 2007). The results of the present study support this idea, as the gradients for which temperature had a higher explanatory power are located in the Cordillera Centroamericana and the Sierras de Chiapas y Guatemala (CCySCG), all places that receive the highest precipitation (Vidal-Zepeda, 1990).

Model 5 proved to be an interesting case, given that it was found to be a predictor with high fit for gradients showing mid-peak pattern (fit values above 63%). Also, similar to model 3, its explanatory power was only seen at elevational segmenting scales less than 500 m, and was present in both coastal and continental slopes. Although the interaction between topography and precipitation has previously been suggested as a determining factor for the distribution of amphibians (Hedges, 1999), this seems to apply at larger scales. In contrast to this, the evidence in the present study suggest that, at smaller scales, the interaction between temperature and topographic heterogeneity is a good predictor for the distribution of species richness in amphibians.

Finally, model 4 (topography) increased in importance and explanatory power as the scale size increased. The positive effect of the scale size on several variables including topography was observed in South American birds (Rahbek & Graves, 2001). This effect makes sense, as topographic heterogeneity provides more potential habitat, an effect that is amplified in montane habitats. This results in a diverse variety of habitats and climates over relatively short distances (Rahbek, Borregaard, Colwell, et al., 2019, and references therein). In this sense, across different scales of elevational bands, different parts of the same story are revealed. At small scales, classic environmental factors (temperature and precipitation, models 1 and 2) and their interactions (model 3) appear as the most common predictors of amphibian richness at the local level; but, on larger scales, the importance of topography increases as it generates gradients of the

aforementioned factors, leading to a greater availability of diverse habitats for amphibians and other biological groups (O'Brien, 2006). This observation emphasizes the caution and the necessary forethought when choosing the scale size for evaluating diversity across elevational gradients. Additionally, as seen in the results of this study and others (Nogués-Bravo et al., 2008), evaluating less than 70% of the total length of a gradient can have drastic effects on the observed patterns of diversity.

Without a doubt, the key factors in determining elevations patterns of species richness are the climatic variables in combination with other factors such as topography and geological history (Rahbek, Borregaard, Antonelli, et al., 2019; Rahbek, Borregaard, Colwell, et al., 2019).

Mountainous regions generate a much greater diversity of climates than lowlands, and experience much greater environmental variability over both short and long temporal scales (Chan et al., 2016), beyond the inherent variation of temperature and atmospheric pressure within the elevational gradient (Valencia et al., 2016). Additionally, the latitudinal location of the mountain and the orientation of its slopes generate unique climates that directly influence its biota. In this sense, every mountain is unique, and the observed pattern is the distinct sum of these characteristics—a singular blanket pattern and underlying explanatory variable for describing biological diversity in all mountains does not exist.

## **Conclusions**

The distribution of amphibian species richness in Mexican mountain ranges was found to have a mid-peak pattern in the majority of cases; however, the explanatory variables showed great complexity across gradients and across scales of elevational bands analyzed, but the proportion of variance explained was generally high. This complexity between the explanatory environmental variables seems to act differentially on the processes that generate and maintain the diversity of amphibians, reflected in a differentiated selection throughout the different slopes and mountain ranges of Mexico. The mountains of Mexico represented a cradle of great importance for the conservation of amphibian diversity, for this reason is essential increase the knowledge about the patterns and processes that occur in them. This knowledge will facilitate us to predict the possible responses of biodiversity to future scenarios such as climate change.

## Tables

**Table 1.** Gradients evaluated in the present study. The table includes the number of species records, species richness, and coverage of sampling for each gradient.

Gradient	GRADIENT LENGTH			Species Richness/records				S.C
	Total (m)	Evaluated (m)	Evaluated %	Amphibia (S/R)	Anura (S/R)	Caudata (S/R)	Gymnophiona (S/R)	
SMOc1	2359	2200	93.26%	21/642	19/436	2/206	0/0	0.9953
SMOc2	2887	2500	86.60%	13/488	11/398	2/90	0/0	1
SMOc3	2845	2800	98.42%	38/1985	36/1705	2/280	0/0	0.999
SMO1	3061	2600	84.94%	53/3980	41/2598	12/1382	0/0	0.9982
FVT1	2217	2000	90.21%	19/286	17/262	2/24	0/0	0.9896
FVT2	3308	3000	90.69%	30/3069	19/1035	11/2034	0/0	0.9997
FVT3	2345	2000	85.29%	23/9058	11/1243	12/7815	0/0	0.9997
FVT4	3096	2896	93.54%	22/1505	17/397	5/1108	0/0	0.998
SMS1	2968	2896	97.57%	55/2448	50/2288	4/157	1/3	0.9971
SMS2	2528	2356	93.20%	36/772	32/699	4/73	0/0	0.9974
SMS3	2261	2249	99.47%	28/1101	25/1062	3/39	0/0	0.9982
SMS4	2766	2354	85.10%	45/3238	35/1389	10/1849	0/0	0.9991
SMS5	3202	2500	78.08%	37/1262	25/569	12/693	0/0	0.9968
SMS6	3707	2700	72.84%	38/965	32/926	4/31	2/8	0.999
SMS7	3103	2300	74.12%	15/103	13/97	2/6	0/0	0.9615
SMS8	3360	3199	95.21%	71/8993	52/5395	19/3598	0/0	0.9999
CCySCG1	2042	1993	97.60%	39/1315	36/1241	2/65	1/9	0.997
CCySCG2	2346	1918	81.75%	39/689	34/655	4/31	1/3	0.9913
CCySCG3	3080	3050	99.03%	43/1778	34/1292	7/473	2/13	0.9972
CCySCG4	2873	2400	83.54%	35/235	31/189	4/46	0/0	0.9576

S.C. = Sample coverage; S = Species richness; R = Species records; SMOc=Sierra Madre Occidental; SMO=Sierra Madre Oriental; FVT=Faja Volcánica Transmexicana; SMS=Sierra Madre del Sur; CCySCG=Cordillera Centroamericana and Sierras de Chiapas y Guatemala.



**Table 2.** Model selection and observed patterns for each gradient at every scale of elevational band analyzed. The type of gradient is also indicated (coastal or continental).

