Versión : 2 agosto 2007

Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies

Autores responsables del capítulo:

Patricia Koleff[1], Jorge Soberón[2]

Autores por orden alfabético:
Héctor Arita[3], Patricia Dávila[4], Oscar Flores-Villela[5], Gonzalo Halffter[6], Andrés Lira-Noriega[1], Claudia E. Moreno[7], Elizabeth Moreno[1], Mariana Munguía[8], Miguel Murguía[4], Adolfo G. Navarro-Sigüenza[5], Oswaldo Téllez[4], Leticia Ochoa-Ochoa[5], A. Townsend Peterson[2], Pilar Rodríguez[9]

RECUADROS:

1. DISTRIBUCION ESPACIAL DE LAS ESPECIES DE PECES

Autores: Salvador Contreras-Balderas[10], Roberto Mendoza Alfaro[11] y Carlos Ramírez-Martínez[11].

2. EFECTO DE ESCALA EN LOS PATRONES DE DIVERSIDAD DE LA HERPETOFAUNA MEXICANA

Autores: Leticia Ochoa-Ochoa[5] y Óscar Flores-Villela[5]

3. DIVERSIDAD BETA EN COMUNIDADES MICROBIANAS

Autores: Ana M. Noguez[3] y Valeria Souza[3]

4. DIFERENCIACIÓN FLORÍSTICA Y DIVERSIDAD β EN UN PAISAJE TROPICAL COMPLEJO

Autores: Jorge A. Meave[12], Eduardo A. Pérez-García[12] y José A. Gallardo-Cruz[12]

[1] Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad
[2] Natural History Museum and Biodiversity Research Center, University of Kansas
[3]Instituto de Ecología, UNAM
[4] UBIPRO, FES-Iztacala, UNAM.
[5] Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM.
[6] Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal, Instituto de Ecología, A.C.
[7] Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
[8]Pronatura, A.C.
[9]Centro Geo
[10]Bioconservación, A.C.
[11]Facultad de Ciencias Biológicas, UANL
[12]Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, UNAM

CONTENIDO

RESUMEN

1. INTRODUCCIÓN

2. ANTECEDENTES

2.1. Estudio de los patrones generales a escala global

2.2. La visión amplia de los patrones de diversidad de la biota de México

Recuadro 1. Distribución espacial de las especies de peces

3. MÉTODOS

3.1. Patrones de riqueza

3.2. Áreas de distribución y patrones de diversidad β

4. PATRONES ESPACIALES DE RIQUEZA

4.1. Vertebrados terrestres

4.2. Géneros nativos de angiospermas

Recuadro 2. Efecto de la escala en los patrones de diversidad de la herpetofauna mexicana

Recuadro 3. Diferenciación florística y diversidad β en un paisaje tropical complejo

Recuadro 4. Diversidad beta en comunidades microbianas

5. PATRONES DEL COMPONENTE β DE LA DIVERSIDAD

5.1. Vertebrados terrestres

5.2. Géneros de angiospermas

6. LOS PATRONES ESPACIALES DE DIVERSIDAD Y SUS IMPLICACIONES

7. REFERENCIAS

APÉNDICE 1. Fuentes de datos de los vertebrados terrestres y cartografía utilizada para la generación de modelos de distribución potencial

APÉNDICE 2. Fuentes de datos de los registros de géneros nativos de Angiospermas

RESUMEN

En este capítulo se evalúa el estado del conocimiento de los patrones espaciales de la diversidad de especies en México y se analizan dichos patrones en sus componentes de riqueza de especies y de diversidad β (concebida como la relación entre la riqueza regional y local, que expresa la diferenciación entre hábitats en su composición de especies). La riqueza de especies y la diversidad β son aspectos cercanamente relacionados con el área de distribución de las especies y su arreglo espacial. Se presenta una revisión de los principales estudios realizados sobre la flora y fauna de México.

Se presenta una descripción actualizada a una resolución de ½°de los patrones de diversidad para los vertebrados terrestres (mamíferos, aves, reptiles y anfibios) y los patrones de diversidad para los géneros nativos y endémicos de angiospermas.Todos los grupos estudiados presentan a grandes rasgos el patrón latitudinal de mayor riqueza de especies hacia el ecuador; aunque los detalles cambian para cada taxón. Resalta además la zona de transición que representa el Eje Neovolcánico y las Sierras Madre Oriental y Occidental, en donde confluyen biotas de las regiones Neártica y Neotropical y en la cual han ocurrido importantes eventos de especiación, que han dado lugar a una elevada concentración de endemismos, especies con áreas de distribución restringida en sentido estricto.

En el caso de los vertebrados terrestres, prácticamente en todas las celdas de la retícula utilizada hay una proporción superior de especies de aves a las proporciones de especies de los otros grupos. La excepción la constituye una región en el norte del país que contiene una mayor proporción de especies de mamíferos. Esto se traduce en la existencia de celdas de ½° donde es posible encontrar hasta el 60% de las aves residentes de México mientras que no es posible encontrar celdas de ½° con más de un 20% del total de las especies de anfibios o de reptiles debido a que sus áreas de distribución son en promedio más restringidas que las de las aves y los mamíferos (i.e., mayor diversidad β en esos dos grupos). El que ninguna región relativamente pequeña del territorio contenga una proporción alta de las herpetofauna mexicana, aunado a que la distribución de las agregaciones de especies con áreas de distribución restringida no es coincidente para todos los grupos, tiene profundas implicaciones para la conservación, ya que significa que no es factible usar unos grupos para priorizar sobre otros. Esto es más evidente si sólo se consideraran a las aves y los mamíferos para priorizar sobre otros grupos con áreas de distribuciónmás restringidas.

En el caso de las plantas, esta primera aproximación a nivel de géneros ha revelado patrones generales de gran interés, mostrando que además de la alta riqueza, hay una elevada diversidad β, relacionada con los altos niveles de endemismo.

Se concluye que el estudio de los patrones de la distribución de la biodiversidad tiene importantes implicaciones tanto para las ciencias básicas, como en la planificación de la conservación y manejo del patrimonio natural de México.

1. INTRODUCCIÓN

Una de las características más conspicuas de la biodiversidad, es que ésta no se distribuye de manera homogénea, por lo que los patrones espaciales de la diversidad de especies y los procesos asociados a los mismos han sido objeto de estudio desde hace mucho tiempo, bajo diferentes escalas y enfoques, tales como la ecología de comunidades (e.g., Krebs, 1978; Begon *et al.,* 1990), la biogeografía (e.g. Rapoport, 1975; Pielou, 1979; Simberlof, 1983; Murguía, 2005a) y más recientemente desde la perspectiva de la macroecología (e.g. Brown, 1995; Gaston y Blackburn, 2000); así como integrando varios enfoques (e.g. Magurran; 1988, Rosenzweig, 1995). No obstante, el denominador común en todos estos estudios, finalmente subyace en el conocimiento de las áreas de distribución de las especies y su arreglo espacial.

Dado que el enfoque biogeográfico se analiza en el capítulo 9, el enfoque de éste capítulo tiene la perspectiva de la macroecología. Desde este enfoque, uno de los indicadores de la diversidad biológica más ampliamente estudiado, es el número de especies que habitan una región específica (Gaston, 1996). El número de especies de un taxón presentes en una localidad se conoce como diversidad alfa (α). Esta definición asume que existe cierta 'homogeneidad' en la localidad de manera que α es la riqueza biológica en un hábitat (Whittaker, 1960, 1972). Obviamente, lo que significa 'homogéneo' depende del taxón en cuestión y una localidad puede ser una unidad de centímetros cúbicos, para bacterias, o de km^2, para vertebrados (Whittaker *et al.,* 2001). Esta definición también supone un concepto de temporalidad, ya que las especies que se han registrado en una región cualquiera están referidas a un periodo relativamente corto en el cual las condiciones del hábitat han permanecido relativamente estables. Así, el concepto de diversidad α implica una consideración sobre la predominancia de factores locales (ecológicos) 'relativamente homogéneos' sobre los factores biogeográficos o

136 evolutivos, o la heterogeneidad intrínseca a grandes regiones espaciales, en la
137 determinación del número de especies. La riqueza de especies de un conjunto de
138 localidades (el '*pool*' de especies a escala regional) es la diversidad gamma (γ), es decir,
139 representa la diversidad de un conjunto de sitios o comunidades que integran un paisaje
140 (Halffter y Moreno, 2005). Esta definición depende de la selección del área de estudio.
141 La proporción en que la riqueza de especies de una región excede a la riqueza promedio
142 de una localidad en dicha región fue referida por Whittaker (1960) como la diversidad

$$\beta_w = \frac{\gamma}{\bar{\alpha}}$$

143 beta (β), es decir[1],

144

145 Los conceptos de α, β, y γ se han extendido a diferentes escalas y en la práctica los
146 términos 'local' y 'regional' se usan en sentido relativo, de modo que α es la riqueza a
147 una escala de resolución más fina[2] que la diversidad γ, mientras que β es la relación
148 entre el número de especies en una región y la diversidad promedio de las α de las
149 localidades que contiene dicha región, donde se refleja la heterogeneidad ecológica
150 entre las diferentes subunidades de la región.
151 La diversidad β se ha usado para referir diversos conceptos muy relacionados, tales
152 como recambio espacial en composición de especies (e.g., Koleff , 2002), diferenciación
153 de dos ensambles de especies (e.g., Mourelle y Ezcurra 1997; Pineda *et al.,* 2005), para
154 identificar zonas de transición (e.g., Williams, 1996) y escalamiento de la diversidad
155 (Rodríguez, 2006), entre otros. Como consecuencia de esta variedad de conceptos a los
156 que se refiere β, varios autores han desarrollado diferentes métodos y medidas para
157 evaluar este componente de la diversidad (ver revisiones recientes en Koleff *et al*.,
158 2003b y Koleff, 2005), pero básicamente todos los métodos implican la definición de

una región subdividida, más o menos arbitrariamente en subregiones ('localidades'); si bien al comparar las α de dos localidades idealmente deben usarse áreas del mismo tamaño, considerando la conocida relación especies – área (descrita por Arhennius en 1921, conocida como SAR por sus siglas en inglés; veánse Harte y Kinzing, 1997). La diversidad α promedio y el componente β de la diversidad regional son dos números altamente informativos, que son afectados por diferentes conjuntos de factores (Schmida y Wilson, 1985; Cornell y Lawton, 1992; Rodríguez *et al*., 2003), que no necesariamente se correlacionan entre sí (Orme *et al.,* 2005), pero que estrictamente no podemos separar ya que interactúan a diferentes escalas (Koleff, 2002).

