



CAPÍTULO 3:

La diversidad beta como un elemento integrador de distintos patrones macroecológicos

Pilar Rodríguez

Instituto de Ecología
Universidad Nacional Autónoma de México
Apartado Postal 70-275
Ciudad Universitaria
México, D.F. 04510, México

Héctor T. Arita Watanabe

Instituto de Ecología
Universidad Nacional Autónoma de México
Apartado Postal 70-275
Ciudad Universitaria
México, D.F. 04510, México
Email:
harita@miranda.ecologia.unam.mx

**Sobre Diversidad Biológica:
El significado de las Diversidades
Alfa, Beta y Gamma.**

Editores:

Gonzalo Halffter, Jorge Soberón,
Patricia Koleff & Antonio Melic

Patrocinadores:

COMISION NACIONAL PARA EL
CONOCIMIENTO Y USO DE LA
BIODIVERSIDAD (CONABIO) MÉXICO

SOCIEDAD ENTOMOLÓGICA ARAGONESA
(SEA), ZARAGOZA, ESPAÑA.

GRUPO DIVERSITAS-MÉXICO

CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y
TECNOLOGÍA (CONACYT) MÉXICO

ISBN: 84-932807-7-1

Dep. Legal: Z-2275-05

m3m: Monografías Tercer Milenio
vol.4, S.E.A., Zaragoza, España
30 Noviembre 2005
pp: 41 – 52.

Información sobre la publicación:
www.sea-entomologia.org/m3m

LA DIVERSIDAD BETA COMO UN ELEMENTO INTEGRADOR DE DISTINTOS PATRONES MACROECOLÓGICOS

Pilar Rodríguez & Héctor T. Arita W.

Resumen: Se han propuesto varias hipótesis para explicar el gradiente latitudinal de diversidad de especies; sin embargo aspectos básicos en la conformación del patrón, como son el efecto de la escala de trabajo y el papel de la diversidad beta, aún no son bien comprendidos. Para explorar tales aspectos pusimos a prueba la hipótesis de covariación, la cual establece que la diversidad de especies debería seguir el mismo patrón latitudinal, independientemente de la escala de análisis. La hipótesis también predice la ausencia de gradientes en la diversidad beta, en el área de distribución regional y en la pendiente z de la relación especies-área. Predice además que la relación entre la diversidad regional y la diversidad local debería seguir una función lineal.

Encontramos patrones contrastantes entre los mamíferos no-voladores y los murciélagos de América del Norte. Para los mamíferos no-voladores rechazamos la hipótesis de covariación, ya que si bien el número de especies a ambas escalas aumentó hacia latitudes tropicales del continente, el aumento fue más acelerado a la escala regional. Para este grupo, la diversidad beta resultó mayor hacia las latitudes tropicales, al mismo tiempo que el promedio del área de distribución regional disminuyó y la z , la pendiente de la relación especies-área, fue mayor en las latitudes tropicales. Finalmente, la relación entre la diversidad regional y local mostró una función del Tipo II (saturada).

En contraste con los mamíferos no-voladores, los murciélagos no mostraron una desviación significativa de las predicciones generadas a partir de la hipótesis de covariación. A las dos escalas la diversidad de especies siguió una tendencia de aumento hacia las latitudes tropicales, y no fue posible demostrar un gradiente latitudinal en la diversidad beta, en el área de distribución regional ni de la pendiente z de la relación especies-área. Finalmente, la relación entre la diversidad regional y local mostró una función del Tipo I (lineal).

La elevada diversidad de mamíferos no-voladores de las zonas tropicales de América del Norte es resultado del aumento de beta, más que de la diversidad de especies a escalas locales. En los murciélagos, en cambio, el gradiente de diversidad es resultado del aumento de la diversidad a distintas escalas. Las diferencias en los patrones de ambos grupos sugieren que las causas que explican el gradiente de diversidad son distintas para ambos grupos y que estas causas están finalmente determinadas por diferencias en los patrones de distribución geográfica de las especies.

Palabras clave: Diversidad beta, área de distribución regional, área de distribución continental, diversidad regional, diversidad local, mamíferos, América del Norte.

Beta diversity as an integrative element of several macroecological patterns

Abstract: Several hypotheses attempt to explain the latitudinal gradient of species diversity, but some basic aspects of the pattern remain insufficiently explored, including the effect of scales and the role of beta diversity. To explore such components of the latitudinal gradient, we tested the hypothesis of covariation, which states that the gradient of species diversity should show the same pattern regardless of the scale of analysis. The hypothesis implies that there should be no gradients of beta diversity, of regional range size within regions, or of the slope of the species-area curve, and that a linear LR relationship should be expected.

For the fauna of North American mammals, we found contrasting results for bats and non-volant species. We could reject the hypothesis of covariation for non-volant mammals, for which the number of species increases towards lower latitudes, but at different rates depending on the scale. Also, for this group, beta diversity is higher at lower latitudes, the regional range size within regions is smaller at lower latitudes, z , the slope of the species-area relationship, is higher at lower latitudes, and a saturating (Type II) LR relationship was produced.

Contrarily bats did not show any significant deviations from the predictions of the hypothesis of covariation: at two different scales, species richness shows similar trends of increase at lower latitudes, and no gradient can be demonstrated for beta diversity, for regional range size or for the slopes of the species-area curve, and a linear LR (Type I) relationship was produced.

Our results show that the higher diversity of non-volant mammals in tropical areas of North America is a consequence of the increase in beta diversity and not of higher diversity at smaller scales. In contrast, the diversity of bats at both scales is higher at lower latitudes. These contrasting patterns suggest different causes for the latitudinal gradient of species diversity in the two groups that are ultimately determined by differences in the patterns of geographic distribution of the species.

Key words: Beta diversity, regional range size, continental range size, regional diversity, local diversity, mammals, North America.

Introducción

Uno de los patrones biogeográficos mejor establecidos es el aumento del número de especies desde latitudes superiores hacia latitudes inferiores. Se le conoce como gradiente latitudinal de riqueza (Rohde, 1999; Hawkins *et al.*, 2003; Willig *et al.*, 2003a). Se han propuesto innumerables hipótesis ecológicas y evolutivas para tratar de explicar este patrón, entre las que se encuentran, entre otras, la respuesta de las especies a gradientes de intensidad de las interacciones ecológicas, a la estabilidad y predictibilidad ambiental, productividad y energía, área disponible y procesos de colonización (Rohde, 1999; Kaspari *et al.*, 2003). Otros estudios han demostrado que modelos de simulación en los que las áreas de distribución de las especies son ubicadas de manera aleatoria y están limitadas sólo por el tamaño y la forma de los continentes (mid-domain effect), pueden producir gradientes de diversidad similares a los producidos por la naturaleza. Algunos autores consideran que el denominado efecto del dominio medio puede ser una explicación al gradiente latitudinal (Colwell & Lees, 2000; Jetz & Rahbek, 2001). Sin embargo, este modelo no ha podido explicar de manera satisfactoria el patrón observado en algunos continentes (Bokma *et al.*, 2001; Hawkins & Diniz-Filho, 2002). Más aún, algunos aspectos básicos del patrón no han sido suficientemente explorados. El efecto de la escala y el papel de la diversidad beta sobre el gradiente de diversidad de especies son dos de estos aspectos.

La diversidad beta ha sido definida de numerosos formas, pero en su sentido original y amplio se refiere a 'la extensión en el reemplazo de especies o cambio biótico a lo largo de gradientes ambientales' (Whittaker, 1972). De acuerdo con esta definición y considerando que beta es un elemento tan importante como la diversidad local en la estructuración de los patrones de diversidad a escalas regionales (Cornell & Lawton, 1992), resulta sorprendente que aún no se hayan generado reglas empíricas o teóricas referentes a la relación entre beta y latitud, equiparables al gradiente latitudinal de riqueza (Gaston & Blackburn, 2000). Una posible explicación a esta falta de generalización es que beta tiene distintos 'aspectos' o 'facetas' que pueden ser evaluados (Vellend, 2001; Koleff *et al.*, 2003). Mientras que algunos estudios se concentran en evaluar la diferencia en la composición de especies entre distintos sitios, otros han intentado detectar zonas de transición de hábitats o de transición biogeográfica (Williams *et al.*, 1999). Algunos más se han concentrado en cuantificar el cambio en la composición de especies a lo largo de gradientes espaciales o ambientales, en el sentido original del trabajo de Whittaker (1972).