Gradient	Slope	100 m					200 m					300 m					500 m				
		Pattern	Model	Exp Var	AICc	Delta	Pattern	Model	Exp Var	AICc	Delta	Pattern	Model	Exp Var	AICc	Delta	Pattern	Model	Exp Var	AICc	Delta
SMOc1	Continental	M	5	93.9	100.1	0	L	4	43.9	56.7	0	D	4	66.1	42.8	0	M	4	81.6	34.5	0
SMOc2	Coastal	ND	5	58.7	92.1	0.8	ND	4	32.6	52.5	0	ND	1	27.5	39.4	0	D	1	55.1	30.4	0
SMOc3	Coastal	M	4	58.9	139.1	0	M	4	76.5	76.6	0	M	4	24.2	52.6	0	LM	1	33.2	37	0
SMO1	Coastal	M	3	92.7	139.8	0	M	3	93.5	82.7	0	M	3	92.1	65.4	0	M	4	50.3	62.6	0
FVT1	Continental	M	3	83.1	87.9	0	M	3	80	59.7	0	M	4	54.8	41.6	0	M	4	84.7	30.9	0
FVT2	Continental	M	3	79	115.9	0	M	3	82.3	67.8	0	M	3	87.3	57.6	0	M	1	6	46.7	0
FVT3	Continental	M	3	72	111.1	0	M	2	51.7	70.3	0	D	2	71.4	47.2	0	M	2	35.3	46.8	0
FVT4	Continental	M	5	63	127.9	0	M	5	68	73.8	0.5	D	5	87.6	57.2	0	M	4	23.7	43.6	0
SMS1	Coastal	M	3	83.2	158.2	0	M	3	82.4	92.6	0	M	3	91	66.7	0	M	1*	53.4	57.8	0
SMS2	Continental	M	3	79	128	0	M	3	81.6	73	0	M	3	80.3	64.1	0	M	4	46.3	51.5	0
SMS3	Continental	M	3	79.3	118.9	0	M	3	84	70.3	0	LM	4	28.8	49.7	0	M	4	53.5	39.7	0
SMS4	Coastal	M	3	88.9	127.9	0	M	3	89.4	74.6	0	M	3	87.5	66	0	M	4	79.2	45.6	0
SMS5	Continental	M	3	88.2	118.8	0	M	3	93.4	69.4	0	M	3	93.2	58.2	0	M	1	35.8	43.1	0
SMS6	Coastal	M	5	76.9	139.2	0	M	5	87.2	74.8	0	M	5	89.6	60.5	1.2	LM	1	69.6	40.6	0
SMS7	Continental	ND	2	13	82.3	0	ND	2	43	47	0	ND	2	39.8	34.9	0	I	1	49.1	28.5	0
SMS8	Continental	M	3	69.5	197.6	0	M	5	84.5	98	0	M	5	91.9	73.8	1.9	LM	4	96.4	43.9	0
CCySCG1	Coastal	D	1*	81.6	110	0	D	1*	83.2	60.2	0	D	1*	80.4	50.5	0	D	NA	NA	NA	NA
CCySCG2	Continental	M	3	71.6	124.7	0	M	3	78.4	76.4	0	M	3	74.8	69.2	0.3	M	4	40.1	57.9	0
CCySCG3	Coastal	D	3	97.9	148.5	0.9	D	1	95.7	79.8	0	D	1	89.4	63.1	0	D	1	93	42.1	0
CCySCG4	Continental	D	1	78.2	106.5	0	D	1	65.4	65.9	0	D	1	58.1	51.7	0	D	1	82.4	33.9	0

SMOc= Sierra Madre Occidental; SMO= Sierra Madre Oriental; FVT= Faja Volcánica Transmexicana; SMS= Sierra Madre del Sur; CCySCG= Cordillera Centroamericana and Sierras de Chiapas y Guatemala; D= Decreasing; L= Low-plateau; LM= Low plateau with mid-peak; M= Mid-peak; I=Increasing; ND= undetermined; NA= Not applicable, given than the number of elevational bands was less than 5; \* models that showed over-dispersion and were selected under a negative binomial error distribution

## Figures

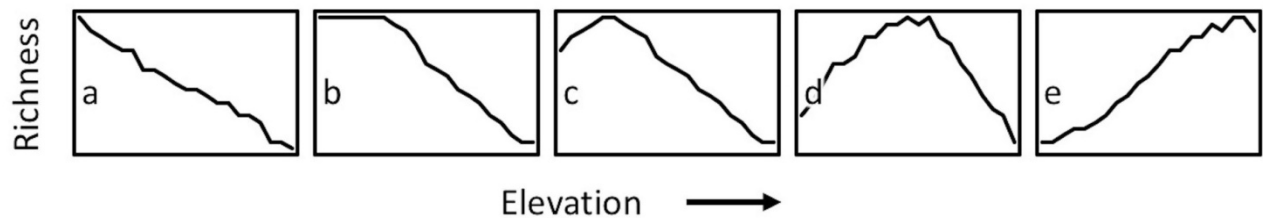
**Figure 1.** Patterns of distribution: a. Decreasing (D); b. Low plateau (L); c. Low plateau with Mid-peak (LM); d. Mid-peak (M); Increasing (I).

**Figure 2.** Location of the mountain ranges and transects for which species records and environmental variables were extracted for analysis. SMOc= Sierra Madre Occidental; SMO= Sierra Madre Oriental; FVT= Faja Volcanica Transversal; SMS= Sierra Madre del Sur; CCySCG= Cordillera Centroamericana and Sierras de Chiapas y Guatemala.

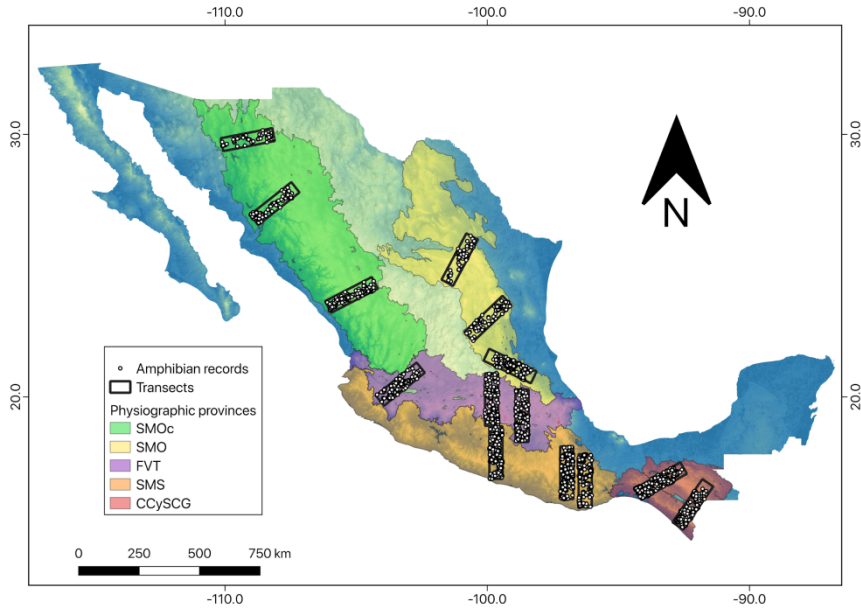
**Figure 3.** Example of identification gradients in a transect, considering each slope of the mountain range as an independent gradient.

**Figure 4.** Proportion of elevational patterns observed in amphibians across all gradients, separated by coastal, continental, and combined gradients.