Por otra parte, se ha demostrado matemáticamente que β_w representa el inverso de la proporción del área de la región que en promedio habitan las especies (Routledge, 1977; Rodríguez *et al*., 2003; Soberón *et al*., 2005). Esta relación implica que se espera que una región con valores altos de β_w es aquella donde las especies ocupan, en promedio, extensiones menores de la región considerada.

Sabemos que la diversidad que alberga México es excepcional en su variedad de ecosistemas y número de especies, de las cuales una alta proporción es 'endémica', que desde la perspectiva geopolítica implica que se distribuyen exclusivamente en nuestro territorio (véanse por ejemplo, capítulos 1 y 8). Esta diversidad de especies forma complejos patrones espaciales que se hacen evidentes en los contrastantes cambios de vegetación y de paisajes con diferente composición de especies entre sitios relativamente cercanos. Un mejor entendimiento de los patrones de distribución de las especies es un aspecto esencial, no sólo para los estudios básicos de ecología sino también para la conservación de las especies (citas y anotar enunciado en conclusiones). En particular, el componente β captura un aspecto de los patrones de la diversidad cuyo estudio es central para entender los patrones geográficos de la riqueza de especies

(Koleff, 2002). La alta diversidad β de muchos grupos biológicos en nuestro país, tiene importantes implicaciones para la biología de la conservación y en el manejo y la planeación estratégica de identificación de sitios prioritarios para preservar nuestro patrimonio biológico (Sarukhán *et al.*, 1996), pues implica que para la conservación de una parte representativa de la biodiversidad, se requiere una red de áreas protegidas con mayor número de sitios. Más dificíl aún resultaría pensar en la complementariedad y la completitud de las especies protegidas bajo algún instrumento de protección (veáse Segundo Volumen, Capítulo 18).

2. ANTECEDENTES

Diversos estudios han documentado los patrones espaciales de riqueza de especies, bajo diferentes enfoques y escalas En esta sección haremos un recuento de los estudios llevados a cabo a partir de la década de los 90, dado que es prácticamente a partir de esa década cuando inician los estudios con el enfoque de la macroecología, y se inician los trabajos de análisis de grandes matrices de datos que surgen con los avances en la informática de la biodiversidad (veáse Capítulo 1).

2.1. Estudio de los patrones generales a escala global

Considerando los estudios más generales hasta los realizados para el país o una región del mundo, los estudios de riqueza de especies albergadas en unidades geopolíticas a escala mundial (e.g. Mittermeier y Goettsch, 1992; Gaston, 2000) hacen notar que para muchos grupos de organismos, hay una menor concentración de especies hacia los polos, en las regiones altas de las montañas, y en las zonas más secas del mundo. Sin embargo, estos patrones son muy gruesos y se sabe bien que al refinar la escala de estudio y pasar de escalas globales a escalas regionales y nacionales, los patrones son

más complejos. Algunas de estas ideas se conocen desde trabajos como el de Schmidt (1953), entre otros.

En la literatura existen cientos de publicaciones recientes que incluyen temas de taxonomía, sistemática, biogeografía, conducta y conservación, que brindan información general (básicamente listados de especies) sobre la riqueza de especies en una región, aunque algunos incluyen el estudio de los patrones espaciales y sus determinantes (véase Recuadro 1).

Con el desarrollo de programas bioinformáticos se iniciaron los estudios de los patrones espaciales usando gradillas (usualmente de áreas del mismo tamaño) las cuales se han ido refinando conforme se incrementan los datos disponibles y las capacidades informáticas. Así, por ejemplo, *WorldMap*, desarrollado por Paul Williams en el Museo de Historia Natural del Reino Unido, fue uno de los programas más usados en la década pasada en estudios a escala mundial (e.g. Williams, 1996), o continental (Jetz, 2002; Rahbek, 2000) o por ejemplo en los estudios del continente Americano de todas las aves (Blackburn y Gaston, 1996); con Picidae y Psittacidae (Koleff y Gaston, 2001) y Tytonidae y Strigidae (Koleff *et al.,* 2003a).

2.2. La visión amplia de los patrones de diversidad de la biota de México

Los estudios del componente de la riqueza de especies

En nuestro país se han realizado compilaciones que han demostrado, en forma muy general, que los grandes patrones de riqueza de especies observados a escala mundial se mantienen (e.g. Flores-Villela y Gerez, 1988; Ramamoorthy *et al.,* 1993; Flores-Villela y Gerez, 1994). Por ejemplo, hay un mayor número de especies por unidad de área hacia el sur, en el trópico húmedo, en las regiones de piedemonte de montañas, etc. Sin embargo, existen muchas excepciones debidas a la compleja historia biogeográfica del

país (e.g. Halffter, 1987; Morrone, 2005). En México existen varios grupos especialmente ricos en los desiertos, tales como las Cactáceas (Hernández, 1995; Davila, 2002), patrones biogeográficos de la fauna de escarabajos determinados por las montañas (Halffter, 1987, 2003) y un enorme número de endemismos y microendemismos que no necesariamente se correlacionan entre grupos taxonómicos, debido a lo complejo de los factores evolutivos que los causan (Ramamoorthy, 1993 y referencias incluidas). Por lo tanto, es necesario realizar análisis de mayor resolución de los que se habían realizado en el pasado. El primer paso en esta tarea consiste en obtener descripciones (listados y mapas de distribución de los taxones) de mayor resolución. Esto se ha hecho posible en los últimos diez años debido a la creciente tendencia a computarizar colecciones biológicas y al desarrollo de herramientas bionformáticas novedosas que permiten aumentar la resolución de los datos (Soberón y Peterson, 2004; CONABIO, 2005).

Los grupos más estudiados en el país han sido los vertebrados terrestres. Para la década de los 90 y lo que va de este siglo encontramos en la literatura más de una docena de estudios de mamíferos terrestres que incluyen a todo el grupo y cuyos análisis abarcan todo el territorio nacional (Ceballos y Navarro, 1991; Arita 1993; Ceballos y Rodríguez, 1993; Fa y Morales, 1993; Ramírez-Pulido y Castro-Campillo, 1993; Arita; 1997; Arita *et al.,* 1997; Ceballos *et al.,* 1998; Arita y Figueroa, 1999; Rodríguez, 1999; Arita y Rodríguez, 2002; Munguía, 2004; Ceballos y Oliva, 2005 y la revisión que aparece ahí). Entre los ejemplos de los trabajos de la avifauna a escala nacional, en su mayoría se han llevado con un enfoque de biogeografía histórica (e.g. Navarro, 1992, García-Trejo y Navarro, 2004); aunque también con enfoques regionales se han llevado a cabo diversos análisis con aves (e.g. Navarro, 1992; García-Trejo y Navarro, 2004; Gómez de Silva, 2005; Lira-Noriega *et al*., 2007, Rodríguez, 2007).

Dentro de los estudios de herpetofauna existen los trabajos de Flores-Villela (1991, 1993), Flores-Villela *et al.* (2005), Urbina-Cardona y Reynoso (2005); y Ochoa-Ochoa y Flores-Villela (2006). Este último incluye por primera vez el uso mapas de alta resolución obtenidos mediante técnicas de modelación de nichos ecológicos, para prácticamente todas las especies conocidas de los anfibios y los reptiles , y en el cual se estudia el efecto de la escala en los patrones de riqueza y endemismo para las dos clases de vertebrados (véase Recuadro 2).

Otro de los pocos estudios comparativos, entre escarabajos, ranas y murciélagos para valorar los efectos de la fragmentación y acciones antrópicas en agroecosistemas es el de Pineda *et al*., (2005).

Los estudios de plantas han sido más escasos y con enfoques más específicos; a una escala nacional, podemos mencionar por ejemplo, el trabajo de gran visión de Rzedowsky (1993), y con mayor detalle geográfico pero reducido a dos géneros de plantas, *Opuntia* y *Agave*, el de Golubov *et al.* (2005), y para las selvas bajas caducifolias el de Trejo (2005). En otros estudios se ha propuesto el uso de niveles taxonómicos superiores como indicadores de su distribución, como a ocurrido con algunos trabajo que usan el nivel de género (Villaseñor *et al.,* 2005; Soberón *et al.,* 2007) y familia (Pérez-García *et al.*, 2005; Hernandez y Bárcenas, 1995 y 1996).

Los estudios del recambio de especies entre diferentes localidades, relacionado directamente con la sobreposición de áreas de distribución de especies dentro de una región de estudio, al que se le refiere en general como el estudio del componente β de la diversidad, a pesar de haberse desarrollado de manera más pausada en el mundo, en México ha llevado a la publicación de una serie de contribuciones recientes sobre el tema (Halffter *et al.,* 2005). Esta contribución muestra la importancia de los estudios de diversidad a distintas escalas de espacio y tiempo. Una de las principales conclusiones

283 es que hay una clara tendencia a incorporar cada vez más al componente β en los
284 análisis de la diversidad, y de manera incipiente en el tema de la conservación de la
285 biodiversidad (Halffter *et al*., 2005).