Un enfoque de gran potencial para incorporar a la diversidad beta en el estudio de los patrones a grandes escalas es visualizar a beta como un factor de escalamiento de la diversidad. Shmida y Wilson (1985) postularon que la forma en que la diversidad a una escala determinada se relaciona con la diversidad a una escala mayor, es la diversidad beta. Dos 'inventarios' de especies tomados a escalas distintas se parecerán entre sí o no, dependiendo de este factor de escalamiento. Los

inventarios se parecerán menos si la diversidad beta es alta y por el contrario, en el caso extremo de que no haya diferencia en las especies presentes a las dos escalas, la diversidad beta es nula. Esta idea ha sido aplicada para analizar la relación entre la diversidad regional y local (Cornell & Lawton, 1992; Srivastava, 1999), para interpretar los parámetros de la relación especies-área (Rosenzweig 1995), y para explorar el escalamiento de la diversidad de especies (Crawley & Harral, 2001; Arita & Rodríguez, 2002).

Si beta es definida como el radio entre la diversidad de especies de una región y el promedio de la diversidad de especies de las localidades que forman esa región (Whittaker, 1972), se puede demostrar matemáticamente que beta es igual al inverso del promedio del área de distribución de las especies que habitan en esa región, medida el área de distribución como la proporción de la región en la que cada especie está presente (Routledge, 1977; Ricklefs & Schluter, 1993; Arita & Rodríguez, 2002; Soberón & Llorente, 2005). Esta relación puede ser aplicada a un amplio rango de escalas, incluidas aquellas que no sean estrictamente locales. De hecho, la percepción de que la diversidad local se refiere únicamente a la escala a la que aplica la ecología de comunidades tradicional está cambiando hacia una perspectiva en la que los ensamblajes locales también pueden visualizarse como el conjunto de especies cuya área de distribución geográfica coinciden en un punto (Leitner & Rosenzweig, 1997; Arita & Rodríguez, 2002, 2004; Ricklefs, 2004).

Los mamíferos de América del Norte constituyen el grupo más extensamente estudiado en cuanto a los patrones de diversidad y distribución a una escala continental. El gradiente latitudinal de diversidad ha sido señalado para el conjunto de todos los mamíferos (Simpson, 1964; Wilson, 1974; Pagel *et al.*, 1991), para los mamíferos no-voladores (Pagel *et al.*, 1991; Kaufman, 1995; Kaufman & Willig, 1998; Shepherd, 1998; McCoy & Connor, 1980) y para los murciélagos (Wilson, 1974; McCoy & Connor, 1980; Lyons & Willig, 1999, 2002; Stevens & Willig, 2002). Este patrón ha sido detectado a pesar de que los análisis se han realizado a una gran variedad de escalas y de que se han empleado variadas metodologías (Willig *et al.*, 2003b).

Hasta hace poco tiempo se consideraba que la tendencia de aumento en el número de especies conforme disminuye la latitud era similar a cualquier escala de análisis, es decir, que el gradiente latitudinal era escala invariante (Lyons & Willig, 1999). Bajo este supuesto y siguiendo la definición clásica de que beta es el radio entre dos valores de diversidad a distintas escalas, se podía esperar que la diversidad beta no variara latitudinalmente. Si embargo, esta idea no concuerda con otros razonamientos en torno a la relación que debería existir entre beta y latitud. Algunos autores han propuesto que, debido a que el tamaño de las áreas de distribución disminuye hacia las latitudes tropicales (Rapoport, 1975; Stevens, 1989), beta debería aumentar hacia las latitudes tropicales (McCoy & Connor, 1980; Brown & Lomolino, 1998).

Para explorar estas ideas, hemos propuesto lo que llamamos la hipótesis de covariación. En esta hipótesis hemos integrado una serie de elementos teóricos y empíricos provenientes de distintos campos de estudio como la macroecología y la biogeografía, y elementos de la propia discusión de los últimos años, donde el eje ha sido la diversidad beta (Arita & Rodríguez, 2002, 2004; Rodríguez *et al.*, 2003; Rodríguez & Arita, 2004; Arita *et al.*, 2005). En este capítulo exponemos la hipótesis de covariación y su aplicación en el estudio de los patrones de diversidad y distribución de los mamíferos de América del Norte.

Los mamíferos de América del Norte constituyen un estudio de caso ilustrativo. Para este grupo se conoce con bastante detalle el gradiente latitudinal de diversidad, así como del área de distribución continental (Rapoport, 1975; Willig *et al.*, 2003a). También se ha analizado la diversidad beta (Lyons & Willig, 1997; Kaufman, 1998; Brown & Lomolino, 1998; Rodríguez & Arita, 2004) y la relación especies-área (Lyons & Willig, 2002). Sin embargo, a diferencia del enfoque empleado en nuestro estudio, los estudios se han realizado de manera independiente para cada variable y por lo tanto aún no hay una visión suficientemente integrada de estos patrones. Otro elemento que hace que los mamíferos constituyan un caso de estudio ilustrativo, es que existen marcadas diferencias en los patrones de diversidad y de distribución de las especies entre los mamíferos no-voladores y los murciélagos. De nuevo, estas diferencias son útiles para comparar la forma en que se interrelacionan los distintos patrones macroecológicos en dos grupos contrastantes.

La hipótesis de covariación

Hemos llamado hipótesis de covariación a la idea de que la diversidad de especies varía a lo largo de gradientes latitudinales de manera similar, a cualquier escala de análisis. Debido a la relación entre la diversidad de especies a distintas escalas y la diversidad beta, la hipótesis de covariación provee predicciones explícitas que pueden ser probadas estadísticamente. Los componentes y predicciones de esta hipótesis se explican a continuación:

Primer componente: la hipótesis se basa en la existencia de un gradiente latitudinal de especies a una escala de análisis dada. A esta escala, definimos varias regiones y las especies que habitan ahí, que llamaremos diversidad regional (S_R), deberían seguir una tendencia latitudinal. Esta tendencia puede verse en una gráfica $\log S_R$ vs latitud (Fig. 1a).

Segundo componente: la hipótesis requiere, por definición, gradientes de diversidad de especies a distintas escalas que deberían seguir la misma tendencia que la diversidad regional. Para probar esta hipótesis de manera sencilla, nos concentraremos en una sola escala más pequeña, que consiste en una muestra de puntos en las regiones a la que llamaremos diversidad regional de punto $\bar{O}_{RP}$. Este segundo componente puede ser probado comparando las pendientes de la línea de regresión de la diversidad regional (S_R) y de la diversidad regional

de punto en función de la latitud, ambas diversidades en escala logarítmica (Fig. 1a). Si la hipótesis de covariación se cumple, entonces ambas líneas deben ser paralelas (Fig. 1b, izquierda). Las pendientes de la línea de regresión se compararon utilizando modelos estadísticos lineales.

Tercer componente: la diversidad beta no debería variar con la latitud. La fórmula de la diversidad beta de Whittaker (1960) es $\beta = S_R / \bar{O}_{RP}$. De manera equivalente, $\log \beta = \log S_R - \log \bar{O}_{RP}$, entonces, en una escala logarítmica, beta a una latitud dada puede ser visualizada como la distancia entre la línea de regresión de la diversidad regional y la línea de regresión de la diversidad regional de punto. Si asumimos que la primera tiene una pendiente negativa, lo cual es consistente con la evidencia empírica (Kaufman & Willig, 1998; Lyons & Willig, 1999, 2002), al comparar ambas líneas podemos obtener tres posibles resultados. Si las dos líneas son paralelas, esto implica que el gradiente latitudinal de diversidad regional de punto es similar a la diversidad regional, entonces la distancia entre ellas es constante y por lo tanto no hay un gradiente de diversidad beta (Fig. 1b). En este caso, la hipótesis de covariación no puede ser rechazada. Si la pendiente de la línea correspondiente a la diversidad regional de punto es menor (más negativa) que la de la diversidad regional, entonces beta debería ser mayor en las latitudes más altas, por lo que la hipótesis de covariación tendría que ser rechazada (Fig. 1c). Finalmente, si la pendiente de la línea correspondiente a la diversidad regional de punto es mayor (menos negativa, nula o positiva) que la correspondiente a la diversidad regional, entonces beta sería superior a las latitudes superiores, lo que también llevaría a rechazar la hipótesis de covariación (Fig. 1d).