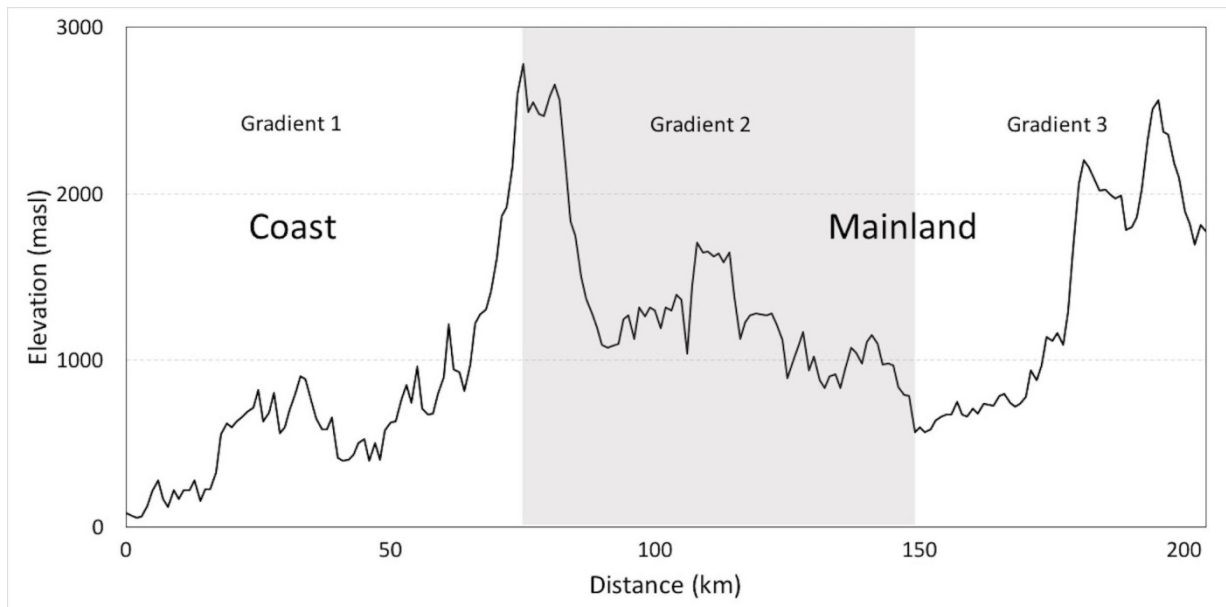
**Figure 5.** Proportion of selected models for amphibians combined, and separated by anurans and salamanders. The left columns represent the proportion of patterns observed in all gradients, while the middle and right columns are separated by gradient type (coastal/continental).



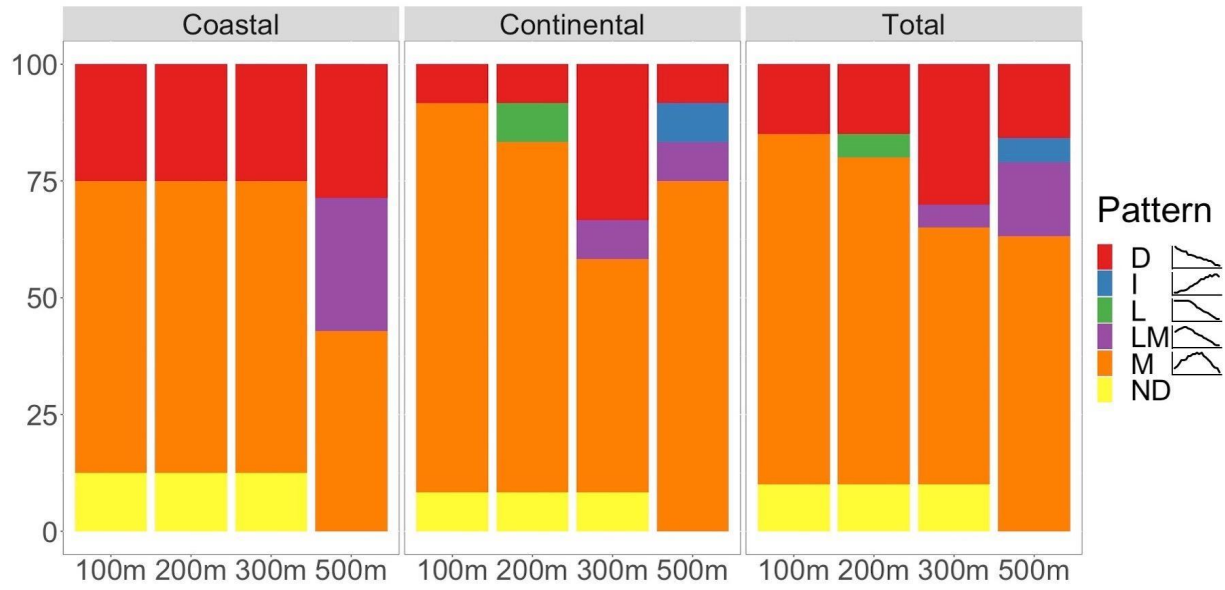
**Figure 1.**



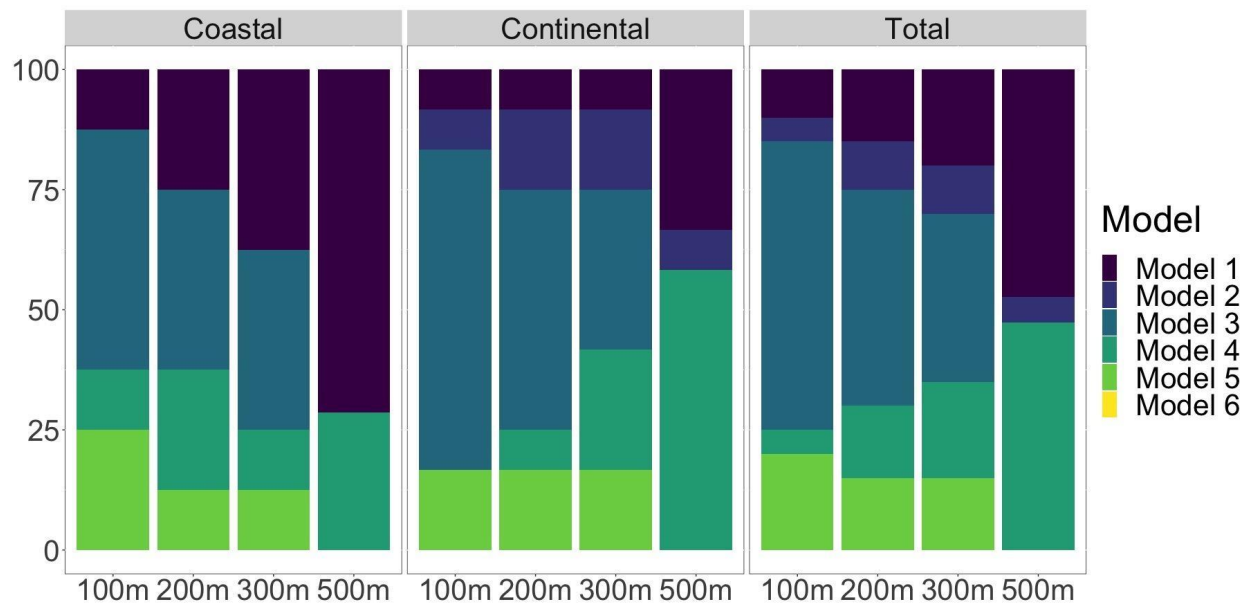
**Figure 2.**



**Figure 3.**



**Figure 4.**



**Figure 5.**

## Literature Cited

- Alexander, M. A., & Eischeid, J. K. (2001). Climate variability in regions of amphibian declines. *Conservation Biology*, 15(4), 930–942. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2001.015004930.x>
- Bennett, A. F. (1990). Thermal dependence of locomotor. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 259(2), R253–R258. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.1990.259.2.R253>
- Brown, J. H. (1981). Two decades of homage to Santa Rosalia: toward a general theory of diversity. *American Zoologist*, 21(4), 877–888. <https://doi.org/10.1093/icb/21.4.877>
- Brown, J. H. (2001). Mammals on mountain sides: elevational patterns of diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1), 101–109. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00228.x>
- Buckley, L. B., & Jetz, W. (2007). Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 1167–1173. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0436>
- Chan, W. P., Chen, I. C., Colwell, R. K., Liu, W. C., Huang, C. Y., & Shen, S. F. (2016). Seasonal and daily climate variation have opposite effects on species elevational range size. *Science*, 351(6280), 1437–1439. <https://doi.org/10.1126/science.aab4119>
- Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533–2547. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- Currie, D. J. (1991). Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *The American Naturalist*, 137(1), 27–49. <https://doi.org/10.1086/285144>
- Espinosa, D., & Ocegueda, S. (2008). El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. In CONABIO (Ed.) *Capital natural de México*, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad (pp. 33–65). México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Evans, K. L., Warren, P. H., & Gaston, K. J. (2005). Species-energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms. *Biological Reviews*, 80, 1–25. <https://doi.org/10.1017/S1464793104006517>
- Flores-Villela, O. A., & Martínez-Salazar, E. A. (2009). Historical explanation of the origin of