286 ***Los estudios del componente β***

287 Los estudios usando datos de la biota mexicana que han considerado explícitamente a
288 β suman decenas[2]. El principal enfoque ha sido la descripción de los patrones y en
289 menor medida la búsqueda de variables relacionadas con este componente de la
290 diversidad (Halffter *et al*., 2005). Entre estos estudios, por ejemplo el trabajo de Trejo
291 (2005) que analiza los patrones de β de las selvas caducifolias de México, el de
292 Balvanera (1999), que estudia la diversidad β de los árboles de un bosque tropical
293 caducifolio a una escala local y a escalas de paisaje los trabajos de Pérez-García *et al*.
294 (2005; véase recuadro 3) y Williams-Linera *et al*. (2005). El trabajo de Golubov *et al.*
295 (2005) antes mencionado, también estudia el componente β en dos grupos de plantas.
296 En lo que corresponde a la fauna de vertebrados, destacan los estudios realizados para
297 los mamíferos a escala nacional (Rodríguez, 1999; Arita y Rodríguez, 2002; Rodríguez
298 *et al.,* 2003), así como a escalas de paisaje (Moreno y Halffter, 2001), para las aves
299 (Lira-Noriega, 2006; Rodríguez 2007), los estudios realizados para la herpetofauna del
300 país a escala nacional (Flores-Villela *et al*., 2005; Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006)
301 y de paisaje (e.g. Pineda y Halffter, 2005; Urbina-Cardona y Reynoso, 2005).
302 Los grupos de invertebrados han sido más escasamente estudiados, no obstante se
303 cuenta con el trabajo de Soberón *et al.* (2005) para mariposas diurnas (Papilionoideae y
304 Pieridae), así como los estudios sobre los escarabajos del estiércol, los cuales son unos
305 de los indicadores más empleados para evaluar el estado de conservación de los
306 ecosistemas Escobar (2005) y Favila (2005).

Un estudio novedoso que aplicó la perspectiva macroecológica a comunidades de microbiota del suelo en una localidad de la selva baja caducifolia en Chamela, es el de Noguez *et al.* (2006; véase recuadro 4).

3. MÉTODOS

En este capítulo se analizan los patrones espaciales de diversidad de los vertebrados terrestres (mamíferos, aves, reptiles y anfibios) tomando como base para todas las especies las áreas de distribución, que representan hipótesis de las áreas de distribución reales, obtenidos de modelos a alta resolución (1 km^2) generados a partir de datos de registros de museos y colecciones científicas, revisados y editados por expertos para eliminar las sobrepredicciones asociadas al método (Apéndice 1, véase también Peterson *et al*., 2006).) Este método permite obtener la distribución geográfica de numerosas especies, superponer mapas y realizar los análisis relacionados con la riqueza y el recambio de especies (componente β), que eran imposibles de realizar antes por la inexistencia de hipótesis cuantitativas sobre la distribución de las especies. Desafortunadamente aún no se cuenta con este tipo de mapas de alta resolución para otros grupos de animales a escala nacional aparte de los vertebrados terrestres y son muy escasos los datos que se tienen para plantas. Hasta donde es de nuestro conocimiento, sólo éstan disponibles los modelos de áreas de distribución potencial para las especies de plantas enlistadas en la NOM-059-Semarnat-2001 (véase Segundo Volumen, Capítulo 18), así como para los géneros *Agave* y *Opuntia* (Gobulov *et al*., 2005), y de un conjunto de especies de árboles tropicales de importancia para México (Pennington y Sarukhán, 2005). Es importante considerar que los estudios, desde la perspectiva macroecologica adquieren relevancia cuando se estudia toda la flora de una región, o bien, para todo un taxón.

La mayor dificultad para el estudio de los patrones de diversidad de las plantas (al menos todas las plantas vasculares) es que existe un mayor número de especies que de vertebrados. Sin embargo, es posible realizar un análisis nacional para las plantas usando una metodología que permite estimar el número de especies a una resolución relativamente alta (Soberón, *et al*. 2007). Para lo anterior se consideraron los géneros nativos de las angiospermas (Magnoliophyta), a partir de registros georreferidos de ejemplares de herbarios, el Sistema Nacional de Información de Biodiversidad (SNIB), de bases de datos compiladas por la CONABIO a través del apoyo a la computarización de datos de herbarios nacionales y del extranjero, la cual contiene aproximadamente 1.3 millones de ejemplares georeferidos (ver detalles en el Apéndice 2). Mediante esta base se realizó una estimación del número de especies, usando el método de curvas de acumulación de especies (Soberón y Llorente, 1993; Colwell y Coddington, 1994; Gotelli y Coddington 2000; Soberón *et al.,* 2007). A continuación se detallan los análisis realizados.

3.1. Patrones de riqueza

Vertebrados terrestres

Para las cuatro clases de vertebrados terrestres de México, mamíferos, aves, reptiles y anfibios, se realizó un ejercicio en el que se homologaron las áreas de distribución generadas con técnicas de modelado espacial de manera independiente por grupos de trabajo distintos (Rodríguez *et al.,* 2005). Para los mamíferos se utilizó como base el listado de especies de Ramírez-Pulido *et al.* (2005). Para las especies de aves se utilizó la base de datos generada por el Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (Navarro *et al.,* 2003) y para la herpetofauna se indican los detalles en Ochoa-Ochoa y Flores-Villela (2006).

Para la construcción de los modelos de áreas de distribución potencial se utilizó Desktop GARP ver 1.1.3 (Scachetti-Pereira, 2001; Stockwell y Noble, 1991), utilizando diversas variables ambientales y los cuales fueron editados con criterios biogeográficos, por ecorregión y el criterio de expertos (sobre la generación de los modelos de las áreas de distribución de los mamíferos veánse detalles en el Apéndice 1).

Para el cálculo de la diversidad α, la superficie del territorio se dividió en una retícula de 703 celdas de ½° de lado (Arita *et al.*, 1997) y se unieron los datos de presencia de cada especie de los mapas de distribución para cada celda utilizando Arc View 3.2.

Géneros nativos de angiospermas

Para el caso de los géneros de angiospermas se utilizó como base sistemática la lista incluida en Villaseñor (2004) en la que se incluyen 2,663 géneros como nativos de México, de los cuales 218 se consideran endémicos a México. El problema de las diversas propuestas de los sistemas de clasificación, principalmente dentro de cada familia, a nivel género y especie, se resolvió con los nombres válidos de los géneros existentes en esta lista y resolviendo las sinonimias más evidentes en la base de datos mediante correspondencias de nombres de especies y géneros.

La aproximación a un análisis de los patrones de riqueza a nivel de género responde al interés de realizar un análisis manteniendo la precisión adecuado. La realización de estudios de la riqueza total de angiospermas a nivel de especie requiere asegurar los estándares en la nomenclatura taxonómica, los cuales ya están terminados para varias familias (véase Capítulo 8) pero no para su totalidad, así como el contar con una representación adecuada de los registros de recolecta o bien la generación de modelos de distribución potencial de las especies, los cuales todavía no existen a escala nacional como se comentó anteriormente. Adicionalmente, el nivel género agrupa a especies que tienen más características en común que con cualquier otro conjunto de especies, por lo

382 que su estudio ayudará a la generación de hipótesis biogeográficas robustas (Villaseñor,
383 2004).
384 En la retícula de celdas de ½° se cuantificó el número de géneros en cada celda, tanto
385 totales como endémicos (exclusivos de México), a partir de los registros georreferidos
386 de las bases de datos integrados en el Sistema Nacional de Información sobre
387 Biodiversidad (SNIB) y en la Red Mundial de Información sobre Biodiversidad
388 (REMIB) (véanse detalles de las fuentes de datos en el Apéndice 2). De esta manera, se
389 registró la presencia de cada género en cada celda de ½° y se aplicó el estimador de
390 riqueza de ICE (Colwell y Coddington, 1994), tomando las frecuencias de cada fecha de
391 recolecta de los ejemplares registrados dentro de cada celda, así el estimador ICE se
392 calculó de forma independiente para cada celda.
393
394 **3.2. Áreas de distribución y patrones de diversidad *β***
395 ***Vertebrados terrestres***
396 El área de distribución de cada especie, dentro de México, se definió como el
397 conjunto de celdas de la retícula que subdivide al país en que se encuentra presente la
398 especie. Para poder establecer comparaciones entre los grupos de vertebrados, los
399 resultados de riqueza de cada grupo se presentan como proporciones del total de
400 especies de México de ese grupo en particular, y las áreas de distribución como
401 proporciones del total de la superficie de México (Arita *et al,* enviado).
402 Para resolver el problema de cómo expresar cartográficamente el componente *β*,
403 utilizamos una técnica consistente en graficar el promedio de las áreas de distribución
404 de las especies que habitan esa celda, para cada celda de la retícula que subdivide a
405 México. En otras palabras, cada celda de la retícula recibe un valor que corresponde al
406 promedio de la proporción de celdas que ocupan las especies que habitan esa celda para

407 todo el país. Ese valor puede fluctuar entre 1/703(en caso de que la celda estuviera
408 habitada únicamente por especies endémicas a esa celda) y 1, en caso de que la celda
409 estuviera habitada por especies completamente cosmopolitas (i.e. presentes en todas las
410 celdas en las que se subdividó al país). Esta técnica (Arita *et al.,* enviado) permite
411 mostrar de manera comparable, los patrones de riqueza local (riqueza proporcional de
412 cada celda) así como una medida de qué tan restringida es el área de distribución de las
413 especies que habitan cada celda.
414
415 4. PATRONES ESPACIALES DE RIQUEZA
416 **4.1. Vertebrados terrestres**
417 Como se mencionó anteriormente, es muy conocido el patrón latitudinal de una
418 mayor concentración de especies de vertebrados terrestres de México. Cuando se
419 observan los patrones de riqueza de espeices a escalas de ½ °, es evidente que el sur del
420 país alberga un mayor número de especies. Sin embargo los detalles cambian si se
421 analizan los diferentes taxones por separado (Fig. 1). Aunque los valores de riqueza en
422 las 703 celdas para los cuatro grupos de vertebrados terrestres se correlacionan
423 positivamente, existen diferencias importantes en los detalles de los patrones. Para los
424 mamíferos, las áreas de mayor concentración de especies se encuentran en el este y
425 sureste del país, en los estados de Veracruz, Tabasco, Oaxaca y Chiapas. Este patrón
426 que es similar para la mayoría de los órdenes, aunque la contribución de los quirópteros
427 en el patrón observado representa poco más de 50% de las especies en dicha región. Sin
428 embargo, los artiodáctilos, lagomorfos y roedores, se concentran preferentemente en
429 latitudes intermedias o norteñas (Rodríguez, 1999; Ceballos *et al.*, 2005). En el caso de
430 las aves, las regiones de mayor riqueza se encuentran en las tierras bajas de la planicie
431 del Golfo de México, el Istmo de Tehuantepec, la Península de Yucatán y una pequeña

área de la costa del Pacífico de Oaxaca (Navarro y Sánchez-González, 2003). Por su parte, los patrones de riqueza de reptiles y anfibios en el país se ubican también al sur de la República en Oaxaca, Veracruz y Chiapas (Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006).