Cuarto componente: el promedio del área de distribución dentro de una región debería ser constante a pesar de las variaciones en la latitud. Se puede demostrar que $\beta = 1/p$, donde β es la diversidad beta adentro de una región y p es el área de distribución promedio de las especies de la región. El área de distribución se mide como la proporción del área total de la región. Dada esta relación matemática, si beta es invariante con la latitud, entonces el promedio del área de distribución debería ser constante a lo largo del gradiente latitudinal. Esta medida de área de distribución es distinta al área de distribución continental o global, la cual considera la distribución geográfica completa de las especies. Para distinguirla del área de distribución continental o global le llamaremos área de distribución regional.

Quinto componente: z , la pendiente de la relación entre el logaritmo del número de especies y el logaritmo del área (SAR) debería ser constante a lo largo del gradiente latitudinal. La diversidad beta y la pendiente z están relacionadas por una relación matemática directa (Rosenzweig, 1995; Arita & Rodríguez, 2002), de esta forma, bajo la hipótesis de covariación, si beta es constante, entonces z no debería variar con la latitud.

Sexto componente: si beta permanece constante, al comparar la diversidad de especie a las dos escalas, utilizando las gráficas regional-local (LR) debería establecerse una relación de Tipo I (lineal) (Srivastava,

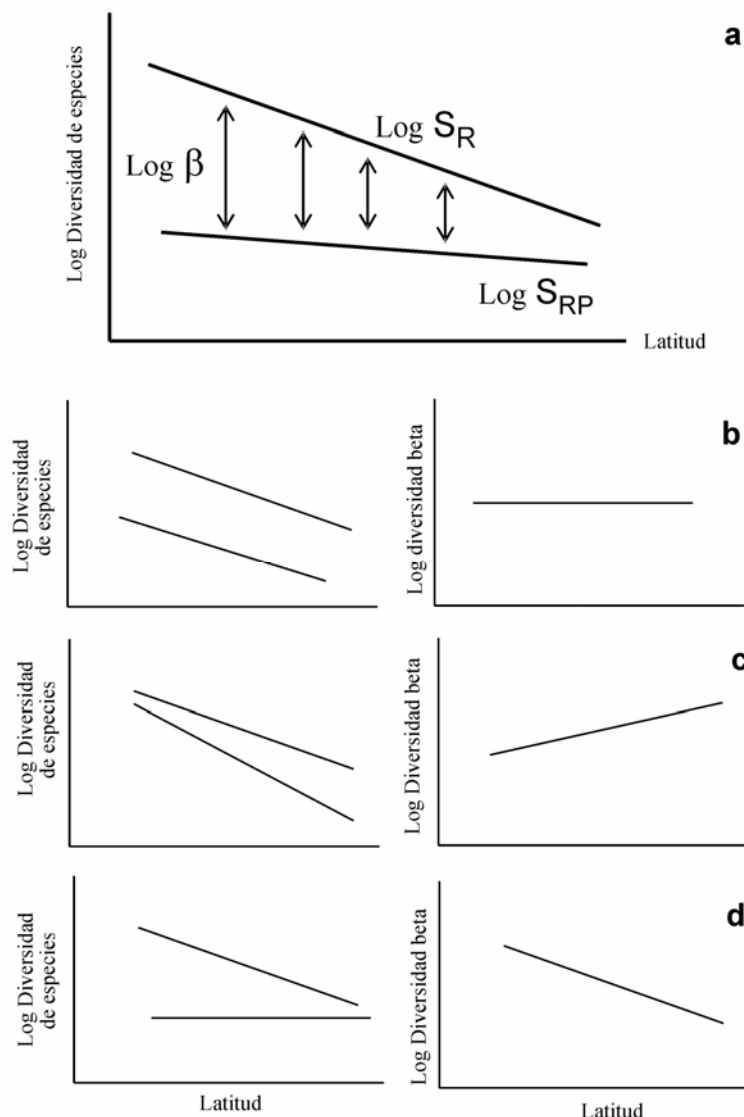


Fig. 1. La hipótesis de covariación establece que la variación de la diversidad de especies en función de la latitud sigue tendencias similares a cualquier escala de análisis. En una gráfica en la que se coloca el logaritmo de la diversidad en función de la latitud, la distancia de la línea correspondiente a la escala regional y la línea de la escala más pequeña es igual al logaritmo de la diversidad beta, de acuerdo con la fórmula de Whittaker (a). La hipótesis de covariación se cumple si las pendientes de las líneas de las dos diversidades son paralelas, lo que implica que beta es invariante con la latitud (b). Si las pendientes de las líneas difirieren estadísticamente, se rechaza la hipótesis de covariación, lo que implica que beta sigue un gradiente latitudinal (c y d).

1999). Como señalaron Rosenzweig y Ziv (1999), las graficas LR corresponden a un eco de la información contenida en la relación especies área SAR, de manera que una z constante debería producir graficas LR lineales. De esta forma, si la hipótesis de covariación se sostiene para un conjunto de regiones y sus correspondientes localidades, se esperaría una relación LR de tipo lineal.

Métodos

Utilizamos una base de datos que contiene la distribución geográfica de 714 especies de mamíferos de América del Norte y América Central, desde Alaska y norte de Canadá hasta Panamá. Realizamos un muestreo de 20 cuadros de 160,000 km² cada uno (que llamaremos regiones) que abarcan desde los 20° hasta los 64° de latitud norte. Los cuadros adyacentes constituyen muestras no independientes ya que comparten especies (Pagel *et al.*, 1991). Para reducir la autocorrelación entre las regiones muestreadas, la distancia entre ellas, medida de centro a centro de la región fue de 1,400 km en dirección latitudinal y longitudinal. Debido a la

forma del continente, hay más replicas en el norte del continente (seis cuadros en la latitud 64° N) que en el sur de México (dos cuadros a los 20° N). Para controlar el efecto del tamaño del área muestreada en los resultados de diversidad beta (Koleff & Gaston, 2001) se utilizaron cuadros de tamaño similar.

Para cada región se calculó la diversidad regional (S_R) como el número de especies cuya área de distribución intercepta la región. Debido a la estructura de la base de datos, cada región puede ser subdividida en 64 puntos separados por 50 km entre sí. En cada punto se calculó el número de especies cuya área de distribución intercepte ese punto y a ese valor se le denominó diversidad regional de punto. Para cada región se calculó el promedio de la diversidad de punto de los 64 puntos de muestreo ($\bar{S}_{RP}$), y es equivalente a la diversidad alfa o a la diversidad local (Tabla I). La diversidad beta se calculó con el índice de Whittaker (1960), $\beta = S_R / \bar{S}_{RP}$ sustituyendo los valores de los parámetros anteriores. Para cada región se calculó el promedio del área de distribución regional. Para calcular este valor promedio, primero se calculó el área de distribución regional para cada una de las especies que se encuentran en la

Tabla 1. Resultados de la diversidad regional (número de especies cuya área de distribución intercepta en la región de 160,000 km² muestreada); diversidad regional de punto (promedio de especies de los 64 puntos de muestreo en cada región); área de distribución regional (promedio de la proporción de puntos ocupados por las especies en cada cuadro muestreado, expresado en porcentajes) y pendiente z calculada para la diversidad de especies a cuatro escalas: 2 500, 10 000, 40 000 y 160 000 km². Aquí sólo aparecen los valores de las escalas extremas. Debido al reducido número de especies de murciélagos en la parte norte del continente (< 4 especies), los resultados para este grupo corresponden a los 40 de latitud hacia el sur.