- the herpetofauna of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80(3), 817–833.  
Retrieved from <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=425/42515996024>
- Fox, J., & Weisberg, S. (2011). *An R Companion to Applied Regression* (3<sup>rd</sup> ed.). Thousand Oaks CA: Sage Publications.
- Frost, D. R. (2019). *Amphibian Species of the World: an Online Reference*. Version 6.0. American Museum of Natural History, New York, USA. Retrieved from <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/How-to-cite>
- Fu, C., Hua, X., Li, J., Chang, Z., Pu, Z., & Chen, J. (2006). Elevational patterns of frog species richness and endemic richness in the Hengduan Mountains, China : geometric constraints, area and climate effects. *Ecography*, 29, 919–927. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04802.x>
- Grytnes, J.-A., & McCain, C. M. (2013). Elevational Trends in Biodiversity. In S. Levin (Ed.) *Encyclopedia of Biodiversity* (2<sup>nd</sup> ed., Vol. 3, pp. 149–154). Amsterdam: Academic Press.
- Guo, Q., Kelt, D. A., Sun, Z., Liu, H., Hu, L., Ren, H., & Wen, J. (2013). Global variation in elevational diversity patterns. *Scientific Reports*, 3(3007), 1–7. <https://doi.org/10.1038/srep03007>
- Hawkins, B. A., Field, R., Cornell, H. V., Currie, D. J., Guégan, J.-F., Kaufman, D. M., ... Turner, J. R. G. (2003). Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84(12), 3105–3117. <https://doi.org/10.1890/03-8006>
- Heaney, L. R. (2001). Small mammal diversity along elevational gradients in the Philippines: an assessment of patterns and hypotheses. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1), 15–39. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00227.x>
- Hedges, S. B. (1999). Distribution Patterns of Amphibians in the West Indies. In W. E. Duellman (Ed.), *Patterns of distribution of amphibians: A global perspective* (pp. 211–254). Baltimore, Maryland, USA.: The Johns Hopkins University Press.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*,

- 7(12), 1451–1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Hu, J., Xie, F., Li, C., & Jiang, J. (2011). Elevational patterns of species richness, range and body size for spiny frogs. *PloS ONE*, 6(5), e19817. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019817>
- INEGI. (2013). Continuo de Elevación Mexicana. Retrieved from Organista <http://www.inegi.org.mx/>
- Körner, C. (2007). The use of “altitude” in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(11), 569–574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>
- Lomolino, M. V. (2001). Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1), 3–13. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00229.x>
- McCain, C. M. (2005). Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology*, 86(2), 366–372. <https://doi.org/10.1890/03-3147>
- McCain, C. M. (2007). Could temperature and water availability drive elevational species richness? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography*, 16(1), 1–13. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00263.x>
- McCain, C. M. (2010). Global analysis of reptile elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 541–553. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00528.x>
- McCain, C. M., & Sanders, N. J. (2010). Metabolic theory and elevational diversity of vertebrate ectotherms. *Ecology*, 91(2), 601–609. <https://doi.org/10.1890/09-0704.1>
- McCullagh, P., & Nelder, J. A. (1989). *Generalized Linear Models* (2<sup>nd</sup> ed.). London, England: Chapman and Hall.
- Nogués-Bravo, D., Araújo, M. B., Romdal, T., & Rahbek, C. (2008). Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients. *Nature*, 453(7192), 216–219. <https://doi.org/10.1038/nature06812>
- O’Brien, E. M. (1993). Climatic gradients in woody plant species richness: towards an explanation based on an analysis of southern Africa’s woody flora. *Journal of Biogeography*, 20(2), 181. Retrieved from <https://www.jstor.org/stable/2845670>
- O’Brien, E. M. (1998). Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: an interim general model. *Journal of Biogeography*, 25(2), 379–398.

<https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1998.252166.x>

- O'Brien, E. M. (2006). Biological relativity to water-energy dynamics. *Journal of Biogeography*, 33(11), 1868–1888. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01534.x>
- Ochoa-Ochoa, L. M., Campbell, J. A., & Flores-Villela, O. A. (2014). Patterns of richness and endemism of the Mexican herpetofauna, a matter of spatial scale? *Biological Journal of the Linnean Society*, 111, 305–316. <https://doi.org/10.1111/bij.12201>
- Ordoñez, E. (1941). Las Provincias Fisiográficas de México. *Revista Geográfica*, 1(2), 133–181. Retrieved from <https://www.jstor.org/stable/40996155>
- Parra-Olea, G., Flores-Villela, O. A., & Mendoza-Almeralla, C. (2014). Biodiversidad de anfibios en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 460–466. <https://doi.org/10.7550/rmb.32027>
- Quinn, G. P., & Keough, M. J. (2002). *Experimental design and data analysis for biologists*. New York, USA: Cambridge University Press.
- Quiñonez, G. H. (1984). *El Sistema Fisiográfico de la Dirección General de Geografía*. México: Secretaría de Programación y Presupuesto, Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática.
- Rahbek, C. (1995). The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, 18(2), 200–205. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1995.tb00341.x>
- Rahbek, C. (1997). The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. *The American Naturalist*, 149(5), 875–902. <https://doi.org/10.1086/286028>
- Rahbek, C. (2005). The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, 8, 224–239. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00701.x>
- Rahbek, C., Borregaard, M. K., Antonelli, A., Colwell, R. K., Holt, B. G., Nogues-Bravo, D., ... Fjeldså, J. (2019). Building mountain biodiversity: geological and evolutionary processes. *Science*, 365(6458), 1114–1119. <https://doi.org/10.1126/science.aax0151>
- Rahbek, C., Borregaard, M. K., Colwell, R. K., Dalsgaard, B., Holt, B. G., Morueta-Holme, N., ... Fjeldså, J. (2019). Humboldt's enigma: what causes global patterns of mountain biodiversity? *Science*, 365(6458), 1108–1113. <https://doi.org/10.1126/science.aax0149>
- Rahbek, C., & Graves, G. R. (2000). Detection of macro-ecological patterns in South American