En la figura 2 se muestra que en general, prácticamente en todas las celdas existe una proporción del total de especies de aves superior a las proporciones de especies de los otros grupos. La única excepción la constituye un pequeño grupo de celdas en el norte del país que contiene una mayor proporción de mamíferos que de aves. En otras palabras, en nuestro país existen regiones donde es posible encontrar hasta 60% de las aves residentes de México, mientras que nunca será posible encontrar más de 20% del total de las especies de anfibios o de reptiles (Fig. 2). Este patrón corrobora el hecho de que las áreas de distribución de reptiles y anfibios son en promedio más restringidas, que las de las aves, mientras que las de los mamíferos son intermedias, lo cual tiene consecuencias importantes para la conservación. Por ejemplo, esta información sugiere que debe ser más sencillo lograr que una porción alta de la ornitofauna total del país se proteja mediante áreas naturales protegidas como parques y reservas que en el caso de los anfibios y reptiles.

Las mayores coincidencias en riqueza proporcional se dan entre los reptiles y los anfibios (Fig. 2f). En general, las celdas de ½° son más ricas en reptiles que en anfibios, pero sólo marginalmente. En promedio, una celda que contenga 10% de los anfibios de México, contendrá entre 10-15% de los reptiles. Existe una marcada coincidencia geográfica en la zona de mayor riqueza de especies de éstos grupos. Más adelante se mostrará que las celdas que contienen riquezas altas de aves (mayores a 60%) coinciden, con algunas diferencias, con las zonas de mayor riqueza de mamíferos, y en una medida menor con las de anfibios y reptiles.

La región de México con menor riqueza proporcional, definida como aquellas celdas que contienen 15% o menos de la riqueza de aves, se encuentra en los desiertos del Centro Norte de México (véase la sección 4). Esta región muestra una buena coincidencia para los mamíferos, reptiles y anfibios, con varias excepciones. Sin embargo, los números por sí solos no indican correctamente las prioridades de conservación (ver Segundo Volumen, Capítulo 18). En efecto, esa zona del norte de México contiene poblaciones de mamíferos de tamaño corporal grandeque son de gran interés conservacionista y económico. En el caso de los reptiles están las especies endémicas del desierto Chihuahuense, Bolsón de Mapimí y Cuatrociénegas, entre otras localidades importantes (Morafka, 1977).

Considerar las especies 'endémicas a México', a pesar de que esta conceptualización es geopolítica y puede incluir especies de distribución amplia a escala nacional, resulta relevante en un contexto global. La mayor concentración de especies endémicas de mamíferos se observa entre los 18 y 26 grados de latitud norte, específicamente en la Cuenca del Balsas y el Eje Neovolcánico (Ceballos *et al*., 2005; Munguía, 2006), con un alto recambio longitudinal de especies sobre el Eje Neovolcánico (Fa y Morales, 1993; Escalante *et al*., 2002; Munguía, 2006). Para el caso de las aves, hay varios estudios que indican que las especies endémicas se concentran en la región oeste, central y sur de México en zonas altas a más de 2,000 msnm en la Sierra Madre Occidental, el Eje Neovolcánico y la Sierra Madre del Sur en Guerrero en los bosques de encino, de pino-encino y mesófilo de montaña, así como en las islas Revillagigedo, las Islas Tres Marías y la Cuenca del Balsas (e.g. Escalante, *et al.,* 1993, 1998; González-García y Gómez de Silva, 2003; ver Fig. 3). La mayor concentración de endemismos de la herpetofauna mexicana se ubica también en el Eje Neovolcánico,

480 Sierra Madre del Sur y costa del Pacífico, (Flores-Villela, 1991, 1993; Ochoa-Ochoa y
481 Flores-Villela, 2006).
482 Es importante mencionar que los patrones observados de riqueza y concentración de
483 especies de 'área de distribución restringida' (un indicador de endemismo) referido a las
484 especies exclusivas de México, no coinciden en las mismas áreas geográficas en
485 ninguno de los grupos de los vertebrados terrestres (Fig. 3).
486
487 **4.2. Géneros de angiospermas**
488 De manera muy general se pueden discutir los patrones de riqueza espacial de
489 las angiospermas, tanto de la riqueza total de los géneros como de la riqueza de géneros
490 endémicos (Figs. 4 y 5, respectivamente). Ya se ha anotado que México, junto con
491 Centroamérica constituyen una región de alta biodiversidad de plantas, donde el nivel
492 de endemismo, tanto a nivel de género como de especies, es alto (Rzedowski, 1991). Se
493 estima que en México existen alrededor de 29,000 especies (Villaseñor, 2003), lo que
494 repercute en la dificultad de observar patrones generales definidos de la distribución de
495 su riqueza, ya que diferentes familias pueden tener distribuciones diferenciadas.
496 En cuanto al total de géneros de angiospermas es notoria la alta riqueza en el sureste del
497 país, alcanzando los valores más altos en la parte central del estado de Chiapas, así
498 como en el Eje Neovolcánico. Las Sierras Madre Oriental y Occidental también
499 registran altos valores de riqueza, aunque menores que el Eje Neovolcánico y Chiapas.
500 La región del Bajío comprendida entre los estados de Querétaro, Guanajuato y San Luis
501 Potosí, la zona norte-centro del país en general (los estados de Zacatecas, Durango,
502 Chihuahua y Coahuila), así como la norte-occidental (el estado de Sinaloa y la
503 península de Baja California), se observan como grandes extensiones con valores de
504 riqueza menores al resto del país. Aunque la metodología de curvas de acumulación

505 (ICE) se aplica para compensar las diferencias debidas al esfuerzo desigual de recolecta,
506 no podemos descartar enteramente la posibilidad de que algunas de las diferencias en
507 riqueza que encontramos sigan teniendo su explicación en un esfuerzo de colecta y
508 estudio que no se ha distribuido homogéneamente en el territorio.
509 Cuando comparamos éstos patrones, con los de las Opuntias y Agaves de
510 México (Golubov *et al*., 2005), las regiones de concentración de riqueza no coinciden.
511 Además, que en el estudio de Gloubov *et al*.(2005), se hizo un esfuerzo por corregir los
512 sesgos de recolecta generando mapas de distribución potencial para cada especie. Si
513 bien ambos géneros están ampliamente representados en todo México, la diversidad del
514 género *Agave* se encuentra relacionada con las serranías, con una concentración
515 importante en la Mixteca entre Guerreo y Oaxaca (Tambutti, 2002; Golubov *et al*.,
516 2005), mientras que la del género *Opuntia* está relacionada con los desiertos del norte
517 del país; en particular al Desierto Chihuahense y la región centro-oeste del país, en los
518 estados de Jalisco, Guerrero y Estado de México. Sin embargo, analizando en conjunto
519 la riqueza de especies de los dos géneros, el patrón se parece al que se observa a nivel
520 de género, ya que las zonas más diversas son el Eje Neovolcánico, los estados de
521 Oaxaca y Jalisco las Sierras Madre Occidental y Oriental, aunque en el caso de las
522 Opuntias las regiones de alta riqueza de especies se extienden hacia el sur del desierto
523 Chihuahense (Golubov *et al*., 2005).
524
525 5. PATRONES DEL COMPONENTE β DE LA DIVERSIDAD
526 **5.1. Vertebrados terrestres**
527 Representar cartográficamente la diversidad β es un problema más complicado,
528 que el de represntar la riqueza de especies, puesto que en general la diversidad β es una
529 medida del recambio de especies entre dos áreas o subdivisiones territoriales. Para

530 calcular β, es necesario definir una región (la cual debería considerarse desde el punto
531 de vista biogeográfico) y sus subdivisiones. El tamaño en que una región es subdivida
532 por una retícula y la selección de las áreas para estimar β son generalmente arbitrarios;
533 aunque en la definición del tamaño de celda deben considerarse las características
534 particulares del taxón que se estudia. Dado que en este capítulo se analizan varios
535 grupos, decidimos seguir las ideas originalmente propuestas por Prendergast *et al*.
536 (1993) y Arita *et al.* (1997), para representar en cada celda de la retícula una medida de
537 qué tan ampliamente distribuidas están las especies que habitan cada celda (que se
538 relaciona inversamente con β_w; Arita, *et al.,* en prep.). Esta medida es simplemente el
539 promedio de la proporción del área de México que ocupan las especies que existen en
540 cada celda, que genera mapas como el de la figura 6. Esta relación tampoco es sencilla
541 de interpretar, ya que no considera explícitamente la identidad de las especies presentes
542 en la celda y el aspecto de autocorrelación espacial en la distribución de las especies
543 (Murguía, 2005b), pero tiene la ventaja de que es fácil de definir y visualizar y no
544 depende de la selección de regiones arbitrarias (Roberts *et al*., 2002; Pimm y Brown,
545 2004).