Latitud	Longitud	Mamíferos no-voladores				Murciélagos			
		Diversidad regional	Diversidad regional de punto	Área de distribución regional	Z	Diversidad Regional	Diversidad regional de punto	Área de distribución regional	Z
64	158	34	29.65	87.22	0.03				
64	146	40	31.01	77.53	0.06				
64	134	40	36.39	90.98	0.02				
64	122	42	29.62	70.53	0.08				
64	110	34	20.89	61.44	0.12				
64	98	20	17.02	85.08	0.04				
52	122	68	47.04	69.17	0.09	14	8.20	58.59	0.13
52	110	60	39.80	66.33	0.10	8	4.88	60.94	0.12
52	86	41	33.11	80.75	0.05	3	2.58	85.94	0.04
52	74	35	29.03	82.94	0.04				
40	122	109	51.03	46.81	0.18	16	13.72	85.73	0.08
40	110	89	57.07	64.13	0.11	18	13.17	73.17	0.12
40	98	65	46.18	71.05	0.09	14	8.28	59.14	0.12
40	86	51	37.62	73.77	0.07	14	10.12	72.31	0.08
28	110	99	44.02	44.46	0.20	47	27.72	58.98	0.13
28	106	93	50.70	54.52	0.15	43	24.53	57.05	0.12
28	102	84	49.07	58.42	0.13	32	19.59	61.22	0.12
24	106	108	47.10	43.61	0.20	59	35.92	60.88	0.18
24	102	105	50.14	47.75	0.18	57	27.13	47.59	0.15
20	102	122	47.56	38.98	0.23	79	42.34	53.59	0.17
20	98	133	55.94	42.05	0.21	100	49.37	49.37	0.14

región, medida como la proporción de puntos de muestreo de una región en los cuales se encuentra una especie. Para estimar la pendiente z de la función potencia de la relación especies-área (SAR), $S = cA^z$ (Rosenzweig, 1995) calculamos la diversidad promedio de especies a dos escalas intermedias entre la diversidad regional y la diversidad regional de punto. Para una de las escalas intermedias dividimos la región en 16 cuadros de 10,000 km² y calculamos el promedio del número de especies en esas 16 subdivisiones. Para la otra escala dividimos la región en cuatro cuadros de 40,000 km² y calculamos el promedio de especies de esas cuatro subdivisiones. Con el logaritmo del número de especies a las cuatro escalas estimamos el valor de la pendiente de la línea recta que conecta los cuatro valores. Para evaluar la sexta predicción correspondiente a la relación entre la diversidad regional y la local LR, graficamos el promedio de la diversidad regional de punto (L) en función de la diversidad regional (R) correspondiente. Para evitar problemas de pseudoreplicación (Srivastava, 1999) y minimizar el efecto de la autocorrelación espacial, utilizamos un solo valor de diversidad regional de punto, en este caso, el promedio de la diversidad de los 64 puntos de muestreo.

Para evaluar el grado en el que la latitud afecta a la diversidad beta, al área de distribución regional y al parámetro z de la SAR, realizamos análisis no paramé-

tricos (Correlación de Spearman). Los análisis se realizaron de manera separada para mamíferos no-voladores y murciélagos.

Resultados

Los murciélagos presentaron un gradiente latitudinal de diversidad de especies a las dos escalas de análisis. La diversidad regional varió de 100 a 3 especies a lo largo del gradiente, y fue más alta al sur de México ($r^2 = 0.88$, $P < 0.05$, $N = 14$, Figs. 2a y 3a). La diversidad regional de punto también resultó mayor en el sur y varió de 50 a 2.6 especies. El máximo valor se obtuvo en el sur de México ($r^2 = 0.89$, $P < 0.05$, $N = 14$, Figs. 2b y 3a). Los mamíferos no-voladores también presentaron un gradiente latitudinal de diversidad a las dos escalas. La diversidad regional disminuyó de sur a norte, de 133 a 20 especies, y fue mayor en el sur de México, a los 20° de latitud ($r^2 = 0.80$, $P < 0.05$, $N = 21$, Figs. 2c y 4a). La diversidad regional de punto también disminuyó de sur a norte, de 56 a 17 ($r^2 = 0.60$, $P < 0.05$, $N = 21$, Figs. 2d y 4a).

En los murciélagos, el modelo estadístico lineal falló en demostrar una diferencia significativa en las pendientes de las líneas correspondientes a la diversidad de especies en función de la latitud, a las dos escalas ($m_R = -0.039$, $m_{RP} = -0.032$, $F_{1,28} = 1.1$, $P = 0.21$, Fig.

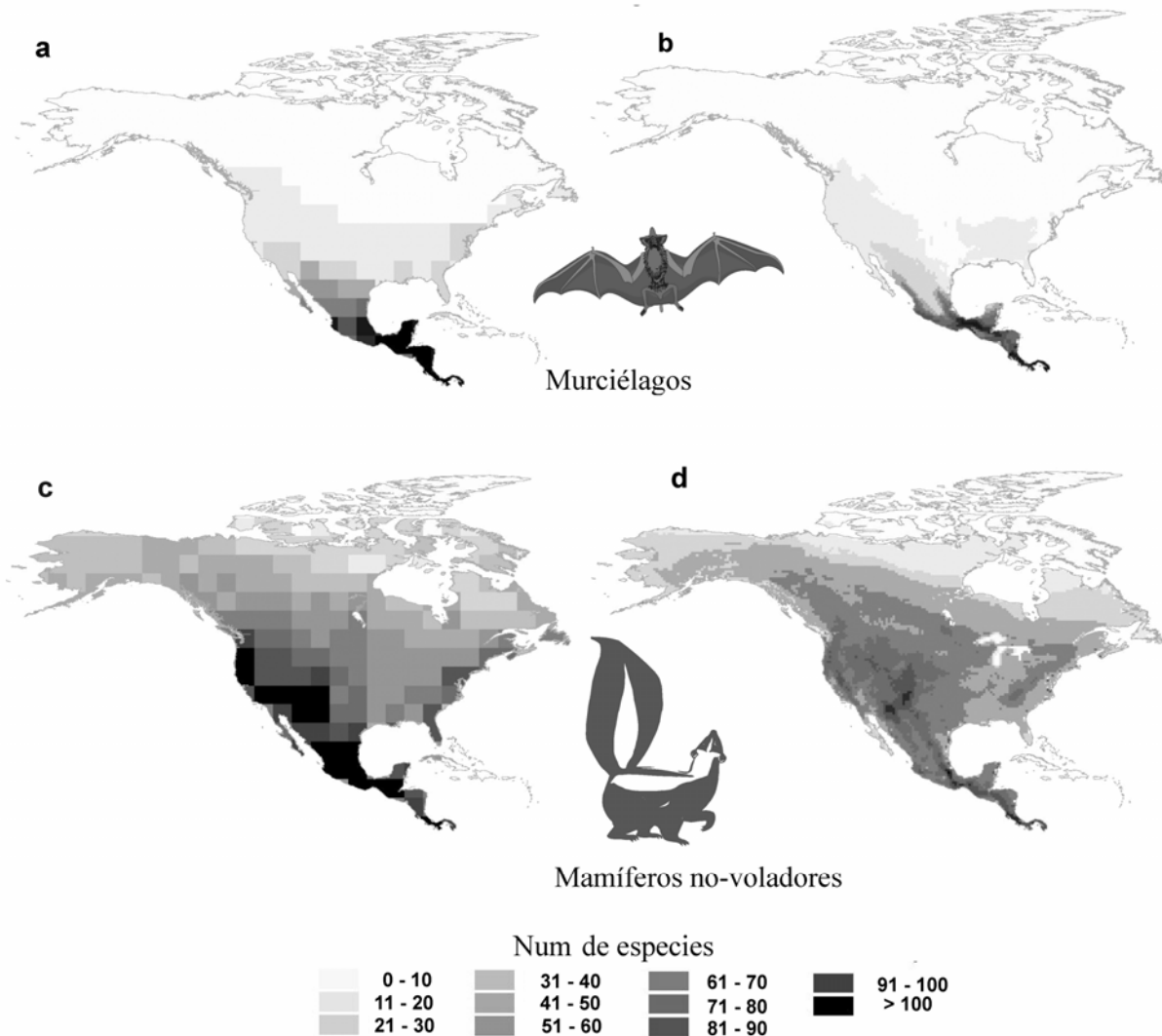


Fig. 2. Patrón latitudinal de diversidad de especies de los murciélagos de América del Norte a las dos escalas analizadas en este trabajo: diversidad regional (cuadros de 160,000-km² (a) y diversidad regional de punto (puntos de muestreo separados entre sí por 50 km (b) para los murciélagos de América del Norte. Patrón latitudinal de diversidad de mamíferos no-voladores: diversidad regional (c) y diversidad regional de punto (d).