- hummingbirds is affected by spatial scale. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267(1459), 2259–2265. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1277>
- Rahbek, C., & Graves, G. R. (2001). Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of National Academy of Sciences*, 98(8), 4534–4539. <https://doi.org/10.1073/pnas.071034898>
- Sanders, N. J., Lessard, J. P., Fitzpatrick, M. C., & Dunn, R. R. (2007). Temperature, but not productivity or geometry, predicts elevational diversity gradients in ants across spatial grains. *Global Ecology and Biogeography*, 16(5), 640–649. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00316.x>
- Sarukhán, J., & Dirzo, R. (2013). Biodiversity-Rich Countries. In S. Levin (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity* (2<sup>nd</sup> ed., Vol. 1, pp. 497–508). Amsterdam: Academic Press.
- Stein, A., Gerstner, K., & Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 17, 866–880. <https://doi.org/10.1111/ele.12277>
- Stein, A., & Kreft, H. (2015). Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. *Biological Reviews*, 90(3), 815–836. <https://doi.org/10.1111/brv.12135>
- Stephenson, N. L. (1998). Actual evapotranspiration and deficit: biologically meaningful correlates of vegetation distribution across spatial scales. *Journal of Biogeography*, 25, 855–870. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1998.00233.x>
- Trabucco, A., & Zomer, R. J. (2009). Global aridity index (global-aridity) and global potential evapotranspiration (global-PET) geospatial database. CGIAR Consortium for Spatial Information. Available from the CGIAR-CSI GeoPortal at: <http://www.cgiar-csi.org/>
- Valencia, B. G., Matthews-Bird, F., Urrego, D. H., Williams, J. J., Gosling, W. D., & Bush, M. (2016). Andean microrefugia: testing the Holocene to predict the Anthropocene. *New Phytologist*, 212, 510–522. <https://doi.org/10.1111/nph.14042>
- Vasconcelos, T. D. S., Santos, T. G. Dos, Haddad, C. F. B., & Rossa-Feres, D. D. C. (2010). Climatic variables and altitude as predictors of anuran species richness and number of reproductive modes in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 26(4), 423–432. <https://doi.org/10.1017/S0266467410000167>
- Vetaas, O. R., Paudel, K. P., & Christensen, M. (2019). Principal factors controlling biodiversity

- along an elevation gradient: Water, energy and their interaction. *Journal of Biogeography*, 46, 1612–1663. <https://doi.org/10.1111/jbi.13564>
- Vidal-Zepeda, R. (1990). Precipitación, escala 1 :4000000. In M. T. Gutiérrez & A. Coll-Hurtado. *Atlas Nacional de México vol II*. México: Instituto de Geografía, UNAM.
- Vitt, L. J., & Caldwell, J. P. (2014). *Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles* (4<sup>th</sup> ed.). Amsterdam: Academic Press.
- Wells, K. D. (2007). *The Ecology and Behavior of Amphibians*. Chicago, USA: University of Chicago Press.
- Wickham, H. (2016). *Ggplot2. Elegant Graphics for Data Analysis* (2<sup>nd</sup> ed.). New York, USA: Springer.

## Discusión

La topografía es un factor importante en los patrones de diversidad de especies. A diferencia de las tierras bajas, en las montañas existe una gran variedad de climas en áreas relativamente pequeñas, algunos de ellos considerados como inusuales o raros, y donde habitan algunas especies de vertebrados de distribución restringida (Ohlemüller *et al.*, 2008). Los anfibios de México son un buen ejemplo de ello, pues tanto la riqueza total de especies como la riqueza de especies endémicas es coincidente en gran parte dentro de las cordilleras (Ochoa-Ochoa *et al.*, 2014; Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006). Los resultados obtenidos en el presente estudio refuerzan dicha afirmación, pues al menos el 56% de la riqueza de especies de anfibios conocida se encuentra representada en las montañas.

Esta cifra puede ser superior si tomamos en cuenta dos cuestiones: primero, el área geográfica que abarca nuestro análisis es menor del 7% de la superficie continental de México, y segundo, aún existe un gran vacío del conocimiento de las especies que habitan en varias partes del territorio (Ochoa-Ochoa *et al.*, 2014). Aunado a esto, y según los resultados encontrados, este vacío de información no es homogéneo, pues existen zonas como la Sierra Madre Oriental (SMO) y la Sierra Madre Occidental (SMOc), que sobresalen por tal falta de información. Además, las partes más altas de las cordilleras también presentan submuestreo, pues la mayoría de los gradientes que se excluyeron fue principalmente debido a la falta de registros en la parte alta del gradiente. Esto es de suma importancia, ya que, precisamente en tierras altas (<2,000 msnm), es donde se han registrado una mayor riqueza de especies endémicas (Flores-Villela y Goyenechea, 2003; Ochoa-Ochoa *et al.*, 2014; Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006).

## Patrones de diversidad

En estudios de distribución altitudinal de la riqueza de especies a través de diferentes grupos taxonómicos se ha encontrado que el patrón más común es un aumento de la riqueza a altitudes intermedias y el segundo más frecuente es un patrón decreciente (Rahbek, 1995, 2005). De la misma manera, se han descrito al menos otras tres formas mucho menos frecuentes en que la riqueza se puede distribuir a lo largo de un gradiente de altitud; planicie baja, planicie baja con pico a altitudes intermedias y creciente, las

cuales han sido poco comunes en gradientes de altitudinales de riqueza de vertebrados en general (McCain, 2010; Rahbek, 2005). Al igual a las tendencias observadas por Rahbek (1995, 2005), los anfibios de México muestran que el patrón más común es donde el “pico” o mayor riqueza de especies en la distribución altitudinal se encuentra a altitudes intermedias. Sin embargo, al aumentar la escala espacial de análisis surgen otros patrones de riqueza menos comunes. No obstante se puede concluir que sí se cumple la hipótesis 1 donde se especificaba al pico de riqueza en altitudes medias como el más común.

Los patrones de riqueza observados y los cambios registrados a través de la escala espacial no fueron iguales en todos los tipos de gradientes (costeros y continentales), ni entre las cordilleras. Mientras que los gradientes costeros sólo presentaron máximo tres patrones de riqueza definidos, en los gradientes continentales se llegaron a observar hasta cinco patrones diferentes. En cuanto a las cordilleras, el patrón decreciente fue el más común a través de la escala en la Cordillera Centroamericana y la Sierra de Chiapas y Guatemala (CCySCG). Mientras que en la Faja Volcánica Transmexicana (FVT) y la Sierra Madre del Sur (SMS) el patrón de pico a altitudes intermedias fue el más común con algunos cambios a través de la escala. Estas disimilitudes podrían ser debido a diferencias en la pendiente y el aspecto de cada gradiente, pues ambos rasgos influyen en las variables climáticas que a su vez influyen en los organismos presentes (Ohlemüller *et al.*, 2008). Aunque es evidente la influencia del clima en el patrón observado, discutiremos de manera más extensa la relación de estas variables con el clima más adelante, y nos centraremos en la influencia de la escala en el patrón observado.

Se ha documentado cómo la escala influye en la percepción de los patrones de diversidad, siendo el ejemplo más claro el patrón de riqueza latitudinal, principalmente si hablamos del tamaño de grano. El tamaño de grano influye en dos maneras sobre la percepción de los gradientes: el área relativa de la distribución y la forma que tiene la distribución de las especies (Rahbek, 2005; Rahbek y Graves, 2001). Por ejemplo, la distribución *real* de una especie que tiene una distribución restringida a un intervalo altitudinal corto a lo largo de una cordillera sería mejor apreciada a un grano “fino” de análisis. Por el contrario, si se evalúa esa misma distribución a un tamaño de grano mucho mayor, el área relativa que abarca esa especie y la forma de su distribución se

ve aumentada en proporción al aumento del tamaño de grano (Rahbek y Graves, 2001). La suma de este efecto individual de cada especie puede provocar que, para los conteos de riqueza de especies, a tamaños grandes de grano los sitios de gran riqueza de especies favorezcan de una forma aparente la riqueza de sitios cercanos con una menor riqueza (Rahbek y Graves, 2000). Para el caso de los gradientes altitudinales, el uso de tamaños de banda (tamaño de grano) parece tener este mismo efecto sobre algunos de los gradientes, pues el 55% de los gradientes se mantuvieron sin cambios a través de la escala.