546 En la figura 6 se observa que el patrón de 'endemismo-restricción geográfica' es
547 similar entre los grupos, pero como ocurría con la diversidad α, varía en los detalles.
548 Por ejemplo, los reptiles presentan regiones con especies de distribución restringida en
549 la costa del Pacifico y en el noreste de la Península de Yucatán, mientras que en los
550 anfibios es el noroeste de México. La observación de que la distribución de las
551 agregaciones de especies con áreas de distribución restringida no es coincidente para
552 todos los grupos tiene profundas implicaciones para la conservación, ya que significa
553 que no es factible usar unos grupos para diseñar la conservación de otros.

En la sección anterior se dijo que las relaciones de riquezas de especies entre grupos sugerían que, en promedio, las aves estarían más ampliamente distribuidas que los mamíferos, éstos que los reptiles y los anfibios que son los de más alto endémismo (en el sentido de áreas de distribución de menor extensión). En la figura 7 se muestran los histogramas de proporción del área de México ocupada por las especies de las diferentes clases de vertebrados. Estos histogramas confirman la predicción derivada de las relaciones entre las riquezas. Debe recordarse, sin embargo, que los histogramas de las áreas de distribución son dependientes de la escala de la medida (Stoms, 1994, Lira-Noriega *et al.,* 2007). Por tanto, los resultados aquí presentados son únicamente válidos para la resolución de ½°.

La relación entre el número de especies de una celda y el área proporcional promedio de las especies que la habitan se puede presentar en una gráfica, llamada gráfica de 'diversidad-área de distribución'. En la figura 8, se presentan estas relaciones. El patrón general observado es la existencia de una consistente, pero no sencilla, relación inversa entre la riqueza de especies de los sitios y de qué tan restringidas espacialmente son las especies que los habitan. En general, mientras mayor riqueza de especies tiene un sitio, más restringidas en su distribución son las especies que lo habitan. Esto se traduce en que la diversidad α y β para los vertebrados de México a escala de ½°, se correlaciona de manera positiva, es decir, los sitios de mayor β_w tienen las mayores α, lo que significa que las especies raras (de distribución más restringida) contribuyen más a los patrones de riqueza de especies que las de distribución amplia. Esto ya ha sido observado en los patrones de aves en regiones con una alta diversidad y heterogeneidad, en el Sur de África, en contraste con los observados en el Sureste de Escocia y del Reino Unido (Lennon *et al*., 2004).

Los biomas más ampliamente distribuidos en México, que son las zonas áridas del altiplano, corresponden a las regiones de baja riqueza proporcional y alto promedio de proporción ocupada de México (baja diversidad β). Los biomas que ocupan una menor superficie del territorio son los bosques tropicales de montaña, ricos en especies (alta diversidad β) . La zona pico de máxima riqueza y mínima área de distribución promedio corresponde a las montañas del norte de Oaxaca y Chiapas, como se muestra en la figura 9a. Si se reduce la diversidad local y se fija el área promedio de distribución, se llega a la región señalada en la figura 9b, que corresponde a la península de Yucatán. Los resultados para las aves presentados en la figura 9 son parecidos a los correspondientes para los otros grupos taxonómicos, y muestran cómo las asociaciones con dos biomas de proporción similar en el territorio nacional (Yucatán y zonas montañosas tropicales del sureste), tienen proporciones de fauna muy diferentes. Arita y colaboradores (enviado), han demostrado que el inverso del promedio de la riqueza proporcional es igual a β_w y es simplemente el factor que relaciona el promedio de la diversidad α con la diversidad γ. Considerando celdas de ½ °, el factor β para las aves, mamíferos reptiles y anfibios a escala nacional, es respectivamente 3.41, 4.95, 11.49 y 17.86. Aunque el valor de β_w estimado de esta manera no tiene valores máximos de escalamiento y depende del número total de especies consideradas (Koleff *et al*., 2003b) si es un indicador de que los anfibios de México presentan un grado de 'endemismo-rareza geográfica' muy superior a los otros grupos, seguidos de los reptiles y luego de los mamíferos y las aves.

Al analizar los patrones de diversidad, el alto valor de β tiene implicaciones importantes. Un factor β alto significa que el total del territorio tiene muchas más especies que la subregión promedio, lo que a su vez implica que muy pocas celdas pueden contener proporciones altas de especies. Es decir que, como ya se mencionó

antes (Fig. 7), las áreas de distribución de los anfibios y reptiles son más restringidas que las de mamíferos y aves, lo que indica que los reptiles y los anfibios tienen asociaciones más 'estrictas' con los biomas de México, lo cual implica retos especiales para su conservación.

5.2. Géneros de angiospermas

En la figura 10 se muestra una gráfica que relaciona la proporción de géneros de angiospermas nativos de México, respecto a la extensión de sus áreas de distribución (en porcentaje de ocupación del país). El primer punto de la gráfica muestra que más del 50% de los géneros de angiospermas tienen un área de distribución menor o igual al 5% de la superficie del territorio nacional. En sentido estricto, esta área de distribución es menor al 5%, pues las áreas de distribución se calcularon con base en una retícula con celdas de ½°, por lo que no necesariamente el género se distribuye en toda la superficie de cada cuadro en donde se ha recolectado. Como ya se ha anotado (Soberón *et al.,* 2005), la diversidad β_w es el recíproco del área de distribución de las especies. En este caso, aunque el análisis se hizo para géneros, sucede también que los taxones con áreas de distribución pequeñas dentro el área de estudio son indicadores de altos valores de diversidad β_w.

Considerando lo anterior, a pesar de que la región centro registra, a un escala de celdas de ½°, una riqueza relativamente baja, en la altiplanicie mexicana habitan 1165 géneros de plantas (Villaseñor, 2004), relación que tiene su origen en el hecho de que el territorio mexicano posee una alta diversidad β_w.

Whittaker (1972) hizo notar que considerando los procesos evolutivos, la diversidad β para muchos grupos debería ser mayor en las zonas tropicales que en las regiones templadas. Esta predicción confirma la curva de riqueza de especies observada

628 para varios grupos que se han estudiado en el continente Americano, cuyos valores de
629 riqueza de especies más altos se presentan alrededor del Ecuador, es decir se observa el
630 patrón latitudinal de la riqueza. No obstante, diversos estudios sobre la diversidad β han
631 reportado a escala continental una curva con dos picos, con valores de alta diversidad β
632 en latitudes alrededor de los trópicos de Cáncer y de Capricornio, que en México
633 coincide más o menos con los límites biogeográficos de las regiones Neártica y
634 Neotropical.
635 El patrón de los géneros endémicos mostrado en la figura 5, es congruente con la
636 propuesta de que el componente β y permite identificar la zona de transición entre
637 componentes neárticos y neotropicales, que están acompañados de eventos vicariantes
638 producidos por la aparición de las Sierras Madres y el Eje Neovolcánico. En los
639 estudios de Ramamoorthy *et al.* (1993), Halffter (2003) y Morrone (2005) se ha
640 argumentado que en la zona transicional (Sierras Madre Oriental y Occidental, Eje
641 Neovolcánico, Cuenca del Balsas y Sierra Madre del Sur), se superponen elementos
642 neárticos y neotropicales, en donde no sólo resulta interesante la 'mezcla' biótica de esta
643 zona de transición, sino también la evolución *in situ* de numerosos taxones endémicos.
644 Al comparar estos resultados, con los estudios a nivel de especies de *Opuntia* y *Agave*
645 realizados por Golubov *et al.* (2005), contrasta que éstos autores encontraron una
646 relación inversa entre las diversidades α y β, ya que mientras se observa una alta
647 riqueza de especies de *Opuntia* en el desierto Chihuahuense, en esta zona se observó
648 una diversidad β baja, resultando la zona de mayor importancia la parte alta del Golfo
649 de California, que tiene un alto grado de endemismo. También observaron valores bajos
650 en la diversidad α y β en la zona sureste y bajo Golfo de México.
651
652 6. LOS PATRONES ESPACIALES DE DIVERSIDAD Y SUS IMPLICACIONES

En lo que se refiere a la diversidad α, este capitulo resume en gran medida los resultados conocidos, esto es, que la mayor riqueza de especies de muchos taxones se presenta en el sureste de México o en los desiertos del Noroeste (Ramamoorthy *et al.,* 1993) y que para las plantas existen concentraciones de endemismos en el Eje Neovolcánico, aunque se enmascara el alto nivel de endemismo a nivel de especies de las zonas áridas (Rzedowski, 1991). No obstante, los patrones varían con la escala de resolución que se utiliza (ver Recuadro 2).

Los resultados muestran que la distribución espacial de la riqueza, a ½° de resolución (Fig. 1) a grandes rasgos es similar, pero no idéntica para los grupos examinados (ver Peterson *et al*., 2001; Rodríguez *et al.*, 2005). Eso implica que ningún grupo por si sólo puede servir para identificar los sitios de mayor biodiversidad a resoluciones de celdas individuales; sin embargo, en los agregados de celdas, si existen buenas correlaciones (Moritz *et al*., 2001; Prendergast *et al.*, 1993). El segundo resultado importante es que el elevado valor de β para reptiles y anfibios implica que por si solo ninguna región razonablemente pequeña del territorio contiene una proporción alta de las especies de México. En contraste, hay celdas de ½° que contienen hasta 60% de las especies de aves de México. Aparentemente, en México se puede aplicar la idea de 'hotspots' (Mittermeier *et al*., 1998) más fácilmente para aves que para otros grupos. Sin embargo, incluso para las aves, la conectividad entre distintos hábitats, la funcionalidad de ecosistemas a escalas grandes (Kareiva y Marvier, 2003) y los movimientos migratorios de muchas especies implican que una estrategia de conservación simple, basada solamente en 'hotspots', no es suficiente, ni siquiera para las aves de México, mucho menos para los grupos altamente β-diversos.