3a). En otras palabras, el aumento de la diversidad de norte a sur ocurrió a la misma tasa (ver caso en la Fig. 1b), de manera que no fue posible rechazar la hipótesis de covariación. Una vez establecido el paralelismo en las líneas, un análisis de covarianza mostró un efecto significativo de la escala ($F_{1,28} = 14.37$, $P < 0.001$), lo que demostró que hay una diferencia significativa en la diversidad de especies a las dos escalas y que la diversidad es mayor a la escala regional.

En los mamíferos no-voladores, la diversidad de especies disminuyó al disminuir la latitud a las dos escalas. Sin embargo, las líneas no resultaron paralelas. El modelo lineal mostró una interacción significativa entre la escala y la latitud, demostrando una pendiente significativamente más pronunciada en la diversidad regional ($m_R = -0.0126$, $m_{RP} = -0.0066$, $F_{1,40} = 4.71$, $P = 0.03$, Fig. 4a). Esto significa que el gradiente latitudinal es más acentuado a la escala regional y con esto se rechaza la hipótesis de covariación para los mamíferos no-voladores.

En relación con la diversidad beta, encontramos que en los mamíferos no-voladores se presentó una relación significativa entre la diversidad beta y la latitud ($r^2 = 0.63$, $P < 0.05$, $N = 21$, Fig. 4b). Para este grupo, la diversidad beta siguió una tendencia de aumento de norte a sur del continente, con un pico a los 20° de latitud, correspondiente al sur de México. Estos resultados nos permiten rechazar la hipótesis de covariación en el caso de los mamíferos no-voladores y son consistentes con los obtenidos en la sección anterior. Para los murciélagos, sin embargo, encontramos una relación no significativa entre beta y latitud ($r^2 = 0.08$, $P > 0.05$, $N = 14$, Fig. 3b). De manera consistente con la sección anterior, para este grupo no es posible rechazar la hipótesis de covariación.

Las figuras 3c y 4c muestran la relación entre el área de distribución regional, medida como la proporción de puntos de muestreo de una región en los cuales se encuentra la especie en promedio, en función de la latitud. Los mamíferos no-voladores mostraron una

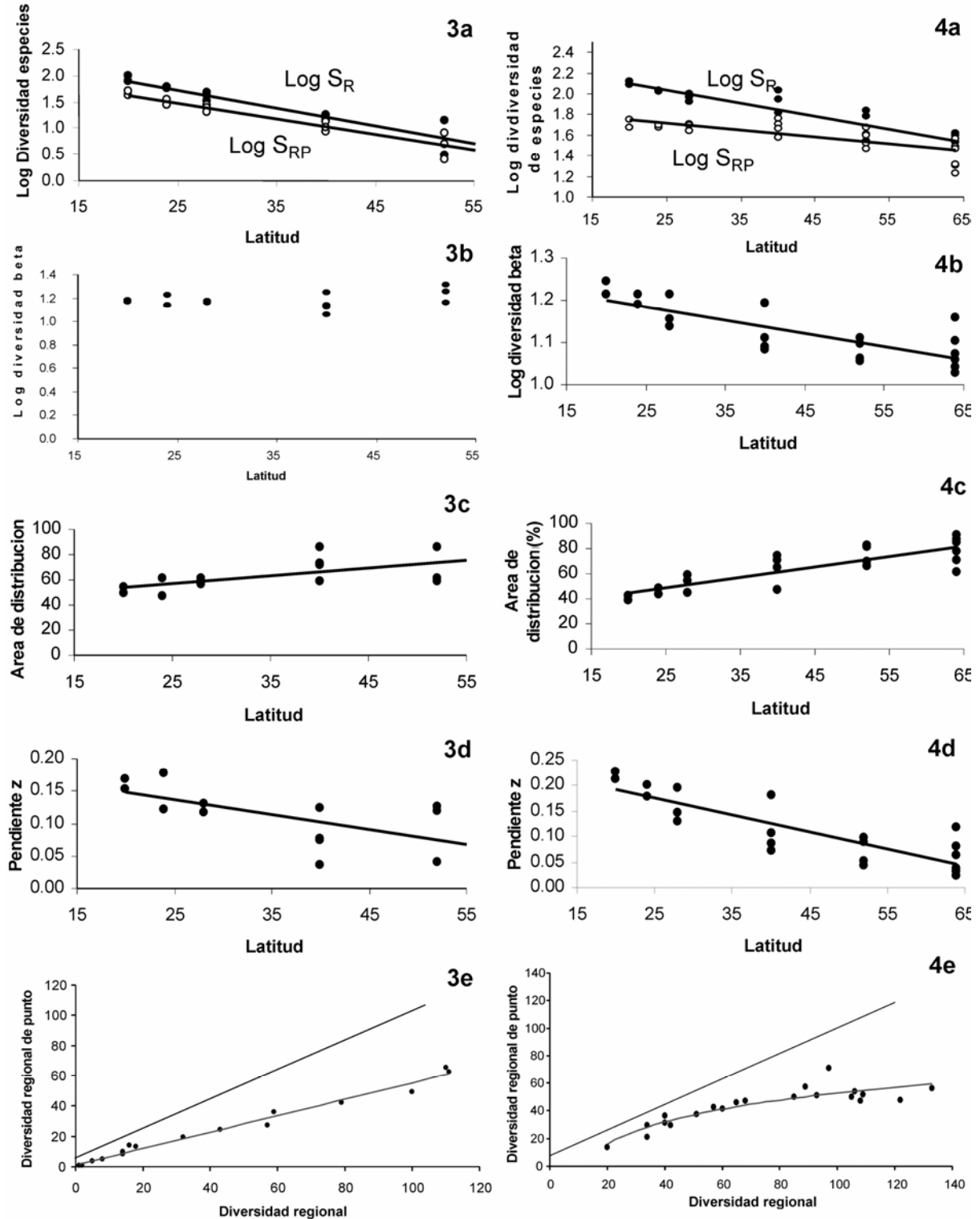


Fig. 3. Resultados para los murciélagos de América del Norte. Gradiente latitudinal de diversidad a la escala regional (cuadros de 160,000 km²) ($r^2 = 0.88$, $P < 0.05$, $N = 14$), y de la diversidad regional de punto) (puntos de muestreo separados por 50 km) ($r^2 = 0.89$, $P < 0.05$, $N = 14$) (a). Patrón latitudinal de diversidad beta ($r^2 = 0.08$, $P > 0.05$, $N = 14$) (b). Patrón latitudinal del área de distribución regional dentro de cada región ($r^2 = 0.35$, $P < 0.05$, $N = 14$) (c). Gradiente latitudinal de la pendiente z de la relación especies-área ($r^2 = 0.39$, $P < 0.05$, $N = 14$) (d).