### **Variables explicativas**

A través de los estudios de los patrones altitudinales se han probado diferentes variables ambientales por medio del uso de diferentes modelos estadísticos para evaluar su capacidad explicativa de los patrones observados (p. ej. Fu *et al.*, 2006; Hofer, Bersier, y Borcard, 2000; Hu, Xie, Li, y Jiang, 2011; McCain, 2007b; McCain y Sanders, 2010; O'Brien, 2006; Vetaas, Paudel, y Christensen, 2019). El poder predictivo de uno u otro modelo ha variado a través de cada uno de los trabajos realizados sin un resultado definitivo que consolide todas las observaciones realizadas, lo que sugiere que existen efectos diferentes en cada lugar evaluado. En el caso de los patrones de distribución altitudinal de los anfibios de México tampoco se encontró un modelo que explicase la totalidad de los gradientes evaluados ni que fuera consistente en el poder explicativo, pues hubo modelos con un poder explicativo de la varianza bajo (<35%), medio (entre 35% y 70%), y alto (>70%). A pesar de no haber encontrado generalidades, sí se observaron algunas tendencias que coincidieron con algunas predicciones esperadas. En la hipótesis 2 se esperaba que aquellos modelos ambientales que incluyeran la disponibilidad de agua como parte de sus variables fueran los que mejor explicaran los patrones de riqueza observados, debido a la gran relevancia que la disponibilidad de agua tiene sobre los anfibios para completar sus ciclos de vida (Vitt y Caldwell, 2014). Sin embargo, los tres modelos que consideraron la precipitación tuvieron diferencias en cuanto a su poder explicativo y el número de veces que fueron seleccionados. A pesar de que se ha encontrado evidencia de que la relación entre heterogeneidad topográfica con la precipitación (modelo 6), tiene una relación positiva con la riqueza de anfibios

(Hedges, 1999), en el presente estudio no fue seleccionado dicho modelo en ninguno de los gradientes. Probablemente, el modelo 6 sea un buen predictor a escala regional como lo reportado por Hedges (1999). Y esto puede estar causado principalmente porque la lluvia tiende a escurrirse del lugar donde se precipita, por lo cual, a una escala espacial más extensa, se tendrían varios lugares de escurrimiento, pero también varios lugares de captación del agua de lluvia, algo que no es capturado en los gradientes evaluados aquí. Además de los escurrimientos, la evaporación y la evapotranspiración son causas importantes de pérdida de agua en zonas que reciben una gran cantidad de energía (O'Brien, 2006). Por la misma razón, es de esperarse que la precipitación (modelo 2) por sí sola no resulte ser un buen indicador del agua líquida disponible en los gradientes altitudinales (Stephenson, 1998). Sin embargo, en los dos gradientes donde fue seleccionado el modelo 2, hubo coincidencias. Ambos son gradientes continentales con pendiente expuesta al norte ubicados en la Faja Volcánica Transversal y en la Sierra Madre del Sur. Y precisamente, en gradientes continentales el modelo de la dinámica agua-energía (modelo 3) fue más frecuentemente seleccionado, lo que indica que la disponibilidad de agua líquida puede ser un factor limitante en gradientes continentales a diferencia de los gradientes costeros. Probablemente porque en las costas, los vientos oceánicos arrastran humedad que se condensa en las vegetación de paredes de las montañas (Rahbek *et al.*, 2019a), algo que no es común los gradientes continentales. La dinámica agua-energía (modelo 3) predice una mayor riqueza a altitudes intermedias debido a que es justo a esas altitudes existe una mayor cantidad de agua líquida disponible (O'Brien, 2006). Precisamente, el modelo 3, fue el que mejor explicó para la mayoría de los modelos con patrón de un pico a altitudes intermedias, aunque no fue seleccionado a escala de banda altitudinal de 500 m. El modelo 3 (dinámica agua-energía) es un buen predictor de la riqueza de anfibios y otros grupos taxonómicos, cuando los gradientes altitudinales son evaluados a escalas de banda altitudinal de 100 m (ver Vetaas *et al.*, 2019), pues su selección (pero no su poder explicativo), fue menor al aumentar la escala, concordando con la hipótesis 3 que mencionaba que las variables explicativas tendrán cambios en su percepción y su selección debido a la escala espacial utilizada. Otra de las tendencias observables fue que este modelo fue más

frecuentemente representado en la Sierra Madre del Sur, seguido de la Faja Volcánica Transversal mientras que en la Sierra Madre Occidental no tuvo presencia.

El modelo 1 (temperatura), predice una relación positiva entre la temperatura y la riqueza de especies (Brown, 1981), esto es, que la riqueza será mayor en la base del gradiente, con una disminución gradual de la misma hacia la cima (patrón decreciente). Y como lo predicho por el modelo, la mayoría de los gradientes que presentaron un patrón decreciente fueron mejor explicados por el modelo con un poder explicativo de medio a alto. Además, también fue un predictor con poder explicativo bajo a medio para gradientes con patrones de planicie baja con picos a altitudes intermedias, crecientes y de pico a altitudes intermedias. Este efecto predictivo de la temperatura también ha sido observado en anuros de las montañas Hengduan en China. En cuanto a las tendencias, el modelo 1 fue seleccionado más consistentemente en los gradientes de la Cordillera Centroamericana y las Sierras de Chiapas y Guatemala, y su selección fue aumentando conforme aumentó la escala. Además, este mismo modelo tuvo una mayor selección en los gradientes costeros que en los continentales, coincidiendo con zonas donde hay mayor precipitación en México (>1200mm ;Vidal-Zepeda, 1990). En algunos casos, en estas zonas la precipitación supera la evapotranspiración total (Maderey, 1990), lo cual sugiere que en esos lugares la disponibilidad de agua líquida no es un factor limitante de la riqueza de anfibios.

La interacción entre la heterogeneidad topográfica y temperatura (modelo 5), resultó ser un predictor de la riqueza con poder explicativo de medio a alto para algunos de los gradientes con patrones de riqueza de pico a altitudes intermedias y decreciente. No obstante, al igual que el modelo 3, este modelo sólo fue seleccionado a escalas de 100, 200 y 300 m y fue posteriormente sustituido por modelos que incluían a una de las dos variables que lo conformaban (modelos 1 y 4). En cuanto a las tendencias, este modelo a escala de 100 m fue seleccionado mayormente en la Sierra Madre Occidental y con algunas selecciones en la Faja Volcánica Transversal y la Sierra Madre del Sur, manteniendo su selección en estas últimas dos cordilleras en las escalas 200 y 300 m. Los modelos 1 y 4 sustituyeron la selección del modelo 5 a través de la escala específicamente, el modelo 1 para los gradientes costeros y el modelo 4 para los gradientes continentales. Esto último es interesante y coincide con lo que se ha venido

discutiendo acerca de que los gradientes costeros reciben una mayor cantidad de agua debido a la humedad causada por los vientos oceánicos que choca con las laderas de las sierras y causa una mayor precipitación (Rahbek *et al.*, 2019a; Vidal-Zepeda, 1990). Por último, el modelo 4 propone que sitios con mayor heterogeneidad topográfica mayor riqueza de especies generará una mayor cantidad de hábitats disponibles reflejado en una mayor riqueza de especies (Stein y Kreft, 2015). Y este modelo tuvo, en promedio, un poder explicativo medio, principalmente para gradientes con un patrón de pico a altitudes intermedias. Este modelo, al igual que el modelo 1, mostró una mayor selección conforme aumentaba la escala y a diferencia del modelo 1, fue mayormente seleccionado en los gradientes continentales. En otros estudios, se ha observado que la heterogeneidad topográfica emerge como un buen predictor de la riqueza de especies conforme aumenta la escala de análisis (Rahbek y Graves, 2001). A pesar de que en las montañas existe una gran variedad de hábitats y climas en áreas relativamente pequeñas (Rahbek *et al.*, 2019a), aparentemente, el modelo 4 no captura esa variación a escalas pequeñas, pero conforme aumentamos la escala de análisis parece capturarla mejor. Y precisamente, esta mayor variedad de hábitats parece ayudar a sortear las condiciones más secas presentes en los gradientes continentales, zonas de alta insolación, pero también, sitios de mayor humedad que permiten la existencia de diferentes especies de anfibios.