La figura 11 muestra la relación entre la riqueza proporcional y el área promedio de distribución, donde la posición en que su ubica cada grupo, está dada por el componente

678 β. Las líneas curvas representan los límites matemáticos de la relación (Arita *el al*. En
679 preparación). Esto es, por arriba de las curvas no pueden existir combinaciones de
680 riquezas y de área promedio de distribución. Los grupos β-diversos (como los anfibios y
681 reptiles) presentan una curva sesgada hacia la izquierda, de forma plana, de manera que
682 no hay zonas con una alta riqueza proporcional habitada por especies de distribución
683 amplia. Por el contrario, las aves tienen una menor diversidad β, con curvas sesgadas a
684 la derecha con la posibilidad de encontrar muchos sitios de alta riqueza, porque las
685 especies tienden a tener distribuciones más amplias; es decir, hay más sobreposición en
686 sus áreas de distribución y menor recambio en la composición de sus especies.
687 En el caso de las plantas, esta primera aproximación a nivel genérico ha revelado
688 algunos patrones generales de gran importancia. Por ejemplo, existen zonas con
689 concentraciones de hasta 1,120 géneros, lo que implica que el número de especies
690 presentes es al menos de 5,500 especies (Soberón *et al.,* 2007). Pocas regiones en el
691 mundo y pocos países ostentan tales niveles de endemismo a niveles de género, por lo
692 que a pesar de que los patrones de las plantas deberán revaluarse a nivel de especies en
693 un análisis que considere las áreas de distribución de las especies para las diversas
694 familias de plantas, esta visión general debe considerarse en la identificación de las
695 áreas de importancia para la conservación. Sin duda, en los análisis posteriores que
696 consideren las áreas de distribución de las especies, se observarán variantes a los
697 patrones reportados a nivel de género, como lo demuestran los análisis de Golubov *et*
698 *al*. (2005), y los diversos estudios regionales mencionados anteriormente (ver recuadro
699 3).
700 El conocer el componente β en los patrones diversidad es de suma importancia,
701 por las implicaciones que tiene para la conservación de una proporción representativa de
702 las especies, y más aún, porque las especies de distribución restringida, usualmente son

703 las de mayor prioridad. Por ejemplo, en el caso de los grupos α-diversos tales como las
704 aves, y en regiones que pueden considerarse 'hotspots', las reservas de la biosfera
705 pueden ser una opción de manejo adecuada dado que suelen comprender áreas extensas
706 con una zonificación de uso de suelo bien establecida (Halffter, 1984, 1988). Siendo
707 México pionero internacionalmente en el establecimiento de este tipo de reservas
708 (Halffter, 1978), bien puede ser el momento de evaluar con seriedad su papel real en la
709 conservación. Por otro lado, para grupos '*β*-diversos' como los anfibios y reptiles, y en
710 regiones de alta heterogeneidad como el Eje Neovolcánico, sería más adecuado pensar
711 en estrategias como la implementación legal y la práctica de nuevos modelos de
712 conservación, como las reservas archipiélago (Halffter, 2005).
713
714
715
716

716 REFRERENCIAS

717 Arhennius, O. 1921. Species and area. *Journal of Ecology* 9-95-99

718 Arita, H.T. 1993. Riqueza de especies de la mastofauna de México. En: R.A. Medellín y
719 G. Ceballos (eds.). *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Asociación
720 Mexicana de Mastozoología, A. C., México. pp. 109-128

721 Arita, H.T. 1997. The non-volant mammal fauna of Mexico: species richness in a
722 megadiverse country. *Biodiversity Conservation* 6:787-795.

723 Arita, H.T., A. Christen, P. Rodríguez y J. Soberón. Patterns of species richness and
724 range size: mathematical and biological constraints. *Global Ecology and Biogeography*
725 (enviado).

726 Arita, H.T. y F. Figueroa. 1999. Geographic patterns of body-mass diversity of Mexican
727 mammals. *Oikos* 85:310-319.

728 Arita, H.T., F. Figueroa, A. Frisch, P. Rodriguez y K. Santos del Prado. 1997.
729 Geographical Range Size and the Conservation of Mexican Mammals. *Conservation*
730 *Biology* 11:92-100.

731 Arita H.T. y L. León-Paniagua. 1993. Diversidad de mamíferos terrestres. *Ciencias*
732 7:13-22.

733 Arita, H.T. y P. Rodríguez. 2002. Geographic range, turnover rate and the scaling of
734 species diversity. *Ecography* 25:541-553.

735 Arita, H.T., F. Figueroa, A. Frisch, P. Rodríguez y K. Santos del Prado. 1997.
736 Geographical range size and the conservation of Mexican mammals. *Conservation.*
737 *Biology* 11:92-100.

738 Balvanera, P. 1999. Diversidad beta, heterogeneidad ambiental y relaciones espaciales
739 en una selva baja caducifolia. Tesis para obtener el grado de Doctor en Ecología.
740 UNAM.

741 Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1990. *Ecology: individuals, popularions and*
742 *communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

743 Blackburn, T.M. y K.J. Gaston 1996. The distribution of bird species in the New
744 World:patterns in species turnover. *Oikos* 77:146-152.

745 Brown, 1995. *Macroecology*. Chicago University Press, Chicago.

746 Ceballos, G. y D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals. En:
747 M. Mares y D.J. Schmidly (eds.). *Latin American Mammalogy: History, diversity and*
748 *conservation*. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma. pp.167-198.

749 Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales, R. Medellín, L. Medrano-González y G. Oliva. 2005.
750 Diversidad y conservación de los mamíferos de México. En: G. Ceballos y G. Oliva

751 (coord.). *Los mamíferos silvestres de México*. CONABIO – Fondo de Cultura
752 Económica, México. pp.21-66.

753 Ceballos, G. y P. Rodríguez. 1993. Diversidad y conservación de los mamíferos de
754 México: II. Patrones de endemicidad. En: R.A. Medellin y G. Ceballos (eds). *Avances*
755 *en el estudio de los mamíferos de México*. Asociación Mexicana de Mastozoología, A.
756 C., México. pp. 87-108

757 Ceballos, G., R.A. Medellín y P. Rodríguez. 1998. Assessing conservation priorities in
758 megadiverse Mexico: mammalian diversity, endemicity and endangerment. *Ecological*
759 *Applications* 8:8-17.

760 Colwell, R.K. y J.A. Coddington.1994. Estimating terrestrial biodiversity through
761 extrapolation. *Philosophical Transactions Royal Society London B* 335:101–118.

762 CONABIO. 2006. *Capital Natural y Bienestar Social*. Comisión Nacional para el
763 Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

764 Cornell, H.V. y J.H. Lawton 1992. Species interactions, local and regional processes,
765 and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal*
766 *of Animal Ecology* 61:1-12.

767 Escalante, P., A.G. Navarro y A.T. Peterson. 1993. A Geographic, Historical and
768 Ecological analysis of land bird diversity in México. En: T.P., Ramamoorthy, R. Bye,
769 A. Lot y J. Fa (comp.). *Biological Diversity in México, origins and distribution*. Oxford
770 Univ. Press. New York, USA. pp. 281-307.

771 Escalante, P., A.G. Navarro y A.T. Peterson. 1998. Un análisis geográfico, ecológico e
772 histórico de la diversidad de aves terrestres de México. En T.P. Ramamoorthy, R. Bye,
773 A. Lot y J. Fa (comp.). *Diversidad Biológica de México: orígenes y distribución.*
774 Instituto de Biología, UNAM, México. pp 279-304.

775 Escalante, T. Espinosa, D. Morrone, J.J. 2002. Patrones de distribución geográfica de
776 los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 87:47-65.

777 Escobar, F. 2005. Diversidad, distribución y uso de habitat de los escarabajos del
778 estiércol (Coleoptera: Scarabaeideae: Scarabaeinae) en Montañas de la Región
779 Neotropical. Tesis para obtener el grado de Doctor en Ciencias. Instituto de Ecología,
780 A.C.

781 Fa, J.E. y L.M. Morales. 1993. Patterns of mammalian diversity in Mexico. En: T.P.
782 Ramamoorthy, A. Bye, A. Lot y J.E. Fa (eds.). *The biological Diversity in Mexico:*
783 *origins and distribution*. Oxford University Press, Oxford. pp. 319-361.

784 Favila, M.E. 2005. Diversidad alfa y beta de los escarabajos del estiércol (Scarabaeinae)
785 En los Tuxtlas, México. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.). *Sobre*
786 *Diversidad Biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma.* m3m:
787 Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. pp. 209-
788 219.

789 Flores-Villela, O. 1991. Análisis de la distribución de la herpetofauna de México. Tesis
790 para obtener el grado de Doctor en Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

791 Flores Villela, O. 1993. Herpetofauna of México: Distribution and endemism. En. T.P.
792 Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J.Fa. (eds). *Biological Diversity of Mexico: origins and*
793 *distributions.* Oxford Univ. Press. New York. pp. 253-280.

794 Flores-Villela, O. y P. Gerez. 1988. *Conservación en México: Síntesis Sobre*
795 *Vertebrados Terrestres, Vegetación y Uso del Suelo*. INIREB-Conservation
796 International. México:302 pp.

797 Flores-Villela, O. y P. Gerez. 1994. *Biodiversidad y Conservación en México:*
798 *Vertebrados, Vegetación y Uso del Suelo*. CONABIO-UNAM. México.

799 Flores Villela, O.**,** L. Ochoa Ochoa y C.E. Moreno. 2005. Variación latitudinal y
800 longitudinal de la riqueza de especies y la diversidad beta de la herpetofauna Mexicana.
801 En G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.) *Sobre Diversidad Biológica: el*
802 *significado de las diversidades alfa, beta y gamma.* m3m: Monografías Tercer Milenio
803 Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. pp. 143-152.