Fig. 4. Resultados para los mamíferos no-voladores de América del Norte. Gradiente latitudinal de diversidad a la escala regional (cuadros de 160,000 km²) ($r^2 = 0.80$, $P < 0.05$, $N = 21$), y de la diversidad regional de punto) (puntos de muestreo separados por 50 km) ($r^2 = 0.60$, $P < 0.05$, $N = 21$) (a). Patrón latitudinal de diversidad beta ($r^2 = 0.63$, $P < 0.05$, $N = 21$) (b). Patrón latitudinal del área de distribución regional dentro de cada región ($r^2 = 0.70$, $P < 0.05$, $N = 21$) (c). Gradiente latitudinal de la pendiente z de la relación especies-área ($r^2 = 0.72$, $P < 0.05$, $N = 21$) (d).

tendencia en la que el área de distribución regional es mayor en las latitudes del norte del continente ($r^2 = 0.71$, $P < 0.05$, $N = 21$, Fig. 4c). En los murciélagos, esta variable también presentó valores más elevados en las latitudes superiores, sin embargo, aunque la relación con la latitud resultó significativa, fue más débil que en los murciélagos ($r^2 = 0.35$, $P < 0.05$, $N = 14$, Fig. 3c). Debido a que el promedio del área de distribución de una región es equivalente a la diversidad beta (Routledge, 1977), los valores de coeficiente de correlación entre la latitud y el área de distribución también fueron significativos, pero con signo positivo.

El análisis de la pendiente z de la SAR mostró diferencias entre los mamíferos no-voladores y los murciélagos. En los murciélagos la pendiente z varió en función de la latitud ($r^2 = 0.39$, $P < 0.05$, $N = 14$) y presentó valores bajos (de $z = 0.04$ a $z = 0.18$) (Fig. 3d, Tabla I). Los mamíferos no-voladores, en cambio, mostraron una variación significativa de la pendiente z a lo largo del gradiente latitudinal ($r^2 = 0.71$, $P < 0.05$, $N = 21$), y la tasa de cambio de z fue más acelerada en las latitudes del sur del continente ($z = 0.23$) (Fig. 4d).

Los murciélagos y los mamíferos no-voladores mostraron patrones contrastantes en la relación LR. La relación LR en los murciélagos se ajustó a una línea recta que intercepta al origen de la gráfica (Fig. 3e, $r^2 = 0.99$, $P < 0.01$), demostrando una relación de Tipo I. Esto significa que cerca del 56 % de las especies que se encuentran en la escala regional están también presentes a la escala de diversidad regional de punto. En contraste, en los mamíferos no-voladores la relación RL fue mejor descrita por una función de saturación (Fig. 4e, $r^2 = 0.98$), es decir, presentaron una relación de Tipo II, con un valor asintótico de 89.75 especies.

Discusión

Gradiente latitudinal de diversidad de especies

Los resultados obtenidos en este estudio confirman el gradiente de diversidad de especies de los murciélagos de América del Norte (Willig *et al.*, 2003b). El gradiente latitudinal es consistente a las múltiples escalas a la que ha sido evaluado, incluyendo la escala de hábitat (Fleming, 1973) y ha sido detectado utilizando los más variados métodos para su evaluación. Mientras que las comunidades de murciélagos Neotropicales de América de Norte consisten de 64 especies o más, la mayoría de las comunidades en Estados Unidos y Canadá la conforman diez especies o menos. El gradiente de diversidad de este grupo está relacionado con la ausencia en la región Neártica de la mayoría de los gremios alimenticios característicos del reino Neotropical. Todas las especies que habitan al norte de los 35° de latitud norte son insectívoros, mientras que los hábitats neotropicales están habitados por complejos ensamblajes de especies pertenecientes a distintos gremios alimenticios (Willig & Sandlin, 1991; Willig *et al.*, 2003b).

No detectamos diferencia significativa entre las pendientes de las líneas correspondientes a la diversidad

de murciélagos a las dos escalas. Este resultado contrasta con los resultados obtenidos por Lyons y Willig (2002) y por Stevens y Willig (2002). Lyons y Willig (2002) midieron la diversidad de especies a 10 escalas espaciales, abarcando áreas que van desde los 1,000 km² a los 25,000 km² (esta última escala, un orden de magnitud más pequeña que la escala regional de este estudio). Para generar valores de diversidad en los que el tamaño del área estuviera estandarizada, calcularon el parámetro $\log c$ (la ordenada al origen) de la ecuación que relaciona el log del número de especies y el logaritmo del área. Los murciélagos presentaron un gradiente latitudinal de diversidad a todas las escalas, y documentaron diferencias en la tasa a la que la diversidad aumenta hacia las latitudes tropicales. Por su parte, Stevens y Willig (2002) calcularon el número de especies a dos escalas: diversidad regional (similar a la diversidad regional empleada aquí) y diversidad local (riqueza de especies en un hábitat uniforme). En su trabajo también encontraron diferencias en la tasa a la que la diversidad aumenta hacia las zonas tropicales, siendo mucho más pronunciada a la escala regional. La discrepancia entre los resultados de los estudios mencionados y los nuestros pueden deberse a diferencias en las metodologías empleadas, aunque también podrían reflejar cambios reales en los patrones de diversidad a escalas más pequeñas.

Nuestros resultados también confirman el gradiente latitudinal de especies de los mamíferos no-voladores reportados en numerosos estudios (Pagel *et al.*, 1991; Kaufman, 1995; Kaufman & Willig, 1998). Solamente un estudio ha señalado una relación no significativa entre la diversidad y la latitud para los mamíferos no-voladores de América del Norte (McCoy & Connor, 1980, ver también Pagel *et al.*, 1991). Esta discrepancia puede ser explicada por particularidades en el método que emplearon. En el estudio mencionado, McCoy y Connor (1980) midieron la diversidad de especies en bandas de un grado acomodadas en distintas latitudes y compararon los resultados obtenidos de medir el número de especies a las bandas extensas del norte del continente, con los resultados de las bandas de México y América Central, que son significativamente más estrechas. Con este método no es posible distinguir el efecto del área en el número de especies, lo cual lo convierte en un estudio no comparable con el resto de los estudios en los que se evalúa el gradiente latitudinal de diversidad.

El gradiente de diversidad de los mamíferos no-voladores es menos evidente a escalas más pequeñas. Este resultado es consistente con otros estudios. Kaufman (1995), al comparar comunidades locales a distintas latitudes del continente, encontró una relación lineal significativa pero débil entre el número de especies y la latitud. Estos resultados indican que si bien los ensamblajes a la escala regional tienden a estar formados aproximadamente por el mismo número de especies a lo largo de América del Norte, el pool regional es más diverso conforme disminuye la latitud.

Gradiente latitudinal de diversidad beta

Brown y Lomolino (1998; pág 470), con base en datos de Kaufman para los mamíferos de América del Norte (1998), señalan un gradiente de aumento de diversidad beta conforme disminuye la latitud. Nuestros resultados referentes a los mamíferos no-voladores son consistentes con este patrón. Tanto nuestros resultados como los de Kaufman (1998) apoyan la idea de que la elevada diversidad de especies de mamíferos no-voladores encontrada en México a la escala regional, es más bien resultado de la elevada diversidad beta a la latitud correspondiente que una consecuencia de que a escalas pequeñas la diversidad sea particularmente elevada.

Sin embargo los resultados con los murciélagos no coincidieron con este patrón. En nuestro estudio, los murciélagos no muestran un aumento en la diversidad beta hacia latitudes tropicales. La diferencia entre nuestros resultados y los de Kaufman pueden explicarse por algunas diferencias metodológicas. Los datos originales de Kaufman son pares de valores de diversidad formados por el número de especies en hábitat y su correspondiente pool regional de especies. El pool regional fue calculado de manera similar a la diversidad regional de este trabajo. La diversidad beta se calculó como la proporción del pool regional que se encuentra en cada una de los hábitats. Adicionalmente, no hay datos disponibles para el sur de la frontera entre México-Estados Unidos, la región en la que en el presente trabajo se detectó la diversidad beta más alta.