El importante papel que las características climáticas juegan en el origen y mantenimiento de la gran diversidad presente en las montañas (Hoorn, Perrigo, y Antonelli, 2018; Körner, 2004) ha sido reconocido y estudiado en diversos trabajos. Sin embargo, hasta la fecha no se ha logrado encontrar una explicación general para los patrones de riqueza que observamos hoy en día (Rahbek *et al.*, 2019a). Se ha sugerido que la ausencia de dicha explicación general puede ser debida a que, los modelos estadísticos no logran representar la gran variabilidad ecológica presente en las montañas (Rahbek *et al.*, 2019a). No obstante, es muy probable que estas diferencias sean un reflejo del sello distintivo de factores históricos como la formación de las cordilleras y los eventos climáticos globales como el último periodo glacial (ver Ding, Ree, Spicer, y Xing, 2020). Dichos procesos han actuado bajo largos periodos de tiempo,



influyendo en las tasas de especiación, dispersión, persistencia y extinción de las especies (Rahbek *et al.*, 2019b; Rangel *et al.*, 2018).

## **Conclusiones**

Más allá de ser simples rasgos de la topografía, las montañas son elementos complejos en los que se genera y mantiene una importante fracción de la diversidad de anfibios de México, y de otros grupos biológicos. Si bien, esa diversidad de anfibios no está homogéneamente distribuida en las montañas, para el caso de nuestro país un patrón pico de riqueza a altitudes intermedias es la tendencia más común a distintas escalas espaciales. A pesar de que los anfibios son dependientes del agua para cumplir sus ciclos de vida, al menos para los patrones altitudinales de riqueza de especies, los modelos que incluyeron a la precipitación como una de sus variables solo la dinámica agua-energía fue el de mejor ajuste. No obstante, la selección de modelos de dichos patrones varían con la escala y la ubicación de los gradientes, muy probablemente como reflejo de un proceso combinado entre factores históricos tanto geológicos como climáticos que influyeron en la formación de dichos patrones. Esto abre una brecha para intentar explicar cómo el efecto de los factores históricos y contemporáneos interactúan para originar y mantener los patrones de diversidad de los anfibios en las cordilleras de México.

## Bibliografía

- AmphibiaWeb. (2020). <<https://amphibiaweb.org>> University of California, Berkeley, CA, USA. Retrieved June 26, 2020, desde AmphibiaWeb sitio web: <http://www.amphibiaweb.org/>
- Arrhenius, O. 1921: Species and area. *Journal of Ecology* 9, 95–99.
- Brown, J. H. (1981). Two Decades of Homage to Santa Rosalia: Toward a General Theory of Diversity. *American Zoologist*, 21(4), 877–888.
- Brown, J. H. (2001). Mammals on mountain sides: Elevational patterns of diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1), 101–109.
- Casas-Andreu, G y Reyna-Trujillo, T. (1990). Provincias herpetofaunísticas. Mapa IV.8.6. En *Atlas Nacional de México, Tomo II*. Mexico: Instituto de Geografía, UNAM.
- CCA. (1997). *Regiones ecológicas de América del Norte: Hacia una perspectiva común*. Québec: Comisión para la Cooperación Ambiental.
- Collins, J. P., y Storfer, A. (2003). Global amphibian declines: sorting the hypotheses. *Diversity and Distributions*, 9, 89–98.
- Colwell, R. K., Rahbek, C., y Gotelli, N. J. (2004). The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far? *The American Naturalist*, 163(3), E1–E23.
- Ding, W. N., Ree, R. H., Spicer, R. A., & Xing, Y. W. (2020). Ancient orogenic and monsoon-driven assembly of the world's richest temperate alpine flora. *Science*, 369, 578–581.
- Espinosa, D., y Ocegueda, S. (2008). El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. En *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. México, D.F.: Vol. I (pp. 33–65). CONABIO.
- Flores-Villela, O. A., y Goyenechea, I. (2003). Patrones de distribución de anfibios y reptiles en México. En Juan J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (Eds.), *Una Perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía* (pp. 289–296). México. D.F.: CONABIO-UNAM.
- Frost, D. R. 2020. Amphibian Species of the World: An Online Reference. Version 6.1 Base de datos electrónica disponible en

- <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Fu, C., Hua, X., Li, J., Chang, Z., Pu, Z., y Chen, J. (2006). Elevational patterns of frog species richness and endemic richness in the Hengduan Mountains, China: geometric constraints, area and climate effects. *Ecography*, 29, 919–927.
- Grytnes, J. A., y McCain, C. M. (2007). Elevational Trends in Biodiversity. En: Levin, S. A. (Ed). *Encyclopedia of Biodiversity* (Vol. 5, pp. 1–8).
- Grytnes, J. A., y Vetaas, O. R. (2002). Species richness and altitude: A comparison between null models and interpolated plant species richness along the himalayan altitudinal gradient, Nepal. *The American Naturalist*, 159(3), 294–304.
- Heaney, L. R. (2001). Small mammal diversity along elevational gradients in the Philippines: An assessment of patterns and hypotheses. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1), 15–39.
- Hedges, S. B. (1999). Distribution Patterns of Amphibians in the West Indies. En: W. E. Duellman (Ed.), *Patterns of distribution of amphibians: A global perspective* (pp. 211–254). Baltimore, Maryland, USA.: The Johns Hopkins University Press.
- Hofer, U., Bersier, L. F., y Borcard, D. (2000). Ecotones and gradient as determinants of herpetofaunal community structure in the primary forest of Mount Kupe, Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*, 16(4), 517–533.
- Horn, K., Perrigo, A., y Antonelli, A. (Eds.). (2018). *Mountains, Climate and Biodiversity*. Wiley Blackwell.
- Hu, J., Xie, F., Li, C., y Jiang, J. (2011). Elevational patterns of species richness, range and body size for spiny frogs. *PLoS ONE*, 6(5), e19817.
- INEGI-CONABIO-INE. (2008). Ecorregiones terrestres de México. México: Instituto Nacional de Estadística y Geografía-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Instituto Nacional de Ecología.
- Jenkins, C. N., Pimm, S. L., y Joppa, L. N. (2013). Global patterns of terrestrial vertebrate diversity and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(28), E2603–E2610.
- Körner, C. (2004). Mountain biodiversity, its causes and function: An overview. *Ambio Special Report*, (13), 3–20.