804 García-Trejo, E. y A. Navarro. 2004. Patrones biogeográficos de la riqueza de especies
805 y el endemismo de la avifauna en el oeste de México. *Acta Zoológica Mexicana*. 20:
806 167-185.

807 Gaston, K.J. 1996. Species richness: measure and measurement. En: K.J. Gaston (ed.)
808 *Biodiversity. A Biology of Numbers and Difference.* Blackwell Science, Oxford. pp. 77-
809 113.

810 Gaston, K.J. y T.M. Blackburn. 2000. *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell
811 Science, Oxford.

812 Gaston K.J. e I.P.F. Owens. 2005. Global hotspots of species richness are not congruent
813 with endemism or threat. *Nature* 436:1016-1019.

814 Golubov, J., M.C. Mandujano y F. Mandujano. 2005. Diversidad alfa y beta en Opuntia
815 y Agave. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.). *Sobre Diversidad*
816 *Biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma.* m3m: Monografías
817 Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. pp. 221-230.

818 Gómez de Silva, H. 2005. Límites inferiors de la diversidad alfa de aves en México y
819 contribuciones del studio de comunidades con baja diversidad. En: G. Halffter, J.
820 Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.) *Sobre Diversidad Biológica: el significado de las*
821 *diversidades alfa, beta y gamma.* m3m: Monografías Tercer Milenio, Zaragoza. pp. 97-
822 108.

823 González-García, F. y H. Gómez de Silva. 2003. Especies endémicas: riqueza, patrones
824 de distribución y retos para su conservación. En: H. Gómez de Silva y A. Oliveras de Ita
825 (eds.). *Conservación de Aves Experiencias en México*. CONABIO, CIPAMEX. México.
826 pp. 24-85.

827 Gotelli y Coddington 2000

828 Halffter, G. (ed.). 1978. *Reservas de la Biosfera en el Estado de Durango*.
829 Publicaciones del Instituto de Ecología. 4.

830 Halffter, G. 1984. Biosphere Reserves: The conservation of nature for man. En:
831 UNESCO-UNEP. *Conservation, Science and Society*. Vol. II. pp. 45

832 Halffter, G. 1987 Biogeography of the monatne entomofauna of Mexico and Central
833 America. *Annual Review of Entomology* 32:95-114

834 Halffter, G. 1988. El Concepto de Reserva de la Biosfera. En: P. Reyes-Castillo (ed.). *El*
835 *Futuro del Hombre en la Naturaleza: Ensayos sobre Reservas de la Biosfera*. Publs.
836 Instituto de Ecología. México. pp. 79-111

837 Halffter, G. 2003. Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América
838 Central. En: J.J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (eds.). *Una perspectiva*
839 *latinoamericana de la biogeografía*, Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.,
840 pp. 87-97.

841 Halffter, G. 2005. Towards a culture of biodiversity conservation. *Acta Zoológica*
842 *Mexicana* 21:133-153.

843 Halffter, G. y C.E. Moreno. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y
844 gamma. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.) *Sobre Diversidad*
845 *Biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma.* m3m: Monografías
846 Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. pp. 5-18.

847 Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.) 2005. *Sobre Diversidad Biológica: el*
848 *significado de las diversidades alfa, beta y gamma.* m3m: Monografías Tercer Milenio,
849 Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.

850 Harte, J. & A.P. Kinzing. 1997. On the implications of species-area relationships for
851 endemisms, spatial turnoverm and food-web patterns. *Oikos* 80:417-427.

852 Hernández, H. M y R. T. Bárcenas (1995) Endangered cacti in the Chihuahua Desert: I.
853 Distribution patterns. *Conservation Biology* 9(5):1176-1188

854 Hernández, H. M y R. T. Bárcenas (1996) Endangered cacti in the Chihuahua Desert: II.
855 Biogeography and Conservation. *Conservation Biology* 10(4):1200-1209

856 Kareiva, P. y M. Marvier. 2003. Recent calls to direct conservation funding to the
857 world's biodiversity hotspots may be bad investment advice. *American Scientist* 91:344-
858 351.

859 Koleff, P. 2002. Spatial species turnover: patterns, determinants and implications.
860 Thesis. Doctor of Philosophy, University of Sheffield.

861 Koleff, P. 2005. Conceptos y medidas de la diversidad beta. En: G. Halffter, J. Soberón,
862 P. Koleff y A. Melic (eds.) *Sobre Diversidad Biológica: el significado de las*

diversidades alfa, beta y gamma. m3m: Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. pp. 19-40.

Koleff, P. y K.J. Gaston. 2001. Latitudinal gradients in diversity: real patterns and random models. *Ecography* 24:341-351.

Koleff, P., K.J. Gaston y J.J. Lennon. 2003a. Are there latitudinal gradients in species turnover? *Global Ecology and Biogeography* 12:483-498.

Koleff, P., K.J. Gaston y J.J. Lennon. 2003b. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* 72:367-382.

Krebs, C.J. 1978. *The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper and Row, New York.

Lennon, J.J., P. Koleff, J.J.D. Greenwood y K.J. Gaston. 2001. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology* 70, 966-979.

Lennon, J.J., P. Koleff, J.J. D. Greenwood y K.J. Gaston. 2004. Contribution of rarity and commonness to patterns of species richness. *Ecology Letters* 7:81–87.

Lira-Noriega, A. 2006. Diversidad beta de las aves de México. Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Lira-Noriega, A., J. Soberón, A. Navarro-Sigüenza, A.T. Peterson e Y. Nakazawa. Scale-dependency of Diversity Components Estimated from Primary Biodiversity Data and Distribution Maps (2007). *Diversity and Distributions* 13:185-195.

Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement.* Croom Helm, London.

Mittermaier, M.A., N.Myers y J.B.Thomsen. 1998. Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: Approaches to setting conservation priorities. *Conservation Biology* 12:516.

Morafka, D.J. 1977. *A biogeographical analysis of the Chihuahuan desert through its herpetofauna. Biogeographica* V. IX, DR. W. Junk B.V., The Hague.

Moritz, C., K.S. Richardson, S. Ferrier, G.B. Monteith, J. Stanisic, S.E. Williams, y T. Whiffin. 2001. Biogeographical concordance and efficiency of taxon indicators for establishing conservation priority in a tropical rainforest biota. *Proceedings of the Royal Society of London, B*. 268:1875-1881.

Morrone, J.J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76:207-252.

Mourelle, C. y E. Ezcurra. 1997. Differentiation diversity of Argentine cacti and its relationship to environmental factors. *Journal of Vegetation Science* 8:547-558.

899 Munguía, M. 2006. Relación entre el área de distribución y el nicho ecológico:
900 Implicaciones ecológicas en los mamíferos endémicos de México. Tesis para obtener el
901 grado de Maestría en CIencias. Universidad Nacional Autónoma de México.

902 Murguía, M. 2005a. Biogeografía Cuantitativa: un análisis de métodos y desarrollo de
903 herramientas. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM.

904 Murguía, M. 2005b. La estadística espacial como herramienta de análisis de la
905 biodiversidad. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.). *Sobre*
906 *Diversidad Biológica: Sobre Diversidad Biológica: el significado de las diversidades*
907 *alfa, beta y gamma.* m3m: Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica
908 Aragonesa, Zaragoza. pp.63-72.

909 Navarro-Sigüenza, A., A.T. Peterson, y A. Gordillo-Martinez. 2003. Museums working
910 together: The atlas of the birds of Mexico. *Bulletin of the British Ornithologist's Club*
911 123ª:207-225.

912 Navarro, A. y L.A. Sánchez-González. 2003. La diversidad de las aves. En: H. Gómez
913 de Silva y A. Oliveras de Ita (eds.). *Conservación de Aves Experiencias en México*.
914 CONABIO, CIPAMEX. México. pp. 24-85.

915 Ochoa-Ochoa, L.M. y O. Flores-Villela. 2006. *Áreas de diversidad y endemismo de la*
916 *herpetofauna mexicana*. UNAM-CONABIO, México.

917 Orme, C.D.L., R.G., Davies, M.,Burgess, F. Eigenbrod, N. Pickup, V.A., Olson, A.J.,
918 Webster, T-S., Ding, P.C. Rasmussen, R. S., Ridgely, A.J.,Stattersfied, P.M., Bennett,
919 T.M. Blackburn , K.J. Gaston e I.P.F. Owens. 2005. Global hotspots of species richness
920 are not congruent with endemism or threat. *Nature*, 436:1016-1019.

921 Pennington, T.D. y J. Sarukhán, 2005. *Árboles tropicales de México. Manual para la*
922 *identificación de las principales especies.* Universidad Nacional Autónoma de México,
923 Fondo de Cultura Económica. México.

924 Pérez-García, E., J.A. Meave y J.A. Gallardo-Cruz. Diversidad β y diferenciación
925 florística en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco del sur de México.
926 En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.). *Sobre Diversidad Biológica: el*
927 *significado de las diversidades alfa, beta y gamma.* m3m: Monografías Tercer Milenio,
928 Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. pp.123-142.

929 Peterson A.T. y D.M. Watson. 1998. Problems with areal definitions of endemism: the
930 effects of spatial scaling. *Diversity and Distributions* 4:189-194.

931 Peterson, A. T., V. Sánchez-Cordero, E. Martínez-Meyer, and A. G. Navarro-Sigüenza.
932 2006. Tracking population extirpations via melding ecological niche modeling with
933 land-cover information. *Ecological Modelling* 195:229-236

934 Pielou, E.C. 1979. *Biogeography*. Wiley, New York.

935 Pimm, S. L. y J.H. Brown. 2004. Domains of Diversity. *Science* 304:831-833.

Pineda, E., G. Halffter C.E. Moreno y F. Escobar. 2005. Transformación del bosque de niebla en agroecosistemas cafetaleros; cambios en las diversidades alfa y beta de tres grupos faunísticos. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.) *Sobre Diversidad Biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma.* m3m: Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. pp. 177-190.