Los resultados obtenidos en nuestro estudio tampoco son consistentes con las observaciones de Willig y Sandlin (1991) quienes empleando un método distinto (una medida de recambio de especies a lo largo de bandas latitudinales) y evaluando la diversidad beta a una escala mayor (cuadros y bandas de 5° de latitud) encontraron una relación positiva entre beta y latitud. Los resultados obtenidos en el presente trabajo también parecen contradecir los recientes hallazgos de Stevens y Willig (2002). Estos últimos autores señalan un aumento en la diversidad beta hacia las zonas tropicales cuando comparan la riqueza a escala de hábitat y su correspondiente pool regional de especies (el método es similar al empleado por Kaufman (1998)). El hecho de que a la escala de diversidad regional de punto no se detecte un gradiente latitudinal de diversidad beta pero a una escala más fina, como es el hábitat, sí se detecte, sugiere una posible 'quiebra' en las reglas de escalamiento. Al menos para los murciélagos de América del Norte, parece ser que las interacciones locales podrían ser importantes en la estructuración de las comunidades, patrón que a la escala de nuestro trabajo no puede ser discernido. La discrepancia entre nuestros resultados y los de Stevens y Willig (2002) podría también reflejar el hecho de que nuestro estudio abarca sólo una fracción de las latitudes tropicales. En efecto, Stevens y Willig (2002) indican que la diversidad beta es mayor hacia el ecuador. Sería necesario, por lo tanto, abarcar un rango mayor de latitudes para detectar los patrones de diversidad beta que han sido señalado en los otros estudios para murciélagos.

Gradiente latitudinal de área de distribución regional

Los resultados obtenidos para los dos grupos de mamíferos, murciélagos y no-voladores, ilustran la forma en que se pueden generar gradientes de diversidad de especies sin que exista una tendencia obvia en el área de distribución regional. Por un lado, nuestros resultados para el grupo de los murciélagos muestran la existencia de un gradiente latitudinal de diversidad de especies generado con la presencia de especies tanto de distribución amplia como reducida. Los resultados obtenidos para las especies no voladoras, muestran en cambio que el gradiente latitudinal de diversidad de especies también puede ser generado cuando en zonas de alta diversidad se concentran especies de área de distribución restringida (Stevens, 1989).

Información disponible sugiere que los principales factores que determinan la predominancia de especies de área de distribución reducida en México y en América Central son dos: en primer lugar, la heterogeneidad ambiental del sur de México crea un mosaico espacial que se ha ligado a la especificidad de hábitats en estas latitudes. Arita & Rodríguez (2002) demostraron que las diferencias en el promedio de las área de distribución y por lo tanto de la diversidad beta entre cuatro regiones en el territorio mexicano estaban relacionadas con las diferencias en esta variable ecológica. Un segundo elemento que explica la predominancia de áreas de distribución pequeña en México es la convergencia en México de dos de los grandes reinos biogeográficos, el Neártico y el Neotropical. Esta convergencia produce un patrón en el cual numerosas especies alcanzan su distribución más septentrional o más meridional en México (Arita *et al.*, 2005). El tamaño de las áreas de distribución en una región dada de México es entonces, en promedio, reducida, aún cuando a nivel continental se encuentren ampliamente distribuidas.

Una posible explicación al contrastante patrón para murciélagos y mamíferos no-voladores podría estar relacionada a la capacidad de dispersión. Debido a que los mamíferos no-voladores son menos móviles que los murciélagos, probablemente son más sensibles a las barreras fisiográficas a la dispersión y menos capaces para colonizar nuevas áreas. Probablemente sus áreas de distribución están limitadas principalmente por la heterogeneidad espacial. En contraste, es probable que la distribución de los murciélagos, que son más móviles y están menos limitados por las barreras fisiográficas, esté determinada por condiciones climáticas a nivel continental (Fleming, 1973; Lyon & Willig, 2002).

Gradiente latitudinal de la pendiente z de la relación especies-área

En el caso de los murciélagos encontramos una relación significativa pero débil entre los valores de la pendiente z y la latitud, presentando valores más altos en las latitudes tropicales. Nuestros resultados difieren del patrón encontrado por Lyons y Willig (2002) quienes señalan valores decrecientes de z hacia los trópicos. De acuerdo

con su explicación, las áreas de distribución de los murciélagos son más extensas y tienen un mayor grado de solapamiento en estas latitudes. Como consecuencia, hay una disminución de la tasa a la cual las especies aumentan en función del área (zetas menores en comparación con las zetas de las latitudes donde hay menor solapamiento de las áreas). Sin embargo, también señalan algunos puntos extremos en las latitudes 20° a 30°. En este caso especulan que este resultado puede estar explicado por el menor número de puntos que se tienen en esta latitud, aunque también podría tener una explicación biológica. Estas latitudes coinciden con la zona de interfase entre biomas tropicales y templados de México. Los valores de z resultantes en el presente análisis, así como los resultados referentes al promedio del área de distribución apoyan la especulación de Lyons y Willig (2002), quienes señalan que en las latitudes correspondientes al Eje Neovolcánico, las áreas de distribución de los murciélagos son relativamente reducidas. Como consecuencia la tasa a la que el número de especies aumenta en relación con el área (z), es mayor comparada con otras latitudes.

El patrón de acumulación de especies en función del área es más pronunciado en los mamíferos novoladores. Para este grupo documentamos un claro aumento en los valores de z hacia latitudes tropicales, lo que refleja la gradual disminución en el promedio del área de distribución hacia esta parte del continente.

Relación diversidad Local-Regional

Al comparar la diversidad de especies entre la diversidad regional y diversidad regional de punto, y graficar el par de puntos en una grafica LR (Cornell & Lawton 1992), en el caso de los murciélagos se produce una relación de Tipo I (lineal). Para los mamíferos novoladores, en cambio, se generó una curva Tipo II (saturación). Como señalo Srivastava (1999), una relación de Tipo I implica valores constantes de diversidad beta, mientras que una curva de Tipo II implica una disminución de la diversidad beta, conforme aumenta la diversidad regional. Nuestros resultados son consistentes con esta predicción, ya que los murciélagos no mostraron variaciones latitudinales de diversidad beta, presentando una relación LR de Tipo I, y los mamíferos novoladores, los cuales presentaron cambios latitudinales de diversidad beta, presentaron una curva LR Tipo II.

Existe una relación directa entre el tipo de curva RL y los patrones de distribución de las especies (Arita & Rodríguez, 2004). En particular, lo que determina la forma de la curva es la variación en el promedio del área de distribución en función del aumento de la diversidad de especies. En otras palabras, tal como la hipótesis de covariación predice, si al comparar distintas

regiones el promedio del área de distribución es similar tanto β como z deberían también ser iguales, con la correspondiente lineal en la relación LR.

Conclusiones: Conectando distintos patrones macroecológicos

La hipótesis de covariación proporciona un marco que permite ligar varios patrones macroecológicos que a primera impresión no están relacionados. En particular, los seis componentes de la hipótesis proveen predicciones específicas que pueden ser probadas directamente con datos empíricos. La hipótesis también muestra que variables fundamentales como la diversidad beta y la z , la pendiente de la relación especies-área, están determinadas en última instancia por el patrón de distribución espacial de las especies y, más específicamente, por el promedio del área de distribución.

La forma de la relación de la diversidad regional-local RL depende únicamente del promedio del área de distribución regional de las especies y es independiente de la forma y de la localización de las áreas de distribución. El mismo argumento puede ser extendido a la diversidad beta y a la z . Si dentro de una región pudiéramos cambiar la forma y mover las áreas de distribución con la única condición de que no se modificara el tamaño, tanto la diversidad beta como la z , y la forma de la relación LR serían las mismas. En el contexto de la hipótesis de covariación, el gradiente de diversidad de especies a diferentes escalas permanecería intacto. Más aún, si modificáramos el tamaño de las especies individuales de tal forma que el promedio no sufriera cambios, tampoco habría variaciones en β , z , o la forma de la relación LR.

El factor último que determina los patrones de distribución y el escalamiento de la diversidad a grandes escalas es el arreglo de las especies en el espacio continental. En otras palabras, en el centro de la discusión de los patrones de diversidad a grandes escala está la pregunta básica postulada por la macroecología, esto es, cómo las especies comparten sus recursos a las escalas regional y continental (Brown & Maurer, 1989).