- Li, J. S., Song, Y. L., y Zeng, Z. G. (2003). Elevational gradients of small mammal diversity on the northern slopes of Mt. Qilian, China. *Global Ecology and Biogeography*, 12(6), 449–460.
- Lomolino, M. V. (2001). Elevation gradients of species-density: Historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1), 3–13.
- Maderey, L. E. (1990). Evapotranspiración real, escala 1:4000000. En *Hidrogeografía IV.6.6. Atlas Nacional de México. Vol. II*. Instituto de Geografía, UNAM.
- McCain, C. M. (2004). The mid-domain effect applied to elevational gradients: Species richness of small mammals in Costa Rica. *Journal of Biogeography*, 31(1), 19–31.
- McCain, C. M. (2005). Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology*, 86(2), 366–372.
- McCain, C. M. (2007a). Area and mammalian elevational diversity. *Ecology*, 88(1), 76–86.
- McCain, C. M. (2007b). Could temperature and water availability drive elevational species richness? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography*, 16(1), 1–13.
- McCain, C. M. (2010). Global analysis of reptile elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 541–553.
- McCain, C. M., y Sanders, N. J. (2010). Metabolic theory and elevational diversity of vertebrate ectotherms. *Ecology*, 91(2), 601–609.
- McCoy, E. D. (1990). The distribution of insects along elevational gradients. *Oikos*, 58(3), 313–322.
- Md. Nor, S. (2001). Elevational diversity patterns of small mammals on Mount Kinabalu, Sabah, Malaysia. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1), 41–62.
- Morrone, J. J. (2019). Regionalización biogeográfica y evolución biótica de México: encrucijada de la biodiversidad del Nuevo Mundo. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90, 1-68.
- Morrone, J. J., Espinosa, D., y Llorente-Bousquets, J. (2002). Mexican biogeographic provinces: Preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. *Acta Zoológica Mexicana (Nueva Serie)*, 108(085), 83–108.
- Nogués-Bravo, D., Araújo, M. B., Romdal, T., y Rahbek, C. (2008). Scale effects and

- human impact on the elevational species richness gradients. *Nature*, 453(7192), 216–219.
- O'Brien, E. M. (2006). Biological relativity to water-energy dynamics. *Journal of Biogeography*, 33(11), 1868–1888.
- Ochoa-Ochoa, L. M., Campbell, J. A., y Flores-Villela, O. A. (2014). Patterns of richness and endemism of the Mexican herpetofauna, a matter of spatial scale? *Biological Journal of the Linnean Society*, 111, 305–316.
- Ochoa-Ochoa, L. M., y Flores-Villela, O. A. (2006). *Áreas de diversidad y endemismo de la herpetofauna Mexicana*. México, D.F.: UNAM-CONABIO.
- Ohlemüller, R., Anderson, B. J., Araújo, M. B., Butchart, S. H. M., Kudrna, O., Ridgely, R. S., y Thomas, C. D. (2008). The coincidence of climatic and species rarity: High risk to small-range species from climate change. *Biology Letters*, 4(5), 568–572. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0097>
- Ordoñez, E. (1941). Las Provincias Fisiográficas de México. *Revista Geográfica*, 1(2), 133–181.
- Parra-Olea, G., Flores-Villela, O. A., y Mendoza-Almeralla, C. (2014). Biodiversidad de anfibios en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 460–466.
- Patterson, B. D., Meserve, P. L., y Lang, B. K. (1989). distribution and abundance of small mammals along an elevational transect in temperate rainforests of Chile. *Journal of Mammalogy*, 70(1), 67–78.
- Patterson, B. D., Stotz, D. F., Solari, S., Fitzpatrick, J. W., y Pacheco, V. (1998). Contrasting patterns of elevational zonation for birds and mammals in the Andes of southeastern Peru. *Journal of Biogeography*, 25(3), 593–607.
- Presley, S. J., Cisneros, L. M., Patterson, B. D., y Willig, M. R. (2011). Vertebrate metacommunity structure along an extensive elevational gradient in the tropics: A comparison of bats, rodents and birds. *Global Ecology and Biogeography*, 21(10),
- Quiñonez, G. H. (1984). *El Sistema Fisiográfico de la Dirección General de Geografía*. México: Secretaría de Programación y Presupuesto. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática.
- Rahbek, C. (1995). The elevational gradient of species richness: A uniform pattern? *Ecography*, 18(2), 200–205.

- Rahbek, C. (2005). The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, 8, 224–239.
- Rahbek, C., Borregaard, M. K., Colwell, R. K., Dalsgaard, B., Holt, B. G., Morueta-Holme, N., ... Fjeldså, J. (2019a). Humboldt's enigma: What causes global patterns of mountain biodiversity? *Science*, 365, 1108–1113.
- Rahbek, C., Borregaard, M. K., Antonelli, A., Colwell, R. K., Holt, B. G., Nogues-Bravo, D., ... Fjeldså, J. (2019b). Building mountain biodiversity: Geological and evolutionary processes. *Science*, 365(6458), 1114–1119.
- Rahbek, C., y Graves, G. R. (2000). Detection of macro-ecological patterns in South American hummingbirds is affected by spatial scale. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267(1459), 2259–2265.
- Rahbek, C., y Graves, G. R. (2001). Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of National Academy of Sciences*, 98(8), 4534–4539.
- Ramírez-Pulido, J., y Castro-Campillo, A. (1990). Regionalización mastofaunística (mamíferos) Mapa IV.8.8A. En *Atlas Nacional de México. Tomo II*. México: Instituto de Geografía, UNAM.
- Rangel, T. F., Edwards, N. R., Holden, P. B., Diniz-Filho, J. A. F., Gosling, W. D., Coelho, M. T. P., ... Colwell, R. K. (2018). Modeling the ecology and evolution of biodiversity: Biogeographical cradles, museums, and graves. *Science*, 361(6399).
- Rickart, E. A. (2001). Elevational diversity gradients, biogeography and the structure of montane mammal communities in the intermountain region of North America. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1), 77–100.
- Rzedowski, J., y Reyna-Trujillo, T. (1990). Provincias florísticas. Mapa IV.8.3. En *Atlas Nacional de México. Tomo II*. Mexico: Instituto de Geografía, UNAM.
- Sanchez-Cordero, V. (2001). Elevation gradients of diversity for rodents and bats in Oaxaca, Mexico. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1), 63–76.
- Stein, A., y Kreft, H. (2015). Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. *Biological Reviews*, 90(3), 815–836. <https://doi.org/10.1111/brv.12135>
- Stephenson, N. L. (1998). Actual evapotranspiration and deficit: biologically meaningful correlates of vegetation distribution across spatial scales. *Journal of Biogeography*,

25, 855–870.

- Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A., Young, B. E., Rodrigues, A. S. L., Fischman, D. L., y Waller, R. W. (2004). Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 306, 1783–1786.
- Vetaas, O. R., Paudel, K. P., y Christensen, M. (2019). Principal factors controlling biodiversity along an elevation gradient: Water, energy and their interaction. *Journal of Biogeography*, 1–12.
- Vidal-Zepeda, R. (1990). Precipitación media anual. En Precipitación, IV.4.6. *Atlas Nacional de México. Vol II*. Escala 1:4000000. México: Instituto de Geografía, UNAM.
- Vitt, L. J., y Caldwell, J. P. (2014). *Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles* (Cuarta Edición). Academic Press.
- Wake, D. B., y Vredenburg, V. T. (2008). Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proceedings of National Academy of Sciences*, 105(1), 11466–11473.
- Yu, H. T. (1994). Distribution and abundance of small mammals along a subtropical elevational gradient in central Taiwan. *Journal of Zoology*, 234(4), 577–600.