Prendergast, J. R., R.M. Quinn, J.H. Lawton, B.C. Eversham y D.W. Gibbons. 1993. Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies. *Nature* 365:335-337.

Ramamoorthy, T.R., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). 1993. *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution.* Oxford University Press, Oxford.

Ramírez-Pulido, J. y A. Castro-Campillo. 1993. Diversidad mastozoológica de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. Volumen Especial (XLIV):413-427.

Ramírez-Pulido, J., J. Arroyo-Cabrales y A. Castro-Campillo. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. Acta Zool. Mex. (n. s.) 21(1): 21-82.

Rapoport, E. 1975. *Aerografía: estrategia geográfica de las especies.* Fondo de Cultura Económica. México.

Roberts, C.M., C.J. McClean, J.E.N. Veron, J.P. Hawkins, G.R. Allen, D.E. McAllister, C.G. Mittermeier, F.W. Schueler, M. Saplding, F. Wells, C. Vynne, y T.B. Werner. 2002. Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science* 295:1280-1284.

Rodríguez, P. 1999. Patrones geográficos de la diversidad alfa y beta en los mamíferos de México. Tesis para obtener el grado de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, UNAM.

Rodríguez, P. 2006. Escalas, diversidad beta y áreas de distribución de los mamíferos de América del Norte. Tesis para obtener el grado de Doctor en Ciencias, Posgrado en Ciencias Biomédicas, Universidad Nacional Autónoma de México.

Rodríguez, P. Arita, H., O. Flores-Villela, A. Lira-Noriega, M. Munguía, A. Navarro-Sigüenza, L. Ochoa-Ochoa, V. Sánchez-Cordero y J. Soberón 2005. Scale and patterns of vertebrate diversity in Mexico: an integrative approach. *Primer Congreso Diversitas, Oaxaca.*

Rodríguez, P., J. Soberón y H.T. Arita. 2003. El componente beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zoologica Mexicana* 89:241-259.

Rodríguez, V. 2007. EL papel del Istmo de Tehuantepec en los patrones biogeográficos de la avifauna mesoamericana. Tesis para obtner el gardo de Maestro en Ciencias. Posgrado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México.

974 Routledge, R.D. 1977. On Whittaker's components of diversity. *Ecology* 58:1120-
975 1127.

976 Rosenzweig, M.L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University
977 Press, Cambridge.

978 Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica mexicana. *Acta*
979 *Botánica Mexicana* 14:3-21

980 Sarukán, J., J. Soberón y J. Larson. 1996. Biological conservation in a high beta-
981 diversity country . En: F. diCastri y T. Younes (eds.). *Biodiversity, science and*
982 *development:* toward a new partnership. pp. 246-263.

983 Schmidt, K.P.1953. *A check list of North American amphibians and reptiles*. University
984 of Chicago Press, Chicago.

985 Schmida, A. y M.V. Wilson 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal*
986 *of Biogeography* 12:1-20

987 Simberlof, D. 1983. Biogeography: the unification and maturation of a science. En:
988 A.H. Brush y G.H. Clark (eds.) *Perspectives in Ornithology*. Cambridge University
989 Press. pp.411-473.

990 Soberón, J. y A. T. Peterson 2004 Biodiversity Informatics: Managing and applying
991 primary biodiversity data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*: 35:689-
992 698

993 Soberón, J., J. Llorente y A.M. Luis. 2005. Estimación del componente beta del número
994 de especies de Papilionidae y Pieridae (Insecta: Lepidoptera) de México por métodos
995 indirectos. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.) *Sobre Diversidad*
996 *Biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma.* m3m: Monografías
997 Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. pp. 231-237.

998 Soberón, J. R. Jiménez, J. Golubov y P. Koleff (2007) Assessing completeness of
999 biodiversity databases at different spatial scales *Ecography* 30: 152-160

1000 Stoms, D. M. 1994. Scale dependence of species richness maps. *Professional*
1001 *Geographer* 46:346-358.

1002 Tambutti, M. 2002. Diversidad del género *Agave* en México: una síntesis para su
1003 conservación. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional
1004 Autónoma de México.

1005 Trejo, I. 2005. Análisis de la diversidad de la selva baja caducifolia en México. En: G.
1006 Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.). *Sobre Diversidad Biológica: el*
1007 *significado de las diversidades alfa, beta y gamma.* m3m: Monografías Tercer Milenio,
1008 Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. pp. 111-122.

1009 Villaseñor, J. L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México.
1010 *Interciencia* 28: 160-167.

1011 Villaseñor, J. L. 2004. Los géneros de plantas vasculares de la flora de México. *Boletín*
1012 *Sociedad Botánica de México* 75:105-135.

1013 Urbina-Cardona, J.N y V.H. Reynoso. 2005. Recambio de anfibios y reptiles en el
1014 gradiente potrero-borde-interior en los Tuxtlas, Veracruz, México. En: G. Halffter, J.
1015 Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.). *Sobre Diversidad Biológica: el significado de las*
1016 *diversidades alfa, beta y gamma.* m3m: Monografías Tercer Milenio, Sociedad
1017 Entomológica Aragonesa, Zaragoza. pp. 191-207.

1018 Villaseñor, J.L., G. Ibarra-Manríquez, J.A. Meave, y E. Ortiz. 2005. Higher taxa as
1019 surrogates of plant biodiversity in a megadiverse country. *Conservation Biology*, 19:
1020 232-238.

1021 Whittaker, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California.
1022 *Ecological Monographs* 30:279-338.

1023 Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21:213-
1024 251.

1025 Whittaker, R.J., K. J. Willis y R. Field. 2001. Scale and richness; towards a general
1026 hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28:453-470.

1027 Williams-Lineara, G., A.M López-Gómez. y M.A. Muñiz-Castro. 2005.
1028 Complementariedad y patrones de anidamiento de especies de árboles en el paisaje de
1029 bosque de niebla del centro de Veracruz (México). En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff
1030 y A. Melic (eds.). *Sobre Diversidad Biológica: el significado de las diversidades alfa,*
1031 *beta y gamma.* m3m: Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa,
1032 Zaragoza. pp. 153-164.

1033 Williams, P.H. 1996. Mapping variations in the strength and breath of biogeogeographic
1034 transition zones using species turnover. *Proceedings of the Royal Society London B*
1035 263:579-588.

1036 Writhgt, D.H. y D.H. Reeves.1992. On the meaning and measurement of nestedness of
1037 species assemblages. *Oecologia* 92:416-428.

1038

1039

1040

Leyendas de figuras

Figura 1. Representación gráfica de la distribución del número de especies en celdas de ½°. Las escalas de colores varían entre grupos. Los mínimos y máximos valores son: a. mamíferos (0.062, 0.374), total = 422; b. aves (0.094, 0.639), total = 663; c. reptiles (0.027, 0.201), total = 676, y d. anfibios (0.003,0.215), total = 302.

Figura 2. Relaciones entre las riquezas de especies proporcionales de las cuatro clases de vertebrados terrestres incluidos en el análisis. Las rectas representan la función identidad. Nótese que las escalas difieren entre las graficas.

Figura 3. Comparación de los patrones de riqueza y endemismo (especies exclusivas de México) a escala de alta resolución ($1km^2$) a. mamíferos, b. aves; c. reptiles y d. anfibios.

Figura 4. Mapa de la riqueza de géneros de angiospermas de México en celdas de ½ por ½°.

Figura 5. Mapa de la riqueza estimada (mediante ICE, ver detalles en el texto) de géneros endémicos de angiospermas de México, en celdas de ½° por ½°.

Figura 6. Representación gráfica del promedio de área de distribución (como proporción del total de México) de las especies que habitan cada celda de ½° del territorio mexicano. a. mamíferos b. aves; c. reptiles y d. anfibios. Los tonos claro representan zonas ocupadas en promedio por especies de distribución restringida en México. El color azul oscuro representa regiones habitas por especies de amplia distribución en México.

Figura 7. Distribución del área proporcional ocupada por las especies de los diferentes grupos. . mamíferos b. aves; c. reptiles y d. anfibios.

Figura 8. Gráficas de 'diversidad-área de distribución' para los cuatro grupos de vertebrados terrestres analizados (a) mamíferos, (b) aves, (c) reptiles y (d) anfibios. Nótese que las escalas son diferentes. El triangulo negro en cada gráfica señala la riqueza fraccional promedio, que como se demuestra en (Arita *et al*., enviado), es el inverso del valor de β_w.

Figura 9. Diferentes partes de la gráfica 'diversidad-área de distribución' para las aves, con su región geográfica correspondiente. Las regiones (a) y (b) tienen valores similares (bajos) de promedio del área de distribución y valores contrastantes de número de especies. La región (c) corresponde a celdas con el mínimo número de especies, en promedio, con la máxima área de ocupación en el territorio.

Figura 10. Relación entre la proporción de géneros de angiospermas nativos de México y la extensión de sus áreas de distribución (en porcentaje de ocupación del país).

Figura 11. Superposición de las gráficas 'diversidad-área de distribución' para los vertebrados terrestres, incluyendo las regiones.

1079

Pies de página

[1] Usamos el subíndice "w" para distinguir otros conceptos de β a los que nos referimos de manera general, que no hacen referencia sólo a la relación de la riqueza de especies entre dos áreas, como propuso originalmente Whittaker (1960); véanse en Koleff (2005).

[2] La relación de que tan pequeña es el área para determinar α en relación con γ, usualmente es arbitaria

[3] En este estudio no se consideran los estudios que utilzan medidas de similitud/disimilitud, aunque éstas se han utilizado como medidas de diversidad β ya que no hacen mención a éste aspecto o el estudio de patrones de diversidad

APÉNDICE 1

Fuentes de datos de los vertebrados terrestres

Cartografía utilizada para la generación de modelos de distribución potencial

APÉNDICE 2

Fuentes de datos de los registros de géneros nativos de Angiospermas