Agradecimiento

El financiamiento para este proyecto provino de DGAPA-UNAM y de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Agradecemos el valioso apoyo técnico de G. Rodríguez-Tapia. También agradecemos a A. Christen y J. Soberón por las horas de interesantes discusiones. P. Rodríguez participó con el apoyo de DGEP-UNAM para estudios del Programa de Doctorado de Ciencias Biomédicas de la UNAM.

Bibliografía

- Arita, H. T. & P. Rodríguez. 2002. Geographic range, turnover rate and the scaling of species diversity. *Ecography*, **25**: 541-553.
- Arita, H. T. & P. Rodríguez. 2004. Local-regional relationships and the geographical distribution of species. *Global Ecology & Biogeography*, **13**: 15-21.
- Arita, H. T., P. Rodríguez & E. Vazquez-Domínguez. 2005. Continental and regional ranges of North American mammals: Rapoport's rule in real and null worlds. *Journal of Biogeography*.
- Bokma, F., J. Bokma & M. Mönkkönen. 2001. Random processes and geographic species richness patterns: why so few species in the north?. *Ecography*, **24**: 43-49.
- Brown, J. H. & M. V. Lomolino. 1998. *Biogeography*. 2º ed. Sinauer Associated. USA.
- Brown, J. H. & B. A. Maurer. 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science*, **243**: 1145-1150.
- Colwell, R. K. & D. C. Lees. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**: 70-76.
- Cornell, H. V. & J. H. Lawton. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*, **61**: 1-12.
- Crawley, M. J. & J. E. Harral. 2001. Scale dependence in plant biodiversity. *Science*, **291**: 864-868.
- Fleming, T. A. 1973. Number of mammals species in North and Central America forest communities. *Ecology*, **54**: 555-560.
- Gaston, K. J. & T. M. Blackburn. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Hawkins, B. A. & J. A. F. Diniz-Filho. 2002. The mid-domain effect cannot explain the diversity gradient of Nearctic birds. *Global Ecology & Biogeography*, **11**: 419-426.
- Hawkins, B. A., R. Field, H. V. Cornell, D. J. Currie, J. F. Guegan, D. M. Kaufman, J. T. Kerr, G. G. Mittelbach, T. Oberdorff, E. M. O'Brien, E. E. Porter, J. R. G. Turner. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, **84**: 3105-3117.
- Jetz, W. & C. Rahbek. 2001. Geometric constraints explain much of the species richness pattern in African birds. *Proceeding of the National Academic of Science U. S.*, **98**: 5661-5666.
- Kaspari, M., M. Yuan & L. Alonso. 2003. Spatial grain and the causes of regional diversity gradients in ants. *The American Naturalist*, **161**: 460-477.
- Kaufman, D. M. 1995. Diversity of New World mammals: universality of latitudinal gradients of species and bauplans. *Journal of Mammalogy*, **76**: 322-334.
- Kaufman, D. M. 1998. *The structure of mammalian faunas in the New World: from continents to communities*. Dissertation at University of New Mexico. Albuquerque, New Mexico.
- Kaufman, D. M. & M. R. Willig. 1998. Latitudinal patterns of mammalian species richness in the New World: the effects of sampling method and faunal group. *Journal of Biogeography*, **25**: 795-805.
- Koleff, P. & K. J. Gaston. 2001. Latitudinal gradients in diversity: real patterns and random models. *Ecography*, **24**: 341-351.
- Koleff, P., K. J. Gaston & J. J. Lennon. 2003. Measuring beta-diversity for presence absence data. *Journal of Animal Ecology*, **72**: 367-382.
- Leitner, W. A. & M. L. Rosenzweig. 1997. Nested species-area relationship and stochastic sampling: a new theory. *Oikos*, **79**: 503-512.
- Lyons, S. K. & M. R. Willig. 1997. Latitudinal patterns of range size: methodological concerns and empirical evaluations for New World bats and marsupials. *Oikos*, **79**: 568-580.
- Lyons, S. K. & M. R. Willig. 1999. A hemispheric assessment of scale dependence in latitudinal gradients of species richness. *Ecology*, **80**: 2483-2491.
- Lyons, S. K. & M. R. Willig. 2002. Species richness, latitude and scale-sensitivity. *Ecology*, **83**: 47-58.
- McCoy, E. D. & E. F. Connor. 1980. Latitudinal gradients in species diversity of North American mammals. *Evolution*, **24**: 193-203.
- Pagel, M. D., R. M. May & A. R. Collie. 1991. Ecological aspects of the geographical distribution and diversity of mammalian species. *The American Naturalist*, **137**: 791-815.
- Rapoport, E. H. 1975. *Areografía: estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, **7**: 1-15.
- Ricklefs, R. E. & D. Schluter. 1993. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.
- Rodríguez, P. & H. T. Arita. 2004. Beta diversity and latitude of North American mammals: testing the hypothesis of covariation. *Ecography*, **27**: 547-556.
- Rodríguez, P., J. Soberón & H. T. Arita. 2003. El componente beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zoológica, Nueva Serie*, **89**: 241-259.
- Rohde, K. 1999. Latitudinal gradients in species diversity and Rapoport's rule revisited: a review of recent work and what parasites teach us about the causes of the gradient? *Ecography*, **22**: 593-613.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Rosenzweig, M. L. & Y. Ziv. 1999. The echo pattern of species diversity: pattern and processes. *Ecography*, **22**: 614-618.
- Routledge, R. D. 1977. On Whittaker's components of diversity. *Ecology*, **58**: 1120-1127.
- Shepherd, U. L. 1998. A comparison of species diversity and morphological diversity across the North American latitudinal gradient. *Journal of Biogeography*, **25**: 19-29.
- Shmida, A. & M. V. Wilson. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, **12**: 1-20.
- Simpson, G. G. 1964. Species density of North American Recent mammals. *Systematic Zoology*, **13**: 57-73.
- Jorge Soberón M., J. Llorente B. & A. Luis M. 2005. 17. Estimación del componente beta del número de especies de Papilionidae y Pieridae (Insecta: Lepidoptera) de México por métodos indirectos. Pp.: 231-237 - En: *Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff & A. Melic (eds.). CONABIO, SEA, GRUPO DIVERSITAS & CONACYT, Zaragoza, España. 242 pp.

- Srivastava, D. S. 1999. Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials. *Journal of Animal Ecology*, **68**: 1-16.
- Stevens, G. C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist*, **133**: 240-256.
- Stevens, R. D. & M. R. Willig. 2002. Geographical ecology at the community level: perspectives on the diversity of New World bats. *Ecology*, **83**: 545-560.
- Vellend, M. 2001. Do commonly-used indices of beta diversity measures species turnover? *Journal of Vegetation Science*, **12**: 545-552.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, **30**: 279-338.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, **21**: 213-251.
- Williams, P. H., H. M. De Klerk & T. M. Crowe. 1999. Interpreting biogeographical boundaries among Afrotropical birds: spatial patterns in richness gradients and species replacement. *Journal of Biogeography*, **26**: 459-474.
- Willig, M. R. & E. A. Sandlin. 1991. Gradients of species density and species turnover in New World bats; a comparison of quadrats and band methodologies. En: M. A. Mares & D. J. Schmidly (eds), *Latin American mammalogy. History, biodiversity and conservation*. Univ. Oklahoma Press, Norman, 81-96.
- Willig, M. R., B. D. Patterson & R. D. Stevens. 2003a. Patterns of range size, richness, and body size in Chiroptera. En: T. H. Kunz & M. B. Fenton (eds), *Bat ecology*. Univ. of Chicago Press, Chicago, 580-621.
- Willig, M. R., D. M. Kaufman & R. D. Stevens. 2003b. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **34**: 273-309.
- Wilson, J. W., Jr. 1974. Analytical zoogeography of North American mammals. *Evolution*, **28**: 124-140.
- Zapata, F. A., K. J. Gaston & S. L. Chown. 2003. Mid-domain models of species richness gradients: assumptions, methods and evidence. *Journal of Animal Ecology*, **72**: 677-